

ČLOVEŠKA RIBICA JE NEOTENIČNA ALI PA NI DVOŽIVKA

PROTEUS IST ENTWEDER NEOTENISCH, ODER ER IST KEIN AMPHIBIUM

AKADEMIK JOVAN HADŽI

Referat, pripravljen za 6. kongres speleologov Jugoslavije
(Sežana—Lipica, 10.—15. oktober 1972)

Vortrag, vorbereitet für den 6. Kongreß der jugoslawischen Höhlenforscher
(Sežana—Lipica, 10.—15. Oktober 1972)



Do nedavnega je veljalo splošno mnenje, da je človeška ribica neotenična dvoživka, čeprav niso v naravi odkrili izjemnega primera preobrazbe niti ni uspelo po eksperimentalni poti prisiliti te čudne živali k preobrazbi. Očitno so se zasnove (geni ali kompleksi genov) potrebni, da sprožijo proces metamorfoze, v preteklosti popolnoma zgubili, kar ni nič nenavadnega v živalstvu.

Za raziskovanje življenja v podzemlju tako zaslužna francoska šola pod vodstvom prof. A. Vandela pa je prišla, predvsem na osnovi primerjalne morfologije, do prepričanja, da pri človeški ribici ne gre za neotenično ali splošno pedomorfozo, temveč za tako rekoč nekega monofibija, ki v svoji ontogenezi ni nikoli imel faze metamorfoze s paglavcem in zato človeška ribica ni mogla izgubiti te razvojne faze. Torej je nujna posledica takega naziranja, da je človeška ribica zelo primitivna, arhaična žival, ki se je le lokalno ohranila v našem kraškem podzemlju.

Takšno naziranje je seveda znanstveno mogoče, ni pa verjetno, oziroma je veliko manj verjetno kot stara teza o neotenični naravi človeške ribice. To hočem pokazati v zvezi z izidom pomembnega dela J. P. Duranda: *Recherches sur l'appareil visuel du Protée, Proteus anguinus Laurenti urodéle hypogé* (1971). Avtor je sodelavec prof. A. Vandela. Poleg omenjenega dela je v zadnjih letih izšlo še nekaj pomembnih prispevkov k boljšemu poznavanju življenja, zgradbe in razvoja človeške ribice, žal večinoma po zaslugi tujih raziskovalcev.

Z novimi ugotovitvami je faktografski del raziskovanja človeške ribice skoraj zaključen, velikih vrzeli ni več. Sedaj gre za pravilno interpretacijo doseženega znanja, ob upoštevanju splošnih bioloških vidikov in primerjave z razmerami pri dvoživkah nasploh. In ravno tega pogrešamo. Ostalo je odprto vprašanje o pristni naravi človeške ribice, o njenem izvoru in o mlajši filogenezi ob pomanjkanju paleontološkega materiala.

Že samo odkritje spermatoforov pri človeški ribici (W. Briegleb, 1961) govori v prid naši stari tezi. Resnično najbolj primitivni urodéli (*Hynobiidae*) imajo še zunanjo oseenitev in, kakor se zdi, tudi metamorfozo. Nekatere vrste so izgubile pljuča (*Onychodactylus*), kar se je zgodilo tudi nekaterim drobnim na kopnu živečim repatim krkonom.

J. P. Durand se je zelo potrudil z raziskovanjem podrobnejše zgradbe, razvoja in obnašanja ob presaditvah svetlobnega organa človeške ribice. Rezultati teh naporov pa prav nič ne nasprotujejo naši stari tezi. Gre za primer adaptacije na življenje v specialnem okolju, kakršno so podzemeljske vode našega krasa, kjer ni svetlobe. Adaptacijske spremembe pod pritiskom naravne selekcije in ob pojavu različnih dednih mutacij nastopajo pri različnih organih različno hitro in na različne načine. Tukaj ne vidimo, da bi delala narava s človeško ribico neko izjemo. Svetlobni organi so recimo ostali na polovici poti, da se popolnoma izgubijo. Bolj je napredovala izguba kožne pigmentacije, ki je v

genomu še navzoča in se pod vplivom svetlobe še aktivira. Tista v svetlobnem organu pa je vezana le na gene za ta organ. Najdlje je šla adaptacija glede na metamorfozo. Za to razvojno fazo potrebne gene je selekcija popolnoma črtala iz genoma. Torej je izguba metamorfoze, za razliko od nekaterih drugih dvoživk, pri človeški ribici absolutna. Meni se zdi ta pojav razumljiv. Lahko trdim, da je ravno ta sprememba v osebnem razvoju omogočila človeški ribici, da se je mogla uveljaviti v tako specialnih ekoloških razmerah, kakršne nudi kraško podzemlje z lastnim vodnim sistemom. Samo s tem, da je človeška ribica definitivno izgubila tudi samo možnost in priložnostno metamorfozo, se je mogla ohraniti v tako specialističnih ekoloških razmerah.

Sicer je med dvoživkami večkrat prišlo do drugotne opustitve metamorfoze, navadno ob priključitvi larvalne faze k embrionalni fazi. Celo med anuri, torej žabami, seveda gre spet za specialiste v ekološkem pomenu, so vrste brez paglavcev (rod *Eleutherodactylus*) in žive v pragozdu na drevesih. In te žabe, če tudi nimajo metamorfoze so pristne dvoživke, kot je tudi človeška ribica, saj je v obeh primerih odsotnost metamorfoze drugotni pojav.

Človeška ribica ni arhaična, le po videzu je preprosta, ker je larvoidna. Pri njej ni umestno govoriti o larvi, ker nima larve v pravem pomenu pojma larve in ker nima več metamorfoze. To kar imajo sedaj nekateri raziskovalci za larvo je mladič ali sekundarna larva (»neolarva«), kot so npr. mladi ptiči po izvalitvi in se lahko precej razlikujejo od odraslega stanja ali kot dojenčki pri sesalcih. V vseh teh primerih živijo mladi osebkovi v istem okolju kot odrasli.

Če bi človeška ribica bila resnično prvotno brez metamorfoze, ne bi sodila med dvoživke, bila bi vmesni štirinožec med razredom rib in razredom dvoživk. Ali pa bi morali spremeniti karakteristiko dvoživk in iz nje črtati obvezno metamorfozo in s tem povezano dvoživnost. Pri tem bi morali v precejšnji meri spremeniti sistem in taksonomijo dvoživk.

Seveda je vse to nepotrebno, saj vidimo, da je drugotna opustitev metamorfoze bodisi priložnostna ali stalna pri urodelih precej razširjena in ne smemo človeške ribice obravnavati izolirano. Prav nasprotno je človeška ribica izreden primer specializacije ob adaptaciji na povsem samosvoje ekološke razmere in je pri tej adaptaciji opustila marsikatero lastnosti, ki so postale odveč ali celo škodljive, zato pa se je do določene stopnje razvijala v novo pozitivno smer razvoja ter ohranila nekatera larvoidna znamenja, ki so deloma starinska.

Ne smemo v tej zvezi pozabiti ne preveč oddaljenih sorodnikov naše človeške ribice: družino *Sirenidae* iz Severne Amerike. Vse vrste te družine so tako kot človeška ribica obvezno in nepovratno izgubile bivše odraslo stanje po procesu neotenije. Tudi v tem primeru ni pomagala niti umetna uporaba ščitničnega hormona (tiroksina), da bi sirenide pripravili k metamorfozi.

V okviru razreda dvoživk je poglavitna smer razvoja, značilna za ta razred, bila menjava okolja mlade in odrasle faze osebnega razvoja, kar je spojeno z metamorfozo. Poleg te smeri pa se javljata še dve stranski smeri, večkrat seveda v manjši meri. V eni se razvoj vrača na raven rib in je vezan le na življenje v vodi. Ta smer ni peljala nikamor naprej. V drugi, bolj redki smeri odpade najprej prva faza z življenjem v vodi, kar pomeni emancipacijo od vodnega okolja. Ta razvojna smer je nekoč pripeljala do nastanka sledeče višje stopnje vretenčarjev, do pojava plazilcev, seveda pa ne prek takih specialistov kot so drevesne žabe.

Na osnovi vsega, kar je doslej dognanega o zgradbi in ekologiji človeške ribice, lahko hipotetsko konstruiramo zelo verjeten razvoj te živali, ki je potekal na krasu vzporedno z razvojem hidrografskih in klimatskih razmer v mlajši geološki preteklosti. Starejši predniki človeške ribice so verjetno živeli, kot je to tipično za urodele, na kopnem v bližini jezera ob vedno močnejšem nagnenju k povodnemu življenju. Njihov osebni razvoj je bil povezan s preobrazbo. V globljih jezerih je bila vedno bolj opuščena metamorfoza, saj je postala nepotrebna, ker ni bilo obveznega menjavanja okolja: kopno — voda. Ko se je v zvezi z razvojem zakrasovanja razvil sistem podzemeljskih voda in ob spremembi klimatskih razmer, je prišlo do sezonskega umikanja jezernice v podzemlje, človeške ribice so morale popolnoma opustiti preobrazbo in so postopoma postale podzemeljske, torej jamske vodne živali. V tem so prehiteli svoje sostanovalke ribe in se razvile v specialistične podzemeljske živali, toda le na določnih krajih, kjer so našle ugodne razmere za obstoj.

Prav v strogi endemnosti v izredno specializiranem okolju, kjer danes živijo človeške ribice, vidimo močan dokaz v prid tezi, da so človeške ribice neotenični urodeli in ne arhaični tetrapodi.

Zusammenfassung

PROTEUS IST ENTWEDER NEOTENISCH, ODER ER IST KEIN AMPHIBIUM

Unsere Kenntnisse über den Bau, die Entwicklung und Lebensweise des *Proteus* sind so weit fortgeschritten, daß nun keine wesentlichen Lücken darin bestehen. Offen bleibt nur die Frage, ob *Proteus* ein primitiver, »archaischer« Tetrapod oder ein sekundär vereinfachtes, neotenisches Amphibium sei. Möglich oder vertretbar sind beide Ansichten, doch scheint uns die letztere viel mehr für sich zu haben. Bei der Diskussion dieses Problems soll man nicht die Verhältnisse des *Proteus* isoliert in Betracht ziehen, sondern in Verbindung mit den Verhältnissen, die wir in der ganzen Klasse der Amphibien finden.

Eine ganze Reihe von festgestellten Tatsachen sprechen klar zugunsten der These von der neotenischen Natur des *Proteus*. Um nur einige davon hervorzutun, erwähnen wir die Bildung der Spermatophoren, das vielfache Kürzen der Ontogenesen, namentlich bei den Urodelen, unter Abschaffung der Metamorphose, die offensichtliche Spezialisierung des *Proteus*, verbunden mit der Adaptation zum Leben in unterirdischen Gewässern des Dinarischen Karstes, wobei gerade der absolute Verlust der Metamorphose eine wesentliche Rolle spielte.

Bei solcher Auffassung des Sachverhaltes ist es unangebracht, beim *Proteus* von einer Larve zu sprechen. Das wirkliche Larvenstadium der Ontogenese ist bei diesem Tiere verloren gegangen, ebenso, wie bei den auf Bäumen lebenden tropischen Fröschen, bzw. diese Phase ist in die embryonale Phase versetzt worden. *Proteus* verläßt die Eihülle als Jungtier, ähnlich wie ein Nestling oder ein Säugling.

Auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse können wir eine sehr wahrscheinliche Vorstellung über die jüngere Phylogenese des *Proteus* konstruieren. Diese ging parallel mit der Verkarstung des Dinarischen Gebietes vor sich. Die etwas älteren Ahnen des *Proteus* lebten wahrscheinlich, ähnlich anderen typischen Urodelen, am Lande, doch

in der Nähe von Seen, und entwickelten sich normal unter Metamorphose. Sie tendierten zum Übergang in die nasse Umwelt. In größeren Tiefen wurde die Metamorphose immer mehr aufgelassen, da sie unnötig wurde. Als sich in Verbindung mit der fortgeschrittenen Verkarstung ein unterirdisches Wassersystem ausbildete und es zugleich zur Änderung des Klimas kam, zogen sich die Protei zunächst nur periodisch in die Unterwelt zurück und wurden obligat neotenisch. Es folgte eine spezialistische Adaptation an das Leben in den unterirdischen Karstwässern, streng lokal — endem. Es gelang bisher kein Versuch künstlicher Ansiedlung des *Proteus* und es gibt keine Aussichten, daß diese jemals gelingen wird.

Literatura

- Briegleb, W., 1962. Zur Biologie und Ökologie des Grottenolms (*Proteus anguinus* Laur. 1768). Z. Morph. Ökol. Tiere, 51, 271—334.
- Durand, J. P., 1971. Recherches sur l'appareil visuel du Protée, *Proteus anguinus* Laurenti, urodele hypogé. Ann. Speleol. 26 (3), 497—628.
- Hadži, J., 1962. Novi doneski k boljšemu poznavanju naše človeške ribice. Naše jame 4, 33—40, Ljubljana.
- 1965. Bemerkungen zu einigen biospeläologischen Problemen des Dinarischen Karstes. Naše jame 7, 21—31, Ljubljana.
- Vandel, A., 1964. Biospéologie. Biologie des animaux cavernicoles. Paris.