

Zur Biologie, insbesondere zur Verhaltensbiologie des Axolotls *Ambystoma mexicanum* (SHAW, 1789)

(Caudata: Ambystomatidae)

HERBERT ZUCCHI & REGINA GONSCHOREK

Mit 24 Abbildungen

Abstract

Since the 19th century the axolotl (*Ambystoma mexicanum*) has been a favourite research object, which has been used in many investigations concerning problems of neoteny and metamorphosis. Aspects of its biology, especially its behavioural biology are very incomplete and widely scattered in the literature.

The main object of this report is to give details on its natural distribution area, morphology, reproduction, development, breathing, food and its care in captivity.

The second part deals with its behaviour, which is divided into locomotive, rest, sexual and interactive behaviour and behaviour determined by feeding and the obtaining of oxygen. In addition details about its daily rhythm and its learning behaviour are described.

1. Einleitung

Seit dem 19. Jahrhundert erfreut sich der Axolotl großer Beliebtheit als Forschungsobjekt. Dementsprechend gibt es eine Vielzahl von Veröffentlichungen, die sich aber fast ausschließlich auf Neotenie und Metamorphose dieses mexikanischen Schwanzlurches beziehen. Will man Näheres über die allgemeine Biologie oder gar über das Verhalten der Art erfahren, so findet man nur recht allgemein gehaltene Publikationen vor, die noch dazu in ihren Aussagen differieren. Im folgenden wollen wir versuchen, diese Lücke zu schließen. Wir beziehen uns dabei zum einen auf Literaturlauswertungen, zum anderen auf eigene Untersuchungen an 20 Tieren.

2. Bemerkungen zur Biologie der Art

Die Klasse der Amphibien spaltet sich in drei Ordnungen auf: Froschlurche (Anura), Schwanzlurche (Caudata) und Blindwühlen (Gymnophiona). Zu den höheren Schwanzlurchen (Unterordnung Ambystomatoidea) gehört der Axolotl und ordnet sich in die Familie der Querschnurmolche (Ambystomatidae) und die

Unterfamilie der Breitkopfquerzahnmolche (Ambystomatinae) ein (FREYTAG 1970; Abb. 1). Die deutsche Bezeichnung „Axolotl“ entspringt der atztekischen Sprache, und zwar dem atztekischen Gott Xolotl (SMITH 1969, THOMAS 1976).

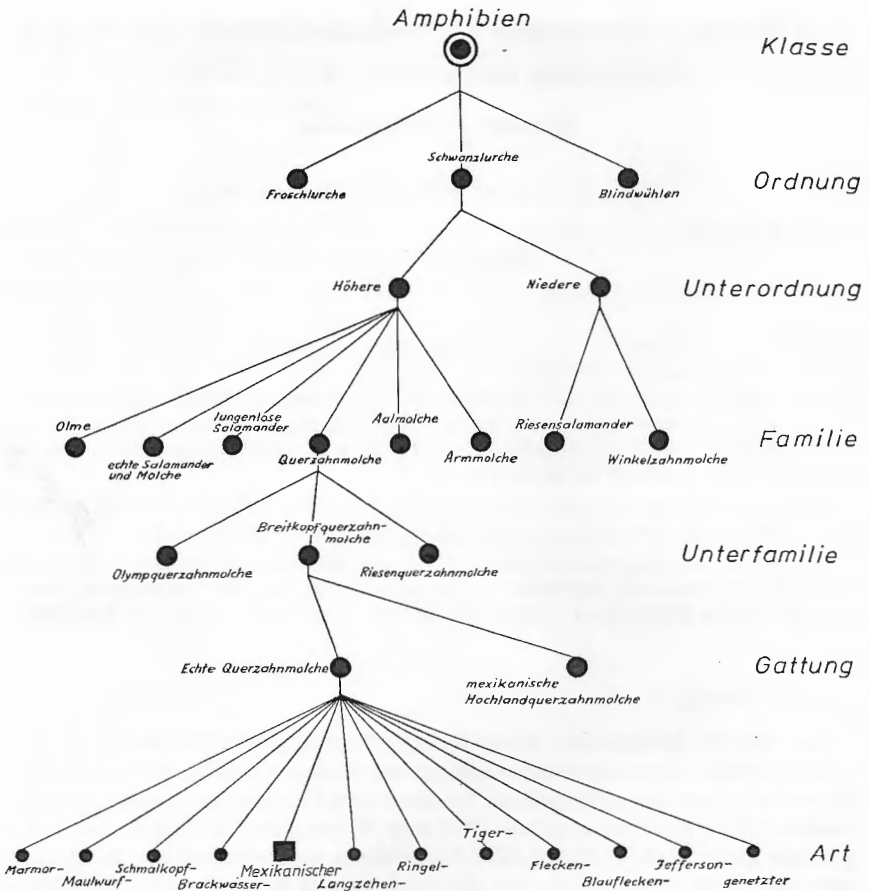


Abb. 1 Systematische Stellung des Axolotls (= Mexikanischer Querzahnmolch), Original.
Systematic position of the axolotl (= Mexican salamander), original.

Das Verbreitungsgebiet der Schwanzlurche befindet sich hauptsächlich auf der Nordhalbkugel der Erde in Gebieten mit feuchtem, gemäßigtem Klima. Nur in Amerika siedeln sie auch südlich des Äquators. Den Axolotl finden wir ausschließlich im See von Xochimilco, etwa 25 km südöstlich von der Hauptstadt Mexikos entfernt. Das Gewässer umfaßt ein Gebiet von ungefähr 35 km². Andere benachbarte Seen auf der Hochebene von Mexiko sind inzwischen trok-

kengelegt. Der Xochimilco-See geht ebenso in seiner Ausdehnung zurück, da die ansässigen Indios künstliche Inseln anlegen, so daß er heute nur noch aus einem verwirrenden System von Kanälen besteht, deren Breite 20 m nicht überschreitet, und die 1–10 m tief sind. Im Sommer ist die Wasseroberfläche des Sees außerhalb der Wasserstraßen mit einer dichten, alles Licht abhaltenden Schicht von Schwimmpflanzen bedeckt (zum Beispiel mit Wasserhyazinthen, Seerosen, *Lemna*- und *Riccia*-Arten). Das dunkle Gewässer enthält 5–6 Fischarten, unter denen nur die eingeführten und in Mengen verwilderten Karauschen (*Carassius carassius*) und Goldfische (*Carassius auratus auratus*) beträchtliche Größe erreichen. Außerdem ist das Wasser reich an kleinen Insekten und Krebstieren der verschiedensten Arten, unter denen die Gammariden quantitativ auffallen (LAFRENTZ 1930).

Zur Morphologie des Axolotls (Abb. 2) findet man in der Literatur sehr unterschiedliche Aussagen hinsichtlich Farbe, Größe und Gestalt. So schwanken die

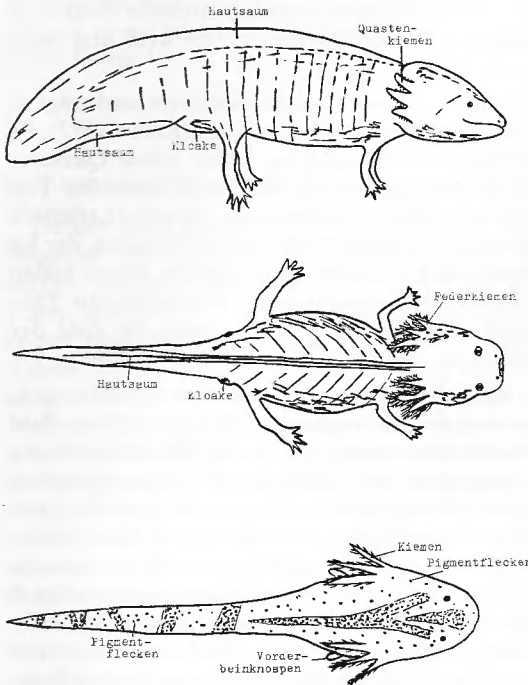


Abb. 2. Seitenansicht und Aufsicht des adulten Axolotls und Aufsicht auf eine 3 Wochen alte, etwa 3 cm große Larve.
Side view and top view of an adult axolotl and top view of a three week old larva (about 3 cm long at this stage).

Größenangaben zwischen 16 und 30 cm (BLUMM 1883, LAFRENTZ 1930, HEYDECKE 1964, SMOLIK 1968, JAHN 1975). Seine Hautfarbe wird als dunkelbraun bis graubraun, die Bauchseite und die Kehle werden als etwas heller beschrieben (LAFRENTZ 1930). Es finden sich desweiteren Angaben, daß die Tiere mit kleinen schwarzen Tupfen gemustert sind (HEYDECKE 1964) und sogar dunkelolivgrün sein sollen (ALEVEN 1970). Die Größe unserer adulten Tiere variiert zwischen 20

und 24 cm. Ebenso unterscheiden sie sich in ihrer Farbgebung voneinander. Die meisten haben eine tiefschwarze Grundfarbe, die durch graugrüne Flecken unterbrochen ist. Diese nehmen zum Schwanzende hin deutlich an Größe zu. Zum Kopf hin werden sie kleiner und weniger, so daß dieser bei einigen Tieren einheitlich schwarz ist. Nur zwei Exemplare weisen ein etwas helleres Schwarz auf, das viele kleine stecknadelkopfgroße braune Punkte durchscheinen läßt, die gleichmäßig über den ganzen Körper verteilt sind. Allen Individuen gemeinsam ist die etwas heller gefärbte Kehle. Bei schräg von oben einfallendem Licht scheinen die Tiere von einem hauchdünnen, weißen, weichen Belag überzogen zu sein, der ihre Haut blau- oder braungrün wirken läßt. Als Zuchtform treten auch Albinos auf.

Die bis zu 3 cm großen Larven unterscheiden sich in ihrer Färbung deutlich von den Adulten. Auf dem hellen, fast durchsichtigen, sandfarbenen Körper sind winzige Punkte zu sehen, die gehäuft auf dem Kopf auftreten. Von dort ordnen sie sich zu einer Linie etwa über der Rückenmitte und enden, zu einer Spitze zulaufend, am Schwanzansatz. Um den Schwanz sammeln sich die Punkte in vertikalen Ringen. Die Unterseite der kleinen Larven ist fast weiß und zeigt keine Pigmentflecken.

Der Axolotl befindet sich Zeit seines Lebens im Larvenstadium und trägt je drei äußere Kiemenbüschel auf beiden Seiten hinter dem Kopf (RIMPP 1977). Es kann sich hierbei um lange, verzweigte Feder- oder um kurze, glatte Quastenkiemen handeln (SMOLIK 1968). Bemerkenswert ist, daß er als aquatisches Tier zwischen seinen abgeflachten Zehen kaum Schwimmhäute besitzt (LAFRENTZ 1930). Sein langer, seitlich abgeplatteter Schwanz trägt einen Hautsaum, der bis zum Schwanzende an Höhe beträchtlich zunimmt und gewellte Falten bilden kann (LAFRENTZ 1930, ALEVEN 1970). Als Querschnitt besitzt er echte Zähne, die in Querreihen angeordnet sind. Im Unterkiefer nimmt die Zahl der Zahnreihen mit zunehmendem Alter ab (FREYTAG 1970, HEYDECKE 1964).

Als Amphibium verfügt der Axolotl über verschiedene Atemeinrichtungen. Vorherrschend sind die Kiemen- und die Hautatmung (HEYDECKE 1964). Bald nach dem Schlüpfen setzt die Mundbodenatmung ein, bei der Wasser durch die Nasenlöcher in die Mundhöhle eingesaugt und anschließend wieder abgegeben wird. Dabei hebt und senkt sich der Mundboden. Später kommt dann die Lungenatmung hinzu, die mit einem unregelmäßigen Luftholen an der Wasseroberfläche verbunden ist (BUSCH 1950). Die Lunge übt außerdem eine hydrostatische Funktion aus (HEYDECKE 1964). Die Anzahl der Kiemenschläge liegt zwischen 0 und 40 in der Minute und hängt offensichtlich vom Aktivitätszustand der Tiere ab. Die Durchschnittszahl der Kiemenschläge nimmt mit dem Alter ab (LEFFLER 1915) und wird dann in zunehmendem Maße mit der Mundbodenatmung kombiniert (BABAK & KÜHNOVA 1909). Über die Anatomie des Axolotls finden sich bei HEYDECKE (1964) genauere Angaben.

Die im Freiland lebenden Individuen pflanzen sich zweimal im Jahr fort, und zwar im Herbst und im Frühjahr (GADOW 1903, LAFRENTZ 1930). In Gefangenschaft kann man von September bis Mai ablaichende Tiere finden (BUSCH 1950). Die Männchen setzen ihre Geschlechtsprodukte als weißliche Kegel ab (Durchmesser 1,6 cm, Höhe 1 cm), deren Spitzen die Spermatophoren als 0,2 cm große

„Flocken“ enthalten (SMOLIK 1968). Die Männchen dirigieren die Weibchen zu diesen Kegeln. Beim Darüberschwimmen nimmt das weibliche Tier die Flocke in seine Kloake auf (SCHULZ 1965). Dieses Verhalten kann tags (BUSCH 1950) oder nachts (SCHULZ 1965) stattfinden. Nach der Befruchtung kümmert sich das Männchen nicht mehr um das Weibchen (LEFFLER 1915, BUSCH 1950). Nach ungefähr 24 Stunden, in einem Zeitraum von 24 bis 36 Stunden (LEFFLER 1915, BUSCH 1950), legt es bis zu 500 Eier ab (LAFRENTZ 1930, BUSCH 1950). SCHULZ (1965) beobachtete eine Eiablage erst am 5. bis 10. Tag nach der Befruchtung. Die Weibchen legen die Eier meist nachts ab und befestigen sie mit den Hinterbeinen an Blättern von Unterwasserpflanzen oder an Steinen (LEFFLER 1915, LAFRENTZ 1930, BUSCH 1950). Die anfangs 2 mm großen Eier quellen durch Wasseraufnahme bis zu einem Durchmesser von 1 cm auf. Zunächst sieht man drei Eihüllen: die primäre wird von der Eizelle selbst gebildet und umschließt den Keim, der am oberen, dunklen, animalen Pol und am unteren, hellen, vegetativen Pol zu erkennen ist. Die sekundäre Eihülle wird von den Follikelzellen und die tertiäre, eine Haftgallerte, von den Drüsen der weiblichen Gonaden gebildet. Die erste Furchung vollzieht sich nach 6, die zweite nach weiteren 2 Stunden. Morula- und Blastulastadium werden am 2. Tag, das Neurulastadium am 3. Tag erreicht. Am 5. Tag bilden sich der Kopfansatz und die u-förmige Gestalt des Embryos heraus, und am 6. Tag fangen die Kiemen an zu sprossen (Abb. 3). Nach 17 Tagen schlüpfen die Larven, obwohl sie schon nach 12 Tagen

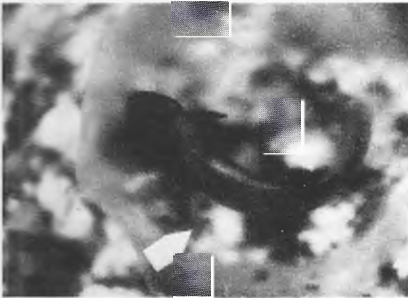


Abb. 3. 9 Tage alter Embryo. Weißer Pfeil: Sekundäre Eihülle.

9 day-embryo. White arrow: Secondary egg-bag.

fertig ausgebildet sind (SCHULZ 1965). Der Schlupfzeitpunkt hängt allerdings von vielen äußeren Faktoren ab, so daß er sich bis zum 22. Tag hinziehen kann. Acht Tage nach dem Schlüpfen erkennt man Vorderbeinknospen. In weiteren ein bis zwei Wochen sind die Vorderbeine voll ausgebildet. Sind die Tiere 3 cm groß, beginnen die Hinterbeine zu sprossen. Nach 4 Wochen wachsen die Larven jeden Monat etwa einen Zentimeter. Nach einem Jahr werden sie dann geschlechtsreif und sind mit 2 bis 3 Jahren ausgewachsen (SCHULZ 1965). Axolotl erreichen ein Alter von 10 bis 15 Jahren (LEFFLER 1915).

Es ist bekannt, daß Axolotl in Gefangenschaft metamorphosieren können. Dieses Phänomen ließ sie zum Haustier der Entwicklungsphysiologen werden. Dazu gibt es eine große Zahl von Veröffentlichungen, auch neueren Datums. So schrieben über die Bedeutung der Schilddrüse für die Metamorphose ROMEIS (1915), ALLEN (1919, 1927), GEYER (1926), HIRSCH (1929), MARX (1935),

D'ANGELO & CHARIPPER (1939) und PRAHLAD & DELANNEY (1965). Über die Bedeutung der Hypophyse auf die Metamorphose berichteten unter anderen ALLEN (1919) und HERRE (1951). Eine aktuelle Arbeit (WELLS & MOSER 1982) beschäftigt sich mit dem Einfluß von Thyroxin, Lysin-Vasopressin und Oxythocin sowie Prolactin auf die Metamorphose und die Neotenie des Axolotls.

Axolotl sind leicht zu halten. Da sie Temperaturen von -2°C bis $+24^{\circ}\text{C}$ vertragen können, ist eine Aquarienheizung unnötig. Die Behälter sollten jedoch nicht direkter Sonneneinstrahlung ausgesetzt werden, da die Qualität des Wassers darunter sehr leidet und Axolotl einen dunkleren Standort vorziehen. Unsere Tiere sind in großen Glasaquarien ($55 \times 55 \times 48$ cm) zu dritt oder zu zweit untergebracht. Als Bodenbelag dienen Kieselsteine und als Sichtschutz vor den Artgenossen zwei bis drei große Steine (zum Beispiel Backsteine). Durch BelüftungsfILTER und Sprudelsteine ist ein Wasserwechsel nur alle drei bis sechs Monate nötig. Die Behälter werden dann mit frischem Leitungswasser bis zu einem Wasserstand von 30 cm Höhe aufgefüllt. Eine Bepflanzung der Becken ist nicht nötig. An extremen Sonnentagen, vor allem im Sommer, empfiehlt es sich, die Behälter und eventuell auch den Raum abzudunkeln, um der schnellen Alterbildung Herr zu werden und die Wasserqualität zu erhalten.

Bei der Fütterung der Axolotl in Gefangenschaft erweist es sich als günstig, in dünne Streifen geschnittenes, rohes Fleisch, Herz oder Leber zu füttern. Sie fressen ebenso lebende Fische bis zu einer Größe von 7 cm. Auch Mehlwürmer, Regenwürmer und Wasserflöhe können die Nahrung abwechslungsreich gestalten. Es genügt jedoch, die Tiere etwa zweimal in der Woche ausschließlich mit Schweineherz zu füttern, das man in kleinen Stückchen mit der Pinzette anbietet. Die Larven nehmen schon zwei Stunden nach dem Schlüpfen Protozoen und kleine Metazoen zu sich. So kann man vom ersten Tag an Cyclops ins Wasser geben. Nach drei Wochen wird die Kost erweitert um Nauplien, Daphnien und kleingehacktes Herz. SCHULZ (1965) bevorzugt bei der Fütterung Infusorien.

3. Das Verhalten des Axolotls

Das nachfolgend dargestellte Ethogramm des Axolotls ist in verschiedene Funktionskreise untergliedert, wobei in einem Funktionskreis Verhaltensweisen mit gleicher oder ähnlicher Aufgabe und Wirkung zusammengefaßt sind (IMMELMANN 1976). So bilden Fortbewegungs- und Ruheverhalten, sauerstoffaufnahmebedingtes, nahrungsaufnahmebedingtes, Sexual- und Interaktionsverhalten eigene Funktionskreise.

3.1 Fortbewegungsverhalten

Die Tiere halten sich in ihren Aktivitätsphasen entweder am Boden, im freien Wasser oder direkt unter der Wasseroberfläche auf. Am Boden kann man einerseits ein Kriechen wie bei den metamorphosierten Lurchen an Land (Abb. 4),



Abb. 4. Kriechen am Boden.
Creeping on the ground.

andererseits ein Schwimmen beobachten. Beim langsamen Schwimmen und der kriechenden Fortbewegung setzen sie ein Vorderbein vor und ziehen das Hinterbein der gegenüberliegenden Seite nach und so fort, so daß eine schlängelnde Fortbewegung entsteht. Die gegengleiche Bewegung der Extremitäten ist vergleichbar mit dem Kreuzgang. Beim schnellen Schwimmen werden die Extremitäten an den Körper angelegt, und nur der Schwanz dient als Antrieb (Abb. 5).



Abb. 5. Schnelles Schwimmen.
Fast swimming.

Die selten zu beobachtende Fortbewegung unter der Wasseroberfläche ist mit dem ruhigen, schlängelnden Schwimmen am Boden vergleichbar (Abb. 6 u. 7).

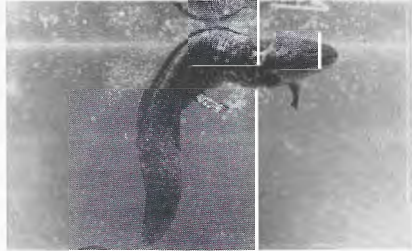


Abb. 6 und 7. Ruhiges Schwimmen an der Wasseroberfläche.
Quiet swimming on the surface of water.

Die am häufigsten vorkommende Bewegung im freien Wasser ist ein langsames Schwimmen, nur in Fluchtsituationen tritt es in stark beschleunigter Form auf. Außerdem ist ab und zu ein Schreiten am Boden in der Art zu beobachten, daß der Axolotl seinen Oberkörper aufrichtet und auf den Hinterbeinen geht, wobei er sich auf den Schwanz stützt (Abb. 8).



Abb. 8. Aufrechtes Schreiten am Boden.
Upright walking on the ground.

3.2 Ruheverhalten

Die Ruhephase eines Axolotls beginnt meistens am Boden. Dabei liegt das Tier mit dem Bauch auf und spreizt leicht die Beine. Dieses Verhalten kann langsam in ein Schweben übergehen: das Tier hebt zunächst nur seinen Kopf (Abb. 9), bald lösen sich die Vorderbeine vom Boden (Abb. 10) und anschließend auch die Hinterbeine, wobei das Tier noch voll auf den Schwanz gestützt bleibt. Im letzten Schwebestadium am Boden steht der Axolotl nur noch auf der äußersten Schwanzspitze (Abb. 11), löst sich vom Boden ab und schwebt unter die Wasseroberfläche, unter der er sichelförmig zu „hängen“ scheint (Abb. 12).



Abb. 9–12. Typische Sequenz des Ruheverhaltens: Kopfhoben (9), Ablösen der Vorderextremitäten (10), „Stehen“ auf der Schwanzspitze (11), Schweben unter der Wasseroberfläche (12).

Typical sequence of behaviour during rest: Lifting the head (9), lifting the front extremities (10), „standing up“ on the tip of the tail (11), hovering under the surface of the water (12).

Dieses Schweben unter der Wasseroberfläche ist nur selten zu sehen. Die genaue Abfolge der Schwebezustände zeigt Abb. 13. LEFFLER (1915) schreibt, die einzelnen Schwebezustände seien verschiedene Schlafzustände, was sie durch die geringer werdende Anzahl an Kiemenschlägen belegt. So soll die Kiemenschlagfrequenz unter der Wasseroberfläche am geringsten, der „Schlaf“ also am tiefsten sein und am Boden am höchsten, der „Schlaf“ also am flachsten, lediglich ein Ruhen sein. Wir können diese Aussagen nicht bestätigen, da in allen Schwebezuständen sowohl bei ein und demselben als auch im Vergleich zwischen ver-

schiedenen Individuen stets wechselnde Kiemenschlagfrequenzen gemessen wurden (GONSCHOREK 1982).

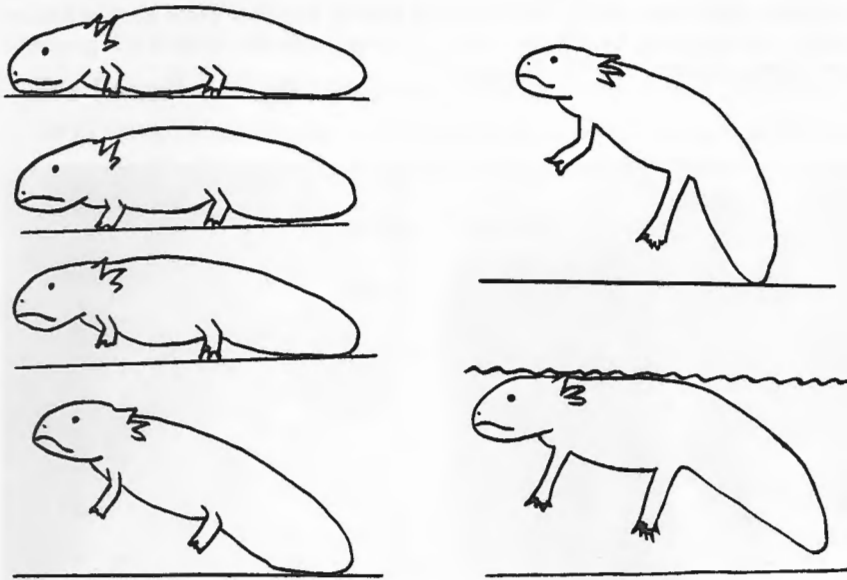


Abb. 13. Sequenz des Ruheverhaltens, schematisiert.
Sequence of behaviour during rest (diagramme).

3.3 Sauerstoffaufnahmebedingtes Verhalten

Diesem Funktionskreis werden passive und aktive Verhaltensweisen zugeordnet. Als passiv bezeichnen wir das Hinaufschwimmen zur Wasseroberfläche zum Luftschnappen und das anschließende Hinabschwimmen. Zu den aktiven Verhaltensweisen sollen das Kiemenschlagen, die Mundbodenatmung und das aktive Hinaufschwimmen zur Wasseroberfläche, das Luftschnappen und das anschließende aktive Hinabschwimmen zählen. Bei der Kiemenatmung schlagen nur Axolotl mit ausgeprägten Federkiemen ihre Kiemenbüschel mit Schwung nach hinten. Mit dem gleichen Schwung bringen sie sie nach kurzer Zeit in die Ausgangsstellung zurück. Bei Axolotl mit Quastenkiemen ist dieses Verhalten kaum zu beobachten. Bei solchen Tieren tritt die Mundbodenatmung allein auf, während sie bei Tieren mit Federkiemen kombiniert mit Kiemenschlag stattfindet. Bei kleinen, etwa 3 Wochen alten Larven konnte ein Kiemenschlag nur in Verbindung mit Lokomotionen beobachtet werden.

Der Lungenatmung des Axolotls dient das Luftschnappen an der Wasseroberfläche. Mit ruhig schlagendem Schwanz (Abb. 14) schwimmt er dorthin, reißt blitzschnell das Maul auf, was oft als quietschender Ton vernehmbar ist, schließt es ebenso schnell wieder, dreht sich rasch um (Abb. 15) und schwimmt eilig zum Boden des Aquariums zurück, wo er oft deutlich hörbar mit der Schnauze auf-

stößt (Abb. 16). Das passive Hinauf- und Hinabschweben zum Zwecke des Luftschnappens findet meist während der Ruhephasen statt. Nach dem Luftschnappen kann das Tier eine Zeit lang sichelförmig unter der Wasseroberfläche schweben oder zum Boden absinken, bei ständig aus dem Maul entweichender Luft in Form von großen Blasen (Abb. 17). Dort setzt der Axolotl mit gespreizten Beinen federnd mit dem Bauch auf.

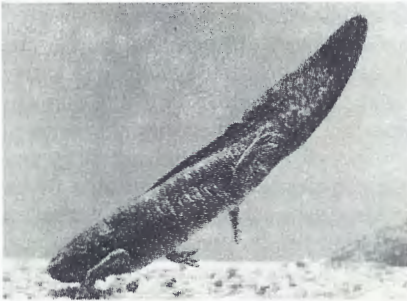


Abb. 14–16. Typische Sequenz des aktiven Luftschnappens: Aufwärtsschwimmen (14), Richtungsumkehr nach dem Luftschnappen (15), Abwärtsschwimmen (16).

Typical sequence of active gasping for breath: swimming upwards (14), changing direction after gasping for breath (15), swimming downwards (16).

Abb. 17. Abwärtsschweben nach passivem Luftschnappen.

Hovering downwards after passive gasping for breath.

3.4 Nahrungsaufnahmebedingtes Verhalten

Das Beutefangverhalten des Axolotls wird sowohl durch optische als auch durch chemische Reize in Gang gesetzt. Bei der Aktivierung durch chemische Reize, zum Beispiel durch Zusetzen von Fleischsaft in die Nähe eines Tieres, nimmt es eine typische Suchstellung ein (Abb. 18): Es krümmt seinen Körper

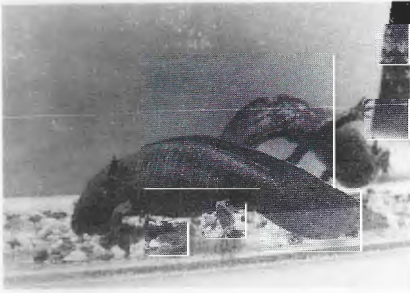


Abb. 18. Suchstellung.
Surching position.

konvex, mit Schnauze und Schwanz den Boden noch berührend, und kriecht so umher. Bei diesem Verhalten scheint es sich um ein ungerichtetes Suchverhalten (Appetenzverhalten) zu handeln. Eine gerichtete Orientierungsbewegung bleibt aus, da die Beute fehlt. Nur eine Endhandlung (Erbkoordination) ist zu beobachten, indem der Axolotl nach Kieselsteinen am Boden schnappt und diese mitunter verschluckt. Nach kräftigem Durchkauen werden sie jedoch meistens wieder ausgespiesen, so daß man annehmen kann, daß eine Futterauswahl getroffen wird. Durch optische Reize kann das Beutefangverhalten schon aktiviert werden, wenn man außerhalb des Aquariums an der Scheibe kleine Gegenstände anbietet. Dabei nähert sich der Axolotl gezielt und schnappt nach der vermeintlichen Beute gegen die Aquariumscheibe. Bei frontaler Darreichung von Fleisch (optischer und chemischer Reiz) oder einer Holzkugel-Attrappe (nur optischer Reiz) im Aquarium stellten wir fest, daß das Objekt höchstens 3 cm vom Tier entfernt sein durfte und bewegt sein mußte, damit der Axolotl gezielt danach schnappen konnte. Führt man das Objekt von hinten am Auge des Tieres vorbei, so schnappt es blitzschnell und zielsicher zur Seite. Direkt vor den Augen bewegte Objekte lösen zwar auch Beutefangverhalten aus, sie können aber beim Zuschnappen verfehlt werden. Mehrfach versuchen die Tiere dennoch, die Beute durch wiederholtes Zuschnappen zu bekommen. Gelingt es ihnen nicht, so wenden sie sich ab. Nach 30 bis 60 sec., wohl nach Erholung der ermüdeten Reaktion, kann das Beutefangverhalten erneut ausgelöst werden. Füttert man Fleisch, so wird mit der zunehmenden Zahl an gefressenen Stückchen die Reaktion auf die Nahrung geringer, das heißt, die Handlungsbereitschaft zum Beutefang nimmt, wie zu erwarten, mit zunehmender Sättigung ab. Auch die Intensität der Zuschnappbewegungen und die Trefferquote werden geringer, bis sich die Tiere von der Nahrung abwenden. Die Abfolge der Verhaltensänderungen bei der Nahrungsaufnahme kann in folgende Phasen unterteilt werden:

- a) sofortiges schnelles Zuschnappen und Treffen der Nahrung (Abb. 19 u. 20)
- b) sofortiges langsames Zuschnappen mit abnehmender Trefferquote



Abb.19 und 20. Heftiges Schnappen nach einer Beuteattrappe (= Holzkugel).
Violent snapping at a prey-dummy (= wooden bead).

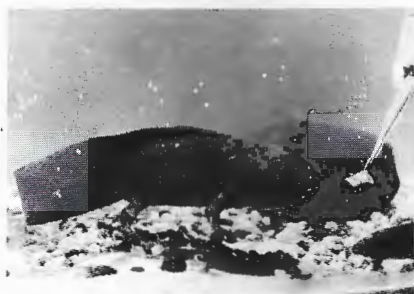


Abb. 21. Leichtes Schnappen nach Fleisch.
Light snapping for meat.

Abb. 22. Axolotl folgt dem Fleisch.
Axolotl follows meat.

- c) leichtes Zuschnappen und Nachfassen (Abb. 21)
- d) Nachkriechen hinter der Nahrung und leichtes Zuschnappen (Abb. 22)
- e) Abwenden von der Nahrung.

Gibt man lebende Nahrung ins Aquarium, so findet man die gleichen Verhaltensweisen wieder wie bei der Fütterung mit Fleisch oder bei der Darbietung einer Attrappe. So wurde ein 7 cm langer Goldfisch von den Axolotln nicht verfolgt, sie packten dann aber blitzschnell zu, wenn der Fisch in greifbare Nähe gekommen war. Nach mehrmaligem Verfehlen der Beute glückte der Beutefang, und der Fisch wurde mit dem Kopf zuerst ins Maul genommen. Nach etwa 5 Minuten war auch der Schwanz des Fisches endgültig im Axolotlmaul verschwunden. Aus dem Maul heraushängende Nahrungsteile werden mit ruckartigen, heftigen, seitlichen Kopfbewegungen umhergeschlagen, wahrscheinlich, um zu große Nahrung zu zerteilen, wozu die Zähne des Axolotls nicht fähig sind.

Beim Schluckvorgang werden die Nahrungsstücke ruckartig und unzerteilt verschlungen. Jedem Schluckvorgang gehen kauartige Bewegungen im Mundraum voran, wobei mit leicht geöffnetem Maul die Nahrung hin- und hergeschoben wird, bis sie entweder wieder ausgespiesen oder aber verschluckt wird.

Ausgespieen werden vorwiegend alte, zu weiche, zu fette oder zu sehnige Fleischstücke und Kieselsteine.

Zusammenfassend für die Nahrungsaufnahme läßt sich sagen, daß chemische Reize ein ungerichtetes und optische sowie kombinierte optisch-chemische Reize ein gerichtetes Beutefangverhalten auslösen. Dabei folgt auf die Orientierungsbewegung zum Reiz hin die Erbkoordination, bei der das Maul blitzschnell geöffnet wird, so daß ein Sog entsteht und die Nahrung ins Maul gesogen wird. Unter kräftigen Kaubewegungen, wobei die Nahrung auf Genießbarkeit untersucht wird, wird sie verschluckt oder ausgespieen.

3.5 Sexualverhalten

Es war uns nur einmal möglich, Ausschnitte aus dem Sexualverhalten des Axolotls zu beobachten. Daran waren zwei Weibchen und ein Männchen beteiligt. Sie stießen sich gegenseitig leicht an, schlängelten sich umeinander und verfolgten sich. Nach etwa 15 Minuten hielten die Tiere inne und verharrten sehr lange. Der zwei Tage später gefundene Laich ließ das beschriebene Verhalten als Teil des Sexualverhaltens erscheinen.

3.6 Interaktionsverhalten

Axolotl sind im allgemeinen als verträglich zu bezeichnen. Sie liegen oder schweben häufig über- oder untereinander, ohne sich zu beachten. Zu Kämpfen kommt es nie. Die Verletzungen, die sie sich zufügen, entstehen beim Beutefang, da sie nach allem schnappen, was sich bewegt. So kann das Bein eines Artgenossen schnell mit einem Beutetier verwechselt werden. Von Kannibalismus (LEFFLER 1915) kann man hierbei aber nicht sprechen.

Neben dem Erstellen eines Ethogramms haben wir begonnen, uns mit der Tagesrhythmik und dem Lernverhalten der Tiere zu befassen. Einige Ergebnisse seien hier dargestellt.

3.7 Tagesrhythmik

Die wenigen zu diesem Punkt bisher durchgeführten Untersuchungen wurden an einem Männchen und einem Weibchen angestellt. Dazu wurden beide Tiere einzeln in je ein Aquarium gesetzt und 24 Stunden durchgehend beobachtet. Die sich alle zwei Stunden ablösenden Versuchsleiter registrierten im 30-Sekunden-Takt aus dem Verhaltensinventar des Axolotls fünf Verhaltensweisen:

- 1) Ruhen am Boden (RB)
- 2) Schweben (S)
- 3) Schweben unter der Wasseroberfläche (SW)
- 4) Bewegung am Boden (BB)
- 5) Bewegung im Wasser (BW)

Die Verhaltensweisen 1) bis 3) gehören zum Funktionskreis Ruheverhalten. Zu 2) zählten wir alle Verhaltensweisen, bei denen nicht gleichzeitig alle vier Extremitäten und der Schwanz am Boden auflagen und die Tiere nicht unter der Wasseroberfläche „hingen“. Bei den Verhaltensweisen 4) und 5) handelt es sich

um Aktivitätsverhaltensweisen, wobei unter 4) ein Kriechen und unter 5) ein Schwimmen, auch unter der Wasseroberfläche, verstanden werden soll.

Die Untersuchungen ergaben, daß sich beide Tiere in ihrem Tagesrhythmus so wesentlich voneinander unterschieden, daß daraus noch keine schlüssigen Aussagen für die Art gezogen werden können. Wenn das eine Tier mehr zur Nachtaktivität tendierte, so schien das andere mehr tag- und dämmerungsaktiv zu sein. Der zeitliche Anteil des Ruheverhaltens liegt bei beiden Individuen über dem des Aktivitätsverhaltens (Abb. 23).

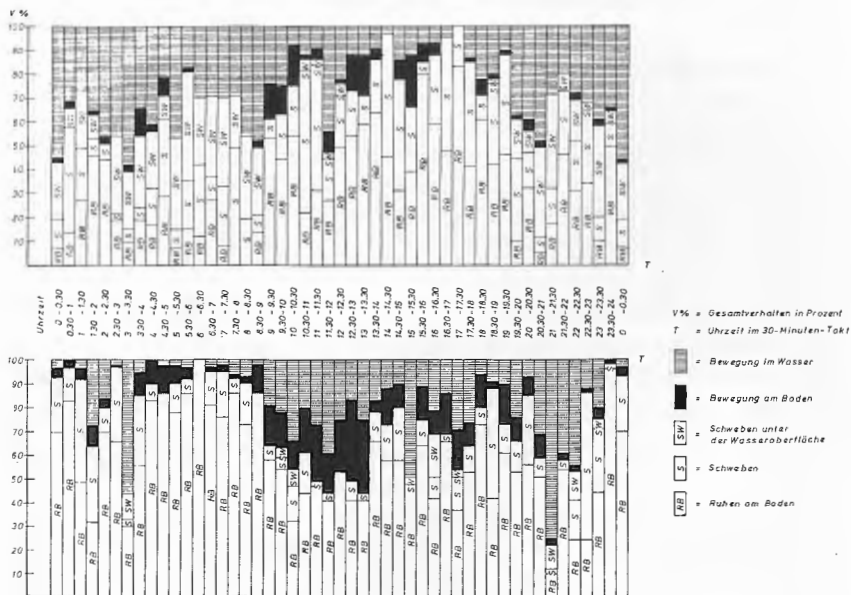


Abb. 23. Aktogramm eines Männchens (oben) und eines Weibchens (unten).
Actogramme of male (top) and female (bottom).

3.8 Lernverhalten

Axolotl sind, wie wohl alle Tiere, zu lernen in der Lage. Dabei lassen sich sowohl klassische Konditionierungsprozesse als auch Gewöhnungsvorgänge beobachten bzw. gezielt in Gang setzen.

3.8.1 Klassische Konditionierung

Wird der Raum, in dem die Hälterungsbecken mit den Tieren stehen, betreten, so nehmen sie, wenn sie hungrig sind, sofort die unter Kap. 3.4 beschriebene Suchstellung ein. Der ursprünglich neutrale Reiz „Erschütterung des Raumes“ ist zu einem primären geworden, so daß Beutesuchverhalten ausgelöst wird.

Desgleichen ist zu beobachten, daß, wenn mit der Fütterung der Tiere im ersten Becken begonnen wird, die Tiere in den benachbart stehenden Beutesuchverhalten zeigen. Auch hier sind wohl Erschütterungsreize dafür verantwortlich

zu machen. Der biologische Sinn im Phänomen der klassischen Konditionierung ist darin zu sehen, daß zunächst neutrale Reize, die aber immer in Verbindung mit der Beute auftreten, schon frühzeitig die Handlungsbereitschaft zum Beutefang aktivieren und das Tier zum schnelleren und sicheren Beutefang befähigen. Auch im Freiland spielt dieser Lernvorgang sicher eine Rolle für die Axolotl.

3.8.2 Gewöhnung

Unter Gewöhnung verstehen wir einen Lernprozeß, in dessen Verlauf durch neurale Informationsspeicherung Reaktionen auf einen spezifischen Reiz gemindert werden oder ganz erlöschen. Ein primär auslösender Reiz wird dabei zu einem neutralen. Vom Phänomen her gleich oder ganz ähnlich sind Ermüdungsprozesse, die sich aber durch schnelle Erholbarkeit auszeichnen. Gewöhnungsprozesse setzen Tiere in die Lage, auf häufig wiederkehrende Reize, die für sie nicht von Bedeutung sind, ihre Reaktionen abzubauen und damit Energie zu sparen (BUCHHOLTZ 1973, ZUCCHI 1979).

Wir haben mit an Draht befestigten Holzkugeln (= Beuteattrappen, vergl. Abb.19 u. 20) Gewöhnungsprozesse bei Axolotln untersucht. Dabei gingen wir folgendermaßen vor:

Jeweils einem Tier wurde eine Holzkugel dargeboten, indem sie vor seiner Schnauze ins Wasser getaucht und dort gleichmäßig hin- und herbewegt wurde. Nachdem das Versuchstier dann entweder mit Zuschnappen, Abwenden oder

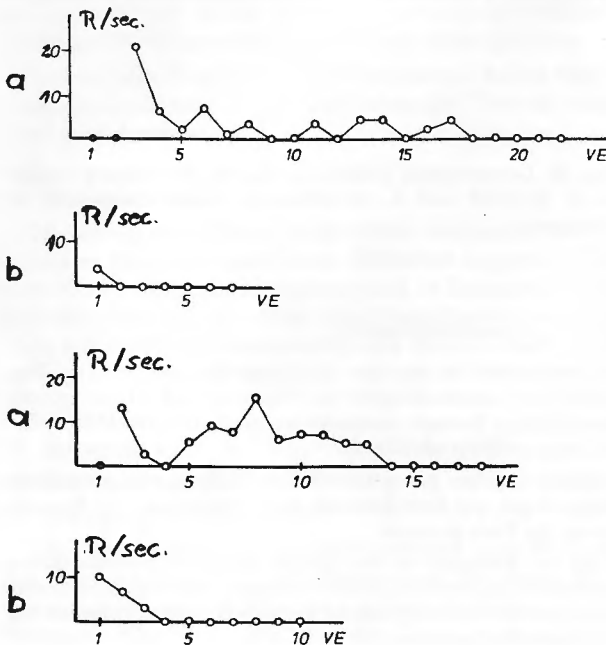


Abb. 24. Gewöhnungsverlauf zweier Axolotl an Beuteattrappen (= Holzkugel). a = 1. Versuchstag, b = 7. Versuchstag, R = Reaktion, ● = Zuschnappen, ○ = Abwenden. Ein Versuchereignis (= VE) stellt jeweils ein einmaliges Darbieten der Attrappe dar.

Habituation of two axolotls to prey-dummies (= wooden beads). a = 1st day of experiment, b = 7th day of experiment, R = reaction, ● = snapping, ○ = turning away. One event in the experiment (= VE) represents a single offer of dummy.

Verharren (länger als zwei Minuten) reagiert hatte, entfernten wir die Kugel. Damit war ein Versuchereignis beendet. Nach einer Pause von 30 sec. folgte der gleiche Vorgang (= Versuchereignis 2) und so fort. Ein Tagesversuch wurde beendet, wenn ein Tier als Reaktion auf die Attrappe nur noch Verharren zeigte oder sich fünfmal hintereinander sofort abwendete. Die Versuche wurden an sieben aufeinanderfolgenden Tagen zur jeweils gleichen Tageszeit wiederholt. Die Versuchsergebnisse haben wir pro Versuchstier und Versuchstag graphisch dargestellt, so daß wir für jedes Tier 7 Polygonzüge erhielten. In Abb. 24 sind von zwei Tieren jeweils die Ergebnisse vom ersten (a) und vom siebten (b) Versuchstag abgebildet.

Die Versuche ergaben, daß die Tiere am ersten Tag ein- oder wenige Male nach der Attrappe schnappten und sich im weiteren Verlauf dann immer schneller abwendeten. Am letzten Tag der Experimente hingegen war ein Schnappen nach der Attrappe nicht mehr zu beobachten. Außerdem wendeten sich die Tiere schon nach kurzer Zeit ab und erreichten bereits nach wenigen Versuchereignissen oder sofort den Nullwert. Zwischen dem ersten und letzten Versuchstag muß also ein Lernprozeß stattgefunden haben.

Bei diesem Experiment ist deutlich geworden, daß die Reaktion auf einen häufig wiederkehrenden, unbedeutenden Reiz (= Holzkugel) langsam abnimmt, die Tiere gewöhnen sich daran. Übertragen auf freilebende Axolotl würde dies bedeuten: die Tiere reagieren zunächst auf alle bewegten Objekte mit Beutefangverhalten, gewöhnen sich aber mit der Zeit an für sie unbedeutende, nicht freßbare Objekte und stellen ihre Reaktion darauf ein, zum Beispiel auf sich in der Strömung bewegende Pflanzenteile. Sie schränken somit unnötigen Energieverbrauch ein.

Dank

Wir danken herzlich Herrn H. GONSCHOREK (Alfeld/L.) für die Anfertigung einiger Zeichnungen. Den Herren R. SCHIEWE und A. SCHWEGMANN (beide Osnabrück) sei gedankt für fotografische Arbeiten.

Zusammenfassung

Der Axolotl (*Ambystoma mexicanum*) ist seit dem 19. Jahrhundert ein beliebtes Forschungsobjekt, an dem zahlreiche Untersuchungen zur Neotenie und Metamorphose durchgeführt wurden. Daten zu seiner Biologie, insbesondere zur Verhaltensbiologie, liegen nur sehr lückenhaft und weit zerstreut vor.

In der Arbeit werden zunächst Angaben zur systematischen Stellung, zum natürlichen Verbreitungsgebiet, zur Morphologie, zur Fortpflanzung, zur Entwicklung, zur Atmung, zur Nahrung und zur Haltung der Tiere gemacht.

Im zweiten Teil geht es um das Verhalten der Art. Es läßt sich in die Funktionskreise Fortbewegungs- und Ruheverhalten, sauerstoffaufnahmebedingtes, nahrungsaufnahmebedingtes, Sexual- und Interaktionsverhalten aufgliedern. Zusätzlich werden Angaben zur Tagesrhythmik und zum Lernverhalten gemacht.

Schriften

- ALEVEN, J. M. (1979): Alles über das Terrarium. — Stuttgart (Kernen), 176 S.
- ALLEN, B. M. (1919): The Development of the Thyroid Glands of *Bufo* and their Normal Relation to Metamorphosis. — J. Morph. Philadelphia, 32: 489-506.
- (1927): Influence of Hypophysis upon the Thyroid Gland in Amphibian Larvae. — Univ. Calif. Publ. Zool., Berkeley, 31: 53-78.
- D'ANGELO, S. A. & H. A. CHARIPPER (1939): The Morphology of the Thyroid Gland in the Metamorphosing *Rana pipiens*. — J. Morph., Philadelphia, 64: 355-372.
- BABÁK, E. & M. KÜHNOVÁ (1909): Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegung bei den Urodelen. — Pflügers Arch. ges. Physiol., Bonn, 130: 444-476.
- BLUMM, (1883): Der mexikanische Kiemenmolch, Axolotl (*Ambystoma mexicanum*), seine Züchtung und Pflege. — Ber. naturf. Ges. Bamberg, 12: 3-15.
- BUCHHOLTZ, C. (1973): Das Lernen bei Tieren. — Stuttgart (G. Fischer), 160 S.
- BUSCH, G. (1950): Der Axolotl. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, 3: 141-142.
- FREYTAG, G. E. (1970): Schwanzlurche und Blindwühlen. — In: Grzimek, B. (Hrsg.): Grzimeks Tierleben, Band 5: Fische 2/Lurche: 313-358. — Zürich (Kindler).
- GADOW, H. (1903): The mexican axolotl. — Nature, London, 67: 330-332.
- GEYER, H. (1926): Über die Schilddrüsenfütterung am Axolotl. — Bl. Aquar.- u. Terrark., Stuttgart, 37: 242-245.
- GONSCHOREK, R. (1982): Zur Biologie, insbesondere zur Verhaltensbiologie des Axolotls und seiner Verwendbarkeit im Biologieunterricht der Schule. — Hausarbeit im Fach Biologie an der Universität Osnabrück (unveröff.).
- HERRE, W. (1951): Über die Beziehungen zwischen Hypophyse und Schilddrüse bei Urodelenlarven. — Zool. Anz. Suppl., Leipzig, 15: 312-319.
- HEYDECKE, R. (1964): Präparationsanleitung für den Axolotl. — Wiss. Z. Humboldt-Universität Berlin 8: 599-604.
- HIRSCH, G. C. (1929): Metamorphose, Brunst, Neotenie und Schilddrüse bei *Triton taeniatus*. — Mikrokosmos, Stuttgart, 22: 65-70.
- IMMELMANN, K. (1976): Einführung in die Verhaltensforschung. — Berlin/Hamburg (Parey), 220 S.
- JAHN, J. (1975): Kleine Terrarienkunde. — Minden (Lehrmeister Bücherei, Philler), 144 S.
- LAFRENTZ, K. (1930): Untersuchungen über die Lebensgeschichte mexikanischer *Ambystoma*-Arten. — In: Beiträge zur Herpetologie Mexikos. — Abh. Ber. Mus. Nat.- u. Heimatk. Magdeburg 6: 91-127.
- LEFFLER, O. H. (1915): Zur Psychologie und Biologie des Axolotls. — Abh. Ber. Mus. Nat.- u. Heimatk. Magdeburg 3: 1-49.
- MARX, L. (1935): Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls. — Ergebn. Biol., Berlin, 11: 244-334.
- PRAHLAD, K. V. & L. E. DELANNEY (1965): A study of induced metamorphosis in the axolotl. — J. exp. Zool., Philadelphia, 160: 137-147.
- RIMPP, K. (1977): Amphibien und Reptilien im Terrarium. — Niedernhausen (Falken), 64 S.
- ROMEIS, B. (1915): Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretorischer Organe. Der Einfluß von Thyreoidea- und Thymusfütterung auf das Wachstum, die Entwicklung und die Regeneration von Anurenlarven. — Arch. Entw. Mech. Org., Leipzig, 41: 57-119.

- SCHULZ, B. (1965): Haltung und Zucht des Axolotls (*Siredon mexicanum*). Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, 18: 215–218.
- SMITH, H. M. (1969): The Mexican Axolotl. — Biol. Sci., Tokio, 19: 593–597.
- SMOLIK, H. (1968): rororo Tierlexikon. Bd. 4. — Reinbek bei Hamburg (Rowohlt), 229 S.
- THOMAS, R. M. (1976): The Mexican Axolotl in Schools. — J. Biol. Educ., London, 10: 291–298.
- WELLS, D. E. & C. R. MOSER (1982): Influence of Vasopressin and Oxytocin on Neoteny in the Adult Mexican Axolotl *Ambystoma mexicanum*. — J. exp. Zool., Philadelphia, 221: 173–179.
- WOLTERSTORFF, W. (1930): Zur Systematik und Biologie der Urodelen Mexikos. — In: Beiträge zur Herpetologie Mexikos. — Abh. Ber. Mus. Nat.- u. Heimatk. Magdeburg 6: 129–145.
- ZUCCHI, H. (1979): Gewöhnung an Signale der innerartlichen Kommunikation beim Buchfinken *Fringilla coelebs* L. unter Freiland- und Laborbedingungen. — Dissertation, Fachbereich Biologie der Phillips-Universität Marburg/Lahn.

Verfasser: Dr. rer. nat. HERBERT ZUCCHI, Fachbereich Biologie der Universität Osnabrück, Seminarstraße 20, D-4500 Osnabrück. — REGINA GONSCHOREK, Am Heitkamp 36, D-3220 Alfeld/Leine.