

Notizen zum Geburtsvorgang beim Feuersalamander, *Salamandra salamandra* (L.)

HARTMUT GREVEN

Mit 7 Abbildungen

Einleitung

Unter den einheimischen Urodelen zeichnet sich der Feuersalamander (*Salamandra salamandra*) durch seinen bemerkenswerten Fortpflanzungsmodus aus. Er ist ovovivipar und setzt meist im Frühjahr bis zu 80 Larven ins Wasser ab. Die Literatur über Morphologie, Ökologie, Entwicklung und Fortpflanzungsbiologie dieser Art ist daher recht umfangreich (unter anderen FRANCIS 1939, GASCHÉ 1939, 1942, JOLY 1968, FACHBACH 1969; in den zitierten Arbeiten auch ältere Literatur).

Dennoch zeigte sich bei der Durchsicht der Arbeiten, daß kaum Angaben über den unmittelbaren Verlauf der Geburt und anatomische, physiologische und ethologische Anpassungen an diese existieren. Es heißt lediglich, daß *S. salamandra* sich zum Zeitpunkt der Geburt mit dem Hinterkörper ins Wasser begibt und dort seine Larven absetzt, die teils mit und teils ohne Eihülle geboren werden. Bei FREYTAG (1955) finden sich darüber hinaus noch die Bemerkungen, daß die Geburt meist nachts stattfindet, und die Larven mit dem Kopf voran aus der Kloake treten.

Da wir für Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des weiblichen Genitaltraktes einheimischer Urodelen stets auch eine größere Anzahl von Feuersalamandern halten, war es nicht nur möglich, „normale“ Geburten zu beobachten, sondern auch — diese allerdings unter sehr künstlichen Bedingungen — zu fotografieren und zu filmen. Im folgenden soll der Geburtsablauf anhand unserer Unterlagen genauer beschrieben werden.

Material und Methoden

Trächtige und nichtträchtige Weibchen von *S. salamandra* wurden im Herbst oder Frühjahr über den Handel bezogen (Herkunftsland unbekannt) und in großen Plastikwannen, die mit feuchtem Schaumgummi und Tonröhren ausgelegt und mit einem Wasserteil versehen waren, in beleuchteten (14 h) Kellerräumen gehalten beziehungsweise in einem frostfreien Raum überwintert. Gefüttert wurde mit Fliegenmaden, Regenwürmern und Mehlkäferlarven.

Nachdem wir beobachtet hatten, daß Weibchen wiederholt den Wasserteil, eine flache Plastikschaale, aufsuchten und Larven absetzten und sich der Ablauf der Geburt nicht merklich von dem solcher Tiere unterschied, die in mit kühlem Wasser gefüllte Schalen oder Fotoküvetten gesetzt wurden, hielten wir die Salamander bis etwa Anfang Mai ohne Wasserteil. Danach wurden sie täglich in den Abendstunden für etwa eine Stunde in Schalen oder Küvetten gebracht, die so hoch mit kühlem Wasser (16—18° C) gefüllt waren, daß Kopf und Schulterbereich der Tiere nicht davon bedeckt waren. In den meisten Fällen kam es spontan oder erst nach einer „Eingewöhnungszeit“ zum Absetzen von Larven.

Für die Herstellung von Fotografien diente eine Exacta Varex mit Balengerät und Blitzlicht, zum Filmen wurde eine Bolex H 16 (Bildgeschwindigkeit 24 B/sec) verwendet. Blitzlicht störte kaum, während kurze Zeit nach dem Einschalten der hellen Filmlampen die Tiere sehr unruhig wurden. Eine übermäßige Erwärmung des Wassers wurde durch Eisstückchen in Grenzen gehalten.

Herrn Prof. Dr. R. ALTEVOGT, Zoologisches Institut der Universität Münster, danke ich herzlich für die Bereitstellung der Filmkamera, meiner Frau für die Assistenz bei der Herstellung der Filmaufnahmen.

Beobachtungen und Diskussion

Das Verhalten trächtiger Tiere unterscheidet sich kaum von dem nichtträchtiger Artgenossen. Allerdings lassen sich häufig starke Kontraktionen des Rumpfes beobachten, die im Bereich des Schultergürtels beginnen und sich schwanzwärts fortsetzen. Sie können bewirken, daß die Tiere kurzfristig auf einer Seite besonders stark ausgebeult sind. Solche starken Kontraktionen sind bei der Geburt nicht mehr feststellbar.

Bringt man ein Weibchen in eine Schale mit Wasser, sitzt es, sofern es nicht fluchtartig das Becken verläßt, mit leicht aufgerichtetem Oberkörper da und hat oft die Hinterextremitäten gestreckt und seitlich abgespreizt. Dabei berühren meist alle fünf Zehen jedes Hinterbeines den Boden.

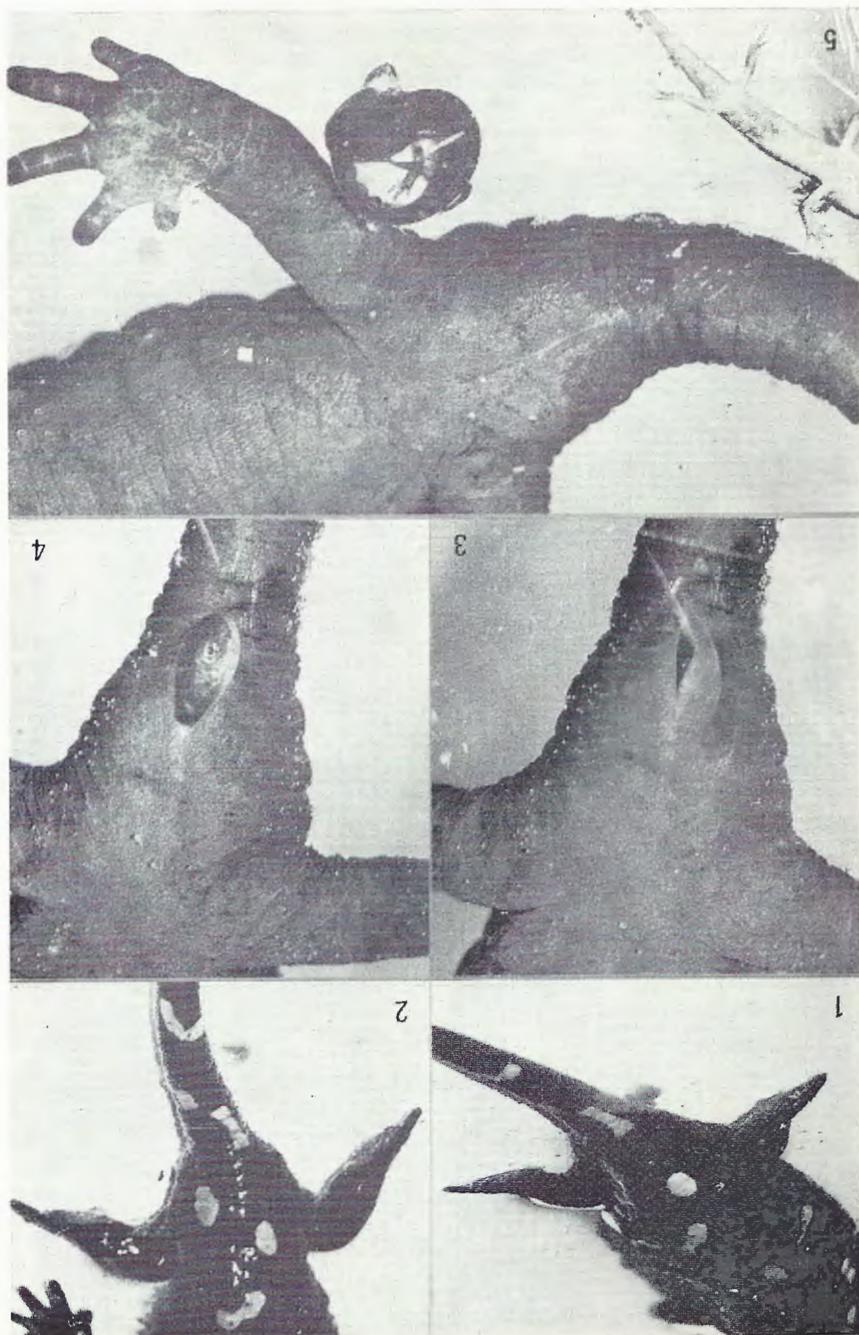
Abb. 1. Seitliches Spreizen und Drehen der Hinterbeine vor der Geburt. ▶
Lateral spreading and rotation of the hind-legs before birth.

Abb. 2. Anwinkeln der Hinterbeine während des Austreibens der Larve.
Bending of the hind-legs during the expulsion of the larva.

Abb. 3. Öffnen der Kloake.
The cloaca opens.

Abb. 4. Der Kopf der Larve wird sichtbar.
The head of the larva appears.

Abb. 5. Nach der Geburt berühren wieder alle fünf Zehen jedes Hinterbeins den Boden. Eine der Larven liegt noch in der intakten Eihülle.
After birth the five toes of each hindleg touch the bottom. One of the larva is still in the intact egg capsule.



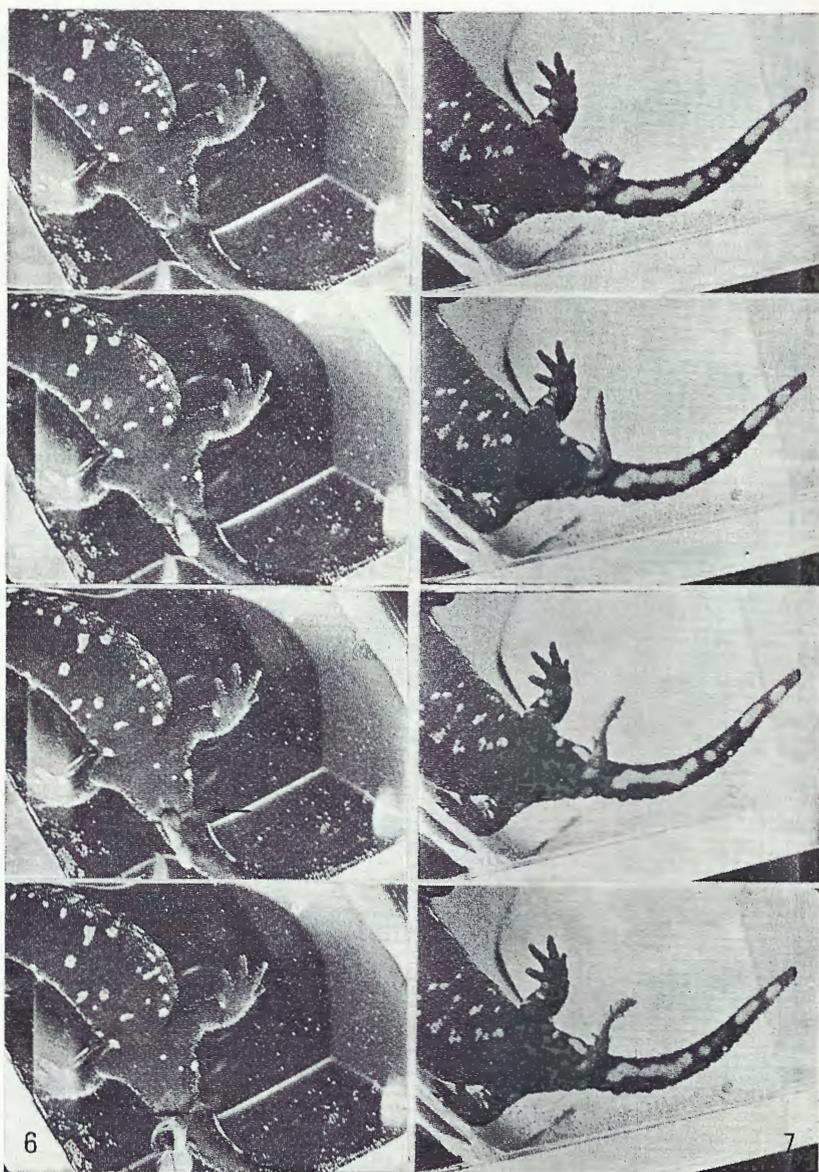


Abb. 6—7. Ausgewählte Filmbilder einer Geburt in Kopf- (6) und Schwanzlage (7). In Abb. 6 handelt es sich um die Bilder 1, 17, 29 und 40, in Abb. 7 um die Bilder 1, 5, 15 und 23 von mit 24 B/sec gefilmten Szenen. Der Pfeil zeigt auf die kurz vorher ausgestoßene Eihülle.

Die Vorbereitung zur Geburt ist immer daran zu erkennen, daß die Tiere die Hinterbeine um fast neunzig Grad drehen, so daß die Fußflächen nach hinten zeigen und der Boden lediglich mit wenigen Zehen berührt wird (Abb. 1). Des öfteren hebt oder windet sich auch der Schwanz. In dieser Stellung kann das Weibchen mehrere Sekunden verharren, bisweilen auch mit den Hinterbeinen paddeln oder bei Störung wieder Normalstellung einnehmen. Zu diesem Zeitpunkt sind die Tiere durch grobe Störungen, wie Anfassen, Wegschieben etc. noch am Gebären der Larve zu hindern.

Ist das Weibchen nicht beunruhigt worden, beginnt es, die Hinterbeine noch mehr nach hinten zu nehmen (Abb. 2); im Extremfall sind dann die Fußflächen fast parallel zum Schwanz gerichtet. Nun knicken die Hinterbeine noch ein wenig im Kniegelenk ein und werden leicht angehoben, so daß die Tiere mit dem Hinterleib regelrecht im Wasser schweben. Der Schwanz hebt sich noch ein wenig, die Kloake öffnet sich und die Larve(n) oder Eihüllen werden ausgetrieben (Abb. 3, 4, 6, 7). Dieser Zeitpunkt scheint besonders im Freiland eine kritische Phase zu sein, denn das Weibchen ist nur mit den Vorderbeinen aufgestützt und hat so wenig Halt, daß es leicht fortgeschwemmt werden kann.

Vor und beim Austreten der Larven sind nur sehr schwache wehenähnliche Kontraktionswellen zu erkennen. Eindeutig haben wir sie nur in unseren Filmen gesehen, und zwar oft ventral noch vor dem Wegspreizen der Beine.

Es ist nicht möglich, verbindliche Daten für die Dauer eines einzelnen Geburtsaktes anzugeben. Die Larven werden manchmal geradezu explosionsartig zu mehreren hintereinander ausgetrieben, wobei es offensichtlich keine Rolle spielt, ob sie mit dem Schwanz oder dem Kopf voran (Abb. 4, 6, 7) oder sogar noch eingerollt geboren werden. Allerdings scheint die Kopf- oder Schwanzlage häufiger zu sein. Es kommt auch vor, daß Larven längere Zeit in der Geburtsöffnung zu sehen sind. Wir haben zahlreiche Geburtsakte beobachtet, die kaum eine Sekunde dauerten und solche, die nach einer Minute noch nicht beendet waren.

Eine Geburt in Schwanz- oder Kopf- oder Schwanzlage ist selbstverständlich nur dann möglich, wenn sich die Larve bereits im Uterus oder beim Durchtritt durch die Kloake weitgehend von der Eihülle befreit hat. In der Mehrzahl werden die Larven ohne diese Hülle geboren oder sind nur noch teilweise von ihr umhüllt. Das Austreiben der Larven in der intakten Eihülle und der ein bis zwei Abortiv-Eier pro Uterus (siehe auch JULY 1968) geht in der Regel ohne Schwierigkeiten vonstatten. Ein großer Teil der in der Eihülle geborenen Larven macht jedoch kaum nennenswerte Anstrengungen, sich aus dieser zu befreien, es sei denn, es erfolgt ein stärkerer mechanischer Reiz von seiten der Mutter oder vorbeischwimmender Larven. Sie verbleiben in der Hülle und gehen zugrunde (Abb. 5). Der mütterliche Organismus ist sicher aktiv durch Kontraktion der Muskulatur des Uterus am Geburtsvorgang beteiligt. Dafür sprechen bereits die histologischen

◀ Selected frames from a birth with the head (6) and the tail (7) in front. The pictures in fig. 6 are of frames 1, 17, 29, and 40, in fig. 7 of 1, 5, 15, and 23, top to bottom. Sequence filmed at 24 frames per second. Arrow indicates an egg capsule expelled some seconds before.

Befunde, die für diesen Teil des Oviduktes eine relativ starke Muskularis beschreiben (zum Beispiel KAUFMAN 1913, GREVEN et al. 1975). Manchmal scheint es, als könnte in der letzten Phase der Geburt auch aktive Hilfe von der Larve geleistet werden (sofern sie nicht in der Eihülle liegt). Wir konnten beobachten, daß sich Larven, die bereits eine Zeitlang aus der Kloake ragten, durch eine blitzschnelle Bewegung aus der Geburtsöffnung schlängelten. Zwischen den einzelnen Geburtsakten liegen unterschiedlich lange Pausen. Es können innerhalb von zehn Minuten zahlreiche Larven — wir haben bis zu zwölf gezählt — geboren werden; oft unterbrechen die Tiere aber auch das Gebären bis zum nächsten Tag oder zur nächsten Woche. Dieses schubweise Absetzen der Larven ist sicher nicht nur auf die Bedingungen während der Aufnahmen zurückzuführen. Es ist auch von anderen Autoren bei Terrarienhaltung beobachtet worden und wohl auch im Freiland die Regel (siehe auch JOLY 1968).

Durch Wasserentzug werden die Weibchen daran gehindert, ihre Larven abzusetzen (GASCHE 1942). Dennoch wurden von so gehaltenen Tieren einzelne Larven bereits Anfang Mai auf feuchtem Filterpapier geboren. Setzten wir diese Tiere für die fotografischen Aufnahmen ins Wasser, kam es in fast allen Fällen spontan zur Geburt von Larven. Über die hormonelle Regulierung des Geburtsablaufs ist so gut wie nichts bekannt (vgl. auch GASCHE 1942). Äußere Reize sind offenbar imstande, auch in fortgeschrittenen Phasen der Geburt eine Hemmung hervorzurufen, wie das auch bei Säugetieren der Fall ist.

Es liegt auf der Hand, daß die unseren Feuersalamandern zum Absetzen der Larven gebotenen Bedingungen, besonders dann, wenn sie fotografiert oder gefilmt wurden, sicher nicht den natürlichen Gegebenheiten entsprechen. Offensichtlich werden die Tiere, die vorzugsweise nachts gebären (FREYTAG 1955) durch das starke Licht und eventuell durch die Erwärmung des Wassers gestört, jedoch nicht so stark, daß äußere Reize (zum Beispiel Erniedrigung der Wassertemperatur oder Wasser überhaupt) nicht einige Geburten auslösten. Vielleicht setzen die Tiere nicht alle Larven ab, die sie zu diesem Zeitpunkt im Freiland oder auch im Terrarium abgesetzt hätten. Umgekehrt könnte durch den plötzlichen Reiz des kühlen Wassers eine Geburt eingeleitet werden, die zu diesem Zeitpunkt noch nicht stattgefunden hätte. Es handelt sich aber in keinem Fall — schon aufgrund des für die Aufnahmen gewählten Monats und des Habitus der geborenen Larven — um „Frühgeburten“, die durch Außenreize wie Temperaturerniedrigung etc. bereits im Dezember hervorgerufen werden können (SEMPER 1891, zit. nach GASCHE 1942). Wir glauben aufgrund vieler Beobachtungen im Terrarium, daß auch beim Filmen das hier beschriebene Verhalten unmittelbar vor und während der Geburt (Beine abspreizen, drehen, einwinkeln und Schwanz anheben) durchaus der Norm entspricht.

Zusammenfassung

Anhand von Filmaufnahmen, Fotografien und Beobachtungen wird der Geburtsvorgang bei *Salamandra salamandra* beschrieben. Stets auftretende, für den Geburtsablauf charakteristische Verhaltensweisen der Weibchen sind: seitliches Wegspreizen, Drehen

und Anwinkeln der Hinterbeine, so daß der Hinterleib der Tiere im Wasser schwebt, und leichtes Anheben des Schwanzes. Die Mehrzahl der Larven wird meist sehr rasch, ohne oder mit Resten der Eihülle bedeckt, in Kopf- oder Schwanzlage ausgetrieben.

Summary

Using motion pictures, photographs, and data of numerous observations the birth of *Salamandra salamandra* is described. Characteristic patterns of female behaviour immediately before and during birth are: lateral spreading, rotation, and bending of the hindlegs which elevates the body, and rising of the tail. In the most cases the larvae were born quickly with the head or the tail in front and without or only with rests of the egg capsule.

Schriften

- FACHBACH, G. (1969): Zur Evolution der Embryonal- bzw. Larvalentwicklung bei *Salamandra*. — Z. zool. Syst. Evol.-Forsch., 7: 128—145.
- FREYTAG, G. E. (1955): Feuersalamander und Alpensalamander. — Neue Brehm Bücherei, 142. Wittenberg-Lutherstadt.
- FRANCIS, E. T. B. (1934): The anatomy of the salamander. — Oxford (Clarendon Press).
- GASCHE, P. (1939): Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea). — Rev. suisse Zool., 46: 403—548.
- — — (1942): Beeinflussung der Larvenablage von *Salamandra salamandra* L. — Verh. naturforsch. Ges. Basel, 53: 246—264.
- GREVEN, H., KUHLMANN, D. & REINECK, U. (1975): Anatomie und Histologie des Oviductes von *Salamandra salamandra* (Amphibia, Urodela). — Zool. Beitr., N.F., 21: 325—345.
- JOLY, J. (1968): Données écologiques sur la Salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). — Ann. Sci. nat. Zool., 10: 301—366.
- KAUFMAN, L. (1913): Die Degenerationserscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei *Salamandra maculosa*. — Arch. Entwickl.-Mech. Org., 37: 38—84.

Verfasser: Dr. HARTMUT GREVEN, Abteilung für Histophysiologie, Zoologisches Institut der Universität, Hüfferstraße 1, 4400 Münster.