

# Haltung und Zucht des Sardischen Höhlensalamanders *Hydromantes imperialis* (STEFANI, 1969) und einige Beobachtungen zur Ökologie der europäischen Höhlensalamander

THOMAS MUTZ

## Abstract

*Husbandry and breeding of the Sardinian cave salamander Hydromantes imperialis* (STEFANI, 1969) and some observations to the ecology of the European cave salamanders.

The first successful breeding of the odorous cave salamander *Hydromantes imperialis* is reported. The animals were kept at temperatures below 15 °C in little boxes in a refrigerator. Four animals hatched from a clutch of six eggs after 173 days. The female guarded the clutch during the whole time and always had a close contact with the eggs. Two normal developed eggs had been eaten. The hatched young stayed at the nest place together with their mother about three weeks and consumed the remaining yolk. In this time, the female ate house crickets, which were as big as the young cave salamanders. Although cannibalism has been proved for cave salamanders, the female distinguished between the crickets and her young. The eggs were laid in January. The clutches of eggs develop in underground hiding-places during the hot, dry summer months. The Sardinian cave salamanders hatch at the beginning of the rainfalls in autumn. After hatching, the salamanders can use habitats of the surface, which have better feeding conditions. The active period in winter can be used optimally by this reproductive cycle.

Key words: Amphibia: Caudata: Plethodontidae: *Hydromantes imperialis*; courtship, egg laying, embryonic development, care of the brood, cannibalism, reproductive cycle.

## Zusammenfassung

Es wird über die erste erfolgreiche Nachzucht des sardischen Höhlensalamanders *Hydromantes imperialis* berichtet. Die Tiere wurden bei Temperaturen bis maximal 15 °C in kleinen Terrarien in einem Kühlschrank gehalten. Aus einem Gelege von sechs Eiern schlüpften nach 173 Tagen vier Jungtiere. Das Weibchen bewachte das Gelege die ganze Zeit über und hatte immer einen engen Kontakt zu den Eiern. In einer Phase mit unregelmäßiger Fütterung wurden zwei äußerlich normal entwickelte Eier gefressen. Die frisch geschlüpften Jungen haben sich noch etwa drei Wochen zusammen mit dem Muttertier an der Gelegestelle aufgehalten und dabei den größten Anteil des restlichen Dotters verbraucht. In dieser Zeit hat das Weibchen Heimchen gefressen, die so groß wie die Jungtiere waren. Obwohl Kannibalismus bei Höhlensalamandern nachgewiesen ist, unterscheidet das Weibchen also zwischen den Beutetieren und seinen Jungen. Die Eiablage in der Natur erfolgt im Januar; die Gelege entwickeln sich während der heißen, trockenen Sommermonate in unterirdischen Verstecken. Die sardischen Höhlensalamander schlüpfen zu Beginn der Regenfälle im Herbst. Nach dem Schlupf werden die nahrungsreicheren, oberirdischen Lebensräume aufgesucht. Durch diesen Fortpflanzungszyklus kann die Aktivitätsperiode im Winter optimal genutzt werden.

Schlagwörter: Amphibia: Caudata: Plethodontidae: *Hydromantes imperialis*; Fortpflanzung, Eiablage, Embryonalentwicklung, Brutpflege, Kannibalismus, Fortpflanzungszyklus.

---

\* Mit dieser Arbeit gewann Herr MUTZ den 1. Preis beim ALFRED-A.-SCHMIDT-Preis 1997.

## 1 Einleitung

Obwohl einige Arten der Gattung *Hydromantes* als einzige Vertreter der Familie Plethodontidae nicht auf dem amerikanischen Doppelkontinent, sondern in Europa verbreitet sind und schon deshalb eine Sonderstellung einnehmen, gehören sie immer noch zu den am wenigsten bekannten Arten der europäischen Herpetofauna. Dies liegt an der relativ versteckten Lebensweise und den kleinen Verbreitungsgebieten der Arten. Außerdem gibt es über diese Salamander relativ wenig Literatur, die oft nur schwer zugänglich ist.

Neben Veröffentlichungen zur Biogeographie (LANZA & VANNI 1981) sind in jüngerer Zeit hauptsächlich mit der Methode der Elektrophorese die Isoenzyme der Höhlensalamander untersucht und erhebliche Veränderungen in der Taxonomie vorgenommen worden (LANZA et al. 1982, 1986, 1995). Dagegen gibt es kaum Arbeiten über die Ökologie und fast keine über das Fortpflanzungsverhalten dieser Schwanzlurche. Lange Zeit hielt man Höhlensalamander im Gegensatz zu allen anderen Arten ihrer Familie für lebendgebärend (z.B. BERG 1896, BEDRIAGA 1897, SCHREIBER 1912, PROCTER 1920, DUNN 1926, NOBLE 1931, ANGEL 1946). Diese Ansicht hat sich in der populärwissenschaftlichen Literatur sehr lange Zeit gehalten (z.B. TRUTNAU 1975) und selbst in noch jüngeren Arbeiten wird diskutiert, ob noch nicht entwickelte Eier kurz nach der Befruchtung oder Eier in einem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium abgelegt werden (ENGELMANN et al. 1986). Obwohl von GORMAN (1956) in Kalifornien die ersten Gelege des nahe verwandten *H. shastae* entdeckt worden sind, hat REHBERG (1960) darauf hingewiesen, daß die Frage, ob die europäischen Höhlensalamander lebendgebärend sind oder Eier legen, völlig ungeklärt ist. Erste histologische Untersuchungen des Oviduktes zeigten größere Ähnlichkeiten mit eierlegenden als mit lebendgebärenden Urodelarten (VILTER & THORN 1967).

Die erste detaillierte Beschreibung von Brutpflege und Entwicklung von Höhlensalamandern des französischen und italienischen Festlandes geht auf DURAND (1967a,b, 1970) zurück. In einem Höhlenlaboratorium in Moulis (Pyrenäen) ist die Zucht von *H. italicus* und *H. strinatii* gelungen. Über die Fortpflanzung der Höhlensalamander von Sardinien ist dagegen fast nichts bekannt. Lediglich einmal wurde ein Weibchen von *H. genei* mit einem Gelege in einem frühen Entwicklungsstadium gefunden, womit die Oviparie bei dieser Art nachgewiesen ist (STEFANI & SERRA 1966). Seit dieser Zeit liegen keine weiteren Beobachtungen vor. Informationen zur Fortpflanzung der anderen drei sardischen Arten gibt es bislang nicht.

## 2 Material und Methoden

Vor einigen Jahren wurden von einer Reise nach Sardinien einige Höhlensalamander mitgebracht. Die Tiere stammen aus der Höhle „Grotta Orroli“ bei Osini südöstlich des Gennargentu-Massivs. Sowohl von ihrer Verbreitung (LANZA et al. 1995) als auch durch ihren charakteristischen Geruch (LANZA et al. 1986) sind die Tiere eindeutig als *H. imperialis* zu identifizieren.

Die Salamander sind in kleinen Vollglasterrarien mit den Maßen 30×20×20 cm (L×B×H) untergebracht. Um eine möglichst hohe Luftfeuchtigkeit zu gewährleisten, werden die Becken mit einer Glasscheibe abgedeckt. Der Bodengrund besteht aus einer festgedrückten, ca. 3 cm hohen Tonschicht, die immer gut feucht gehalten wird. Einige schräg gestellte Steinplatten sorgen für ein Spaltensystem,

in dem sich die Tiere verstecken können. Die Terrarien stehen in einem Kühlschrank, der mit Hilfe eines elektrischen Steuergerätes im Sommer dafür sorgt, daß die Temperatur nicht über 15 °C steigt. Im Winter sinkt die Temperatur in dem ungeheizten Kellerraum auf Werte zwischen 8-12 °C. Die Kühlschranktür ist bis auf einen schmalen Spalt geschlossen. Dadurch steht den Tieren eine geringe Lichtmenge zum Jagen der Beutetiere zur Verfügung, obwohl die Salamander auch bei völliger Dunkelheit in der Lage sind, ihre Beute aufzuspiiren (ROTH 1976). Etwa einmal pro Woche wird mit vitaminisierten Heimchen (*Acheta domesticus*) gefüttert. Dabei wird der Wasserhaushalt der Becken durch Sprühen wieder eingestellt. Nicht gefressene Futtertiere und Kot werden sorgfältig entfernt, was auf dem Bodengrund einfach und gründlich möglich ist. Da wegen der hohen Luftfeuchtigkeit Schimmelpilze sehr gut gedeihen, ist eine fast sterile Sauberkeit in den Terrarien von großer Bedeutung. Nachts ist eine Beobachtung der Tiere bei geöffneter Kühlschranktür mit Hilfe einer schwachen Lichtquelle problemlos möglich.

### 3 Ergebnisse

Unter den angegebenen Haltungsbedingungen haben sich die Höhlensalamander über Jahre sehr gut pflegen lassen. Verluste sind in dieser Zeit nur einmal, durch das Entweichen eines Tieres, aufgetreten.

Etwa ab Mitte November 1995 war beim größten Tier, einem Weibchen von 10,3 cm Gesamtlänge, ein Eiansatz zu erkennen. Der helle Dotter der Eier schien kugelförmig durch die Bauchdecke. Die Eier waren dabei wie in Form einer kurzen Perlenschnur hintereinander aufgereiht. Neben diesem Weibchen sind in dem Terrarium noch zwei Männchen von 9,5 cm und 9,3 cm Gesamtlänge sowie zwei noch nicht geschlechtsreife Jungtiere von ca. 6,5 cm Länge untergebracht. Die genauen Maße und Gewichte der drei Zuchttiere sind in Tabelle 1 aufgeführt.

In den folgenden Wochen wurde verstärkt auf eine Paarungsaktivität geachtet. Es war aber kein Paarungsverhalten zu beobachten. Auch Gallertkegel von Spermatophoren wurden nicht gefunden. Dennoch muß eine Paarung stattgefunden haben, da sich am 17.1.96 ein frisches Gelege im Terrarium befand. Zu diesem Zeitpunkt waren die Eier maximal drei Tage alt, da am 13.1.96 das Terrarium zuletzt kontrolliert wurde. Alle Angaben zur Entwicklung beziehen sich auf den Tag des Gelegefundes und sind daher mit einer Unsicherheit von bis zu drei Tagen behaftet.

Das aus sechs Eiern bestehende Gelege wurde in einer Spalte zwischen zwei schräg stehenden Steinplatten auf dem Boden abgesetzt (Abb. 1). Bei dieser und allen nachfolgenden Kontrollen bewachte das Weibchen die Eier unter stetigem

	Gesamtlänge (mm)	Kopflänge (mm)	Schwanzlänge (mm)	Masse (g)
♀	103,1	20,0	44,3	5,26
♂	94,5	13,3	36,8	3,97
♂	93,2	13,8	38,6	3,42

Tabelle 1. Maße und Masse der drei Zuchttiere von *Hydromantes imperialis*.  
Size and body mass of three breeding individuals of *Hydromantes imperialis*.



Abb. 1. *H. imperialis*-Weibchen mit seinen Eiern. Das Tier ist gerade dabei, sich vom Gelege zurückzuziehen.

*H. imperialis*-female with her eggs. The animal just leaves the clutch.

Hautkontakt. Beim Entfernen der vorderen Steinplatte wurde das Gelege aber sofort verlassen und ein benachbartes Versteck aufgesucht. Bereits kurze Zeit nach einer solchen Störung war das Weibchen wieder bei seinem Gelege zu finden. Die frisch gelegten, völlig weißen Eier sind durch kurze Schnüre miteinander verbunden, weisen keinerlei Entwicklungsspuren auf und haben einen Durchmesser von ca. 5-6 mm. Um Störungen zu vermeiden, sind die Eier nicht vermessen worden.

In den ersten Wochen nach der Eiablage wurden nur wenige und immer kurze Kontrollen durchgeführt. Dabei wurden nacheinander alle anderen Tiere aus dem Terrarium entfernt. Das Weibchen reagierte auf jede Störung weiterhin sehr empfindlich und zog sich sofort ins nächste Versteck zurück. Es war daher kaum möglich, es in einer typischen Position beim Bewachen der Eier zu fotografieren (Abb. 1). Die Eier entwickelten sich sehr langsam. Wegen des sehr kalten Winters lagen die Temperaturen in den ersten beiden Monaten zwischen 8-11 °C. Erste Entwicklungsspuren waren nach etwa einem Monat zu erkennen. Kleine, aber deutlich differenzierte Embryonen waren erst nach ca. zwei Monaten (60 Tagen) vorhanden. Dabei ließen sich der Kopfbereich, der Rücken und der Schwanz unterscheiden. Die Vorderbeine waren als kleine Beinknospen ausgebildet. Sowohl die Embryonen als auch der Dotter waren noch völlig unpigmentiert (Abb. 2).

In den nächsten beiden Monaten lagen die Temperaturen zwischen 12-15 °C. Die Embryonen sind in dieser Zeit erheblich gewachsen. Im Alter von ca. vier Monaten (124 Tagen) waren die Augen deutlich ausgebildet. Kopf und Rumpf waren klar erkennbar, und die vier Extremitäten waren vollständig entwickelt. Die Embryonen waren jetzt etwas pigmentiert und dadurch klar von einem größeren Bereich mit hellen, sehr dotterhaltigen Zellen zu unterscheiden (Abb. 3). Die

Kiemens sind in diesem Stadium vorhanden, aber durch die Eihülle kaum zu erkennen. Zu diesem Zeitpunkt waren nur noch vier Eier vorhanden. In einer Phase, wo das Weibchen etwas unregelmäßig gefüttert wurde, wurden zwei Eier gefressen, obwohl sie sich bis dahin rein äußerlich normal entwickelt hatten. Deutlich sind die relativ derben Hüllen der gefressenen Eier und die Verbindungsstränge zwischen den Eiern zu erkennen (Abb. 3). Um weitere Verluste von Eiern zu vermeiden, wurde das Weibchen von diesem Zeitpunkt an besonders gut und regelmäßig gefüttert. Das Tier verließ nachts regelmäßig für kurze Zeit das Gelege und suchte aktiv im gesamten Behälter nach Beutetieren. Anschließend wurde sofort das Gelege wieder aufgesucht.

Bei einer konstanten Temperatur von 15 °C waren einen Monat später die Eier viel stärker pigmentiert. Die dunklen Augen waren in diesem Alter (154 Tage) nur noch schwer vom dunklen Körper zu unterscheiden. Der helle Bauchbereich mit stark dotterhaltigen Zellen war deutlich kleiner geworden. Die Extremitäten und der Schwanz waren vollständig entwickelt, aber nur an solchen Stellen gut zu sehen, wo sie über dem hellen Teil des Eies liegen. Kiemen sind in diesem Stadium der Entwicklung nicht mehr zu erkennen (Abb. 4). Der Brutpflegetrieb des Weibchens ist in dieser Phase stärker ausgeprägt. Es blieb bei den Kontrollen



Abb. 2. Die Eier im Alter von 60 Tagen. Es sind kleine, unpigmentierte Embryonen zu erkennen.

The eggs at an age of 60 days. Small, unpigmented embryos are recognizable.



Abb. 3. Die Eier im Alter von 124 Tagen. Kopf, Körper und Augen sind deutlich zu erkennen. Zwei Eier des Geleges wurden gefressen. Deren Eihüllen sind noch vorhanden.

The eggs at an age of 124 days. Heads, bodies, and eyes can be recognized clearly. Two eggs of the clutch have been eaten. Their integuments are still present.



Abb. 4. Die Eier im Alter von 154 Tagen. Die Extremitäten und der Schwanz sind vollständig entwickelt.

The eggs at an age of 154 days. The extremities and the tail are developed completely.

länger am Gelege, so daß es in einer typischen Position bei der Bewachung der Eier fotografiert werden konnte (Abb. 5). Identische Stellungen sind auch von Weibchen von *H. italicus* und *H. ambrosii* fotografisch dokumentiert (DURAND 1970, SALVIDIO et al. 1994). Daneben waren aber auch sehr viele andere Positionen zum Gelege zu beobachten. Häufig konnte ein Kontakt der Füße, des Schwanzes oder des Kopfes mit den Eiern festgestellt werden.



Abb. 5. Das Weibchen in einer typischen Position beim Bewachen des 154 Tage alten Geleges.

The female in a typical position guarding the clutch of eggs at an age of 154 days.



Abb. 6. Die Eier im Alter von 168 Tagen, ungefähr eine Woche vor dem Schlupf.

The eggs at an age of 168 days, approximately one week before hatching.



Abb. 7. Das Muttertier mit drei frisch geschlüpften Jungen und einem Ei. Die Jungen sind nach 173 Tagen geschlüpft.

The mother with three recently hatched young and one egg. The young hatched after 173 days.

Weitere zwei Wochen später waren die hellen Bereiche mit den besonders dotterhaltigen Zellen noch etwas kleiner geworden. Lageveränderungen in den Eihüllen zeigten, daß in diesem Alter (168 Tage) die Aktivität der Embryonen deutlich zugenommen hat (Abb. 6). Die Temperatur betrug im Sommer während dieser Entwicklungsphase konstant 15 °C.

Am 5.7.96, im Alter von 173 Tagen, schlüpften die ersten drei Jungen. Der eigentliche Schlupfvorgang wurde nicht beobachtet. Die Jungen hielten in der ersten Lebensphase immer Kontakt zum Muttertier (Abb. 7). Wenn sich das Weibchen bei längeren Kontrollen ins nächste Versteck zurückzog, blieben die Jungtiere in der unmittelbaren Nähe des verbliebenen Eies und der leeren Eihüllen. Im Gegensatz zu dem von DURAND (1970) beobachteten Verhalten, sind im vorliegenden Fall die Eihüllen nicht vom Weibchen gefressen worden. Knapp 48 Stunden später, nach 175 Tagen, schlüpfte das letzte Jungtier. Alle Jungen sind kurze Zeit nach dem Schlupf in der Lage, im Terrarium herumzulaufen und an

	Gesamtlänge (mm)	Kopflänge (mm)	Schwanzlänge (mm)	Masse (mg)
Jungtier 1	28,2	6,4	11,4	190
Jungtier 2	26,4	5,8	10,4	170
Jungtier 3	26,0	5,9	11,5	170
Jungtier 4	26,2	5,6	11,2	160

Tabelle 2. Maße und Masse von frisch geschlüpften *Hydromantes imperialis*.  
Size and body mass of recently hatched *Hydromantes imperialis*.



Abb. 8. Auch 14 Tage nach dem Schlüpfen werden die Jungen vom Weibchen an der Gelegestelle bewacht.

14 days after hatching, the young are guarded by the female at the breeding place.

schräggestellten Steinplatten emporzukriechen. Durch die Bauchdecke schimmert immer noch ein großer, heller Bereich mit viel dotterhaltigem Material. Am 8.7.96 wurden die Jungtiere jeweils zu zweit entfernt, um sie zu messen und zu wiegen. Obwohl sie dafür transportiert werden mußten und für ca. zwei Stunden außerhalb des Terrariums waren, fanden sie sich nach dem Zurücksetzen sofort wieder beim Muttertier ein und zeigten keine Verhaltensänderungen. Die frisch geschlüpften Höhlensalamander hatten im Durchschnitt eine Gesamtlänge von 26,7 mm und eine Masse von 170 mg (Tab. 2).

Während der nächsten 14 Tage blieben alle vier Jungtiere zusammen mit dem Weibchen an der Eiablagestelle (Abb. 8). Selten wurde bei Kontrollen ein Jungtier an einer entfernten Stelle des Terrariums angetroffen. In solchen Fällen kehrte es kurze Zeit später wieder zum Gelegeplatz zurück. In dieser Zeit wurde das Weibchen regelmäßig mit Heimchen gefüttert, die zum Teil dieselbe Größe wie die

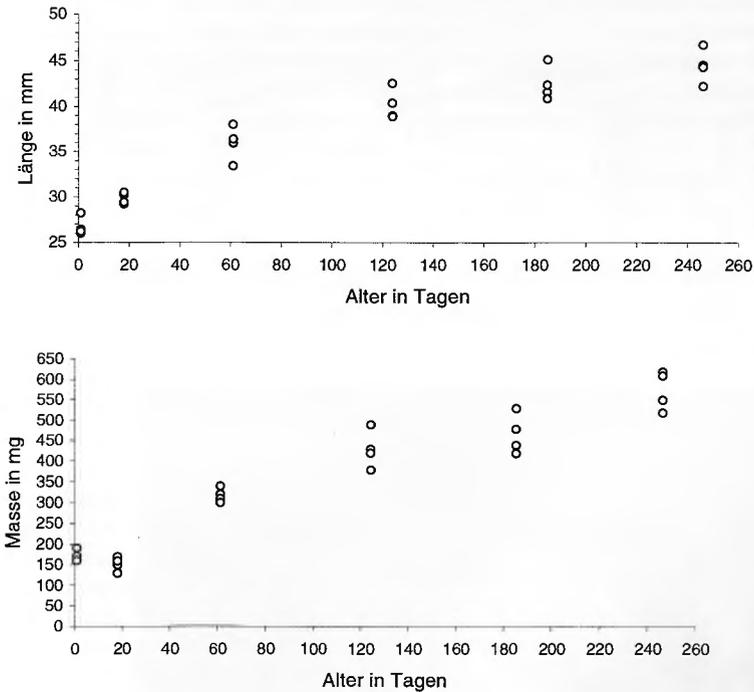


Abb. 9. Längen- und Massenentwicklung der vier juvenilen *H. imperialis* in den ersten acht Monaten nach dem Schlupf. Oben: Längenzunahme. Das Wachstum war in den etwas kühleren Wintermonaten (ungefähr vom 120. bis 200. Tag) geringfügig langsamer. Unten: Massenzunahme. Deutlich ist der Massenverlust während der ersten drei Wochen zu erkennen, in denen die Jungen noch nicht fressen, sondern nur den restlichen Dotter verbrauchen. In den kühleren Wintermonaten ist eine geringere Massenzunahme erkennbar.

Development in lengths and mass of the four juvenile *H. imperialis* within the first eight months after hatching. Above: Length. The growth of length was slightly slower in the cooler winter months (approximate of 120-200<sup>th</sup> day). Below: Increase in mass. A decrease in mass is recognizable during the first three weeks, in which the young still don't eat but consume the remaining yolk. A lower increase in mass is recognizable in the cooler winter months.

jungen Höhlensalamander hatten. Die Heimchen wurden bei allen Fütterungen innerhalb der nächsten sechs Stunden gefressen, während die gleich großen Jungtiere verschont blieben. Das Weibchen kann offensichtlich sehr genau zwischen den eigenen Jungen und Beutetieren unterscheiden, obwohl es sich nur bis auf ca. 3 cm seiner Beute nähert und sie dann mit der Schleuderzunge abschießt.

Am 24.7.96 befand sich kein Jungtier mehr an der Gelegestelle. Die Tiere wurden zunehmend unruhiger und wanderten im Terrarium umher. Zwei Tage später wurden die Jungen erneut gemessen und gewogen. Ohne in den beiden Wochen Nahrung zu sich genommen zu haben, waren sie im Durchschnitt 3,1 mm gewachsen und hatten 20 mg abgenommen (Abb. 9 & 10). Anschließend wurden

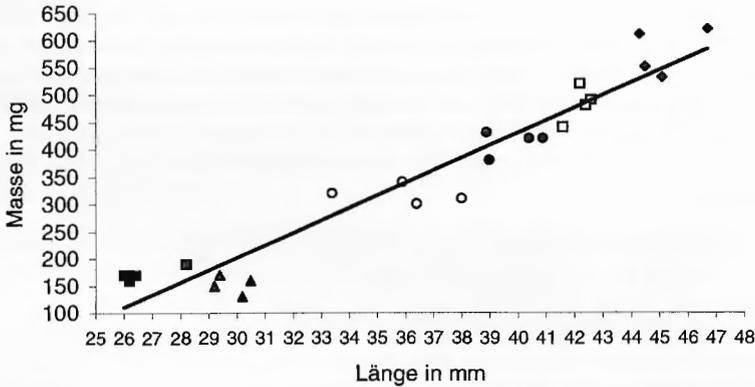


Abb. 10. Wachstum der juvenilen *H. imperialis*. Die unterschiedlichen Symbole kennzeichnen die Termine, an denen die vier Tiere gemessen und gewogen worden sind. ■: 8.7.96, ▲: 26.7.96, ○: 24.9.96, ●: 26.11.96, □: 25.1.97, ◆: 27.3.97. Die Daten vom 8.7.96 zeigen die Größe nach dem Schlupf. Die anschließende Periode ohne Nahrungsaufnahme ist deutlich erkennbar.

Growth of the juvenile *H. imperialis*. The various symbols indicate the dates, when the four animals were measured and weighed. ■: 8.7.96, ▲: 26.7.96, ○: 24.9.96, ●: 26.11.96, □: 25.1.97, ◆: 27.3.97. The data of 8.7.96 show the size after hatching. A period following without food consumption is clearly recognizable.



Abb. 11. Ein Jungtier im Alter von sieben Wochen. Auffällig sind die sehr großen Nasenlöcher.

A young animal at an age of seven weeks. The very big nostrils are conspicuous.



Abb. 12. Jungtier von *H. imperialis* im Alter von 16 Wochen. Die Färbung ist intensiver als bei den adulten Tieren.

Young *H. imperialis* at an age of 16 weeks. The colouration is more intensive than that of adult animals.

die Jungen von der Mutter getrennt in einem kleinen Terrarium untergebracht. Da der dotterhaltige Bereich am Bauch nicht mehr sichtbar war, wurden frisch geschlüpfte Heimchen als Nahrung angeboten. Dieses Futter wurde sofort angenommen.

In der folgenden Zeit sind die jungen Höhlensalamander problemlos herangewachsen (Abb. 11 & 12). Das Messen und Wiegen alle zwei Monate zeigt, daß das Wachstum zügig verläuft. In den Wintermonaten, in denen die Tiere bei weniger als 15 °C Durchschnittstemperatur gehalten wurden, ist eine etwas geringere Wachstumsgeschwindigkeit festzustellen (Abb. 9). Die Längen- und Massenzunahme verlief bislang linear (Abb. 10). Am 25.1.97, fast genau ein Jahr nach der Eiablage, waren die Jungen im Durchschnitt 470 mg schwer und 42,5 mm lang. Demnach sind sie innerhalb der ersten sechseinhalb Monate nach dem Schlupf (201 Tage) im Mittel um 15,8 mm gewachsen und haben 300 mg zugenommen.

Neben einer anderen Färbung, die durch eine wesentlich dichtere Pigmentierung mit weniger dunklen Bereichen gekennzeichnet ist, sind die im Vergleich zum Kopf und Augendurchmesser enorm großen Nasenlöcher der auffälligste Unterschied zu den adulten Tieren (Abb. 11).

#### 4 Diskussion

Die ersten bekannten Daten über Eier, Brutpflege und Schlüpflinge von *Hydromantes imperialis* zeigen grundsätzliche Übereinstimmungen mit Beobachtungen, die an amerikanischen Arten (GORMAN 1956) und Arten des europäischen Festlandes (DURAND 1967a,b, 1970) gemacht worden sind. Alle Arten der Gattung *Hydromantes* zeichnen sich demnach durch eine sehr lange intracapsuläre Entwicklung und eine intensive Brutpflege der Muttertiere aus. Dabei gibt es keine Unterschiede im Brutpflegeverhalten der Weibchen bei den europäischen *Hydromantes*-Arten. Kennzeichnend sind der enge Körperkontakt zum Gelege und die hohe Ortstreue der Weibchen, die trotz massiver Störungen immer wieder zu ihren Eiern zurückkehren. Die bei *H. imperialis* beobachteten Verhaltensweisen sind in identischer Weise von DURAND (1967a,b, 1970) bei *H. italicus* und *H. strinatii* festgestellt worden. Auch GORMAN (1956) beschreibt ein *H. shastae*-Weibchen, das trotz einiger Blitzlichtaufnahmen hartnäckig an seinem Gelege verharrete.

Für die Entwicklung der Eier sind dabei wahrscheinlich die vom Muttertier abgesonderten Sekrete von besonderer Bedeutung. So zeichnen sich alle sardischen Höhlensalamander-Arten durch viele seröse Drüsen an der Schwanzbasis aus, die mit den Hautdrüsen des Rückens vergleichbar sind (BRIZZI et al. 1991). Neben einer Verteidigungsfunktion spielen die Sekrete vermutlich eine wichtige Rolle beim Erkennen und Finden der Geschlechter (BRIZZI et al. 1991). Der häufig zu beobachtende Kontakt des Schwanzes mit den Eiern spricht dafür, daß diese Drüsen auch eine Bedeutung für die Brutpflege besitzen, indem sie mit der Sekretion entsprechender Stoffe zum Beispiel ein Verpilzen der Gelege verhindern.

Die auf 5-6 mm geschätzte Größe der frisch gelegten Eier von *Hydromantes imperialis* entspricht Werten, die für andere Höhlensalamander festgestellt wurden. Dieselbe Größe geben REHBERG (1960) für reife, aus einem Weibchen herauspräparierte Eier und DURAND (1970) für frisch gelegte Eier von *H. italicus* an. Der Durchmesser von in Formalin fixierten Eiern im Stadium der Neurulation beträgt bei *H. genei* 5,5-6,5 mm (STEFANI & SERRA 1966). Die Durchschnittslänge frisch geschlüpfter *H. imperialis* liegt mit 26,7 mm geringfügig über der von *H.*

*italicus* und *H. strinatii*, die 22-24 mm beträgt (DURAND 1970). Von *H. ambrosii* wurden Jungtiere mit einer Gesamtlänge von 19-23 mm gefunden (SALVIDIO 1993). Frisch geschlüpfte *H. shastae* sind im Mittel 23,7 mm groß (GORMAN 1956).

Auffallend sind die festgestellten Unterschiede in der Dauer der Embryonalentwicklung. Obwohl die Größe frisch abgesetzter Eier der von anderen Arten der Gattung entspricht, sind die frisch geschlüpften Jungen von *H. imperialis* geringfügig größer als Jungtiere von anderen Höhlensalamandern. Trotzdem liegt die Entwicklungszeit des Geleges mit knapp sechs Monaten sehr deutlich unter der von DURAND (1967a,b, 1970) für *H. italicus* und *H. strinatii* festgestellten Embryonalentwicklung von ca. zehn Monaten. Ein Grund für die schnellere Entwicklung kann die in den Monaten Mai, Juni und Juli vorherrschende Temperatur von 15 °C gewesen sein. In der Höhle von Moulis liegt die Temperatur konstant bei 11 °C (DURAND 1970). Da in einem Zeitraum von zweieinhalb Monaten eine nur um ca. 4 °C höhere Durchschnittstemperatur die Embryonalentwicklung wahrscheinlich nicht um etwa 40% verkürzt, hat *H. imperialis* möglicherweise tatsächlich eine etwas kürzere Embryonalentwicklung als die Höhlensalamander des italienischen Festlandes. Andererseits liegt die bei dieser Art der Haltung in den Sommermonaten erreichte Temperatur von 15 °C wahrscheinlich etwas über den Temperaturen, die in den Höhlen auf Sardinien vorherrschen. So stellten VOESENEK et al. (1987) in einer von *H. supramontis* besiedelten Höhle im April 11 °C und im Juni 13 °C fest. An den Fundorten verschiedener sardischer Höhlensalamander wurden im März Temperaturen zwischen 11-12,5 °C gemessen (KÜHNEL et al. 1983). Daher kann für *H. imperialis* in der Natur ein etwas späterer Schlupftermin als Anfang Juli angenommen werden.

Vermutlich schlüpfen die Jungtiere der sardischen Höhlensalamander Mitte bis Ende August. So sind von A. NIERMANN und dem Verfasser in einer Höhle in der Umgebung von Baunei in der zweiten Augustwoche 1994 eine größere Anzahl frisch geschlüpfter *H. supramontis* gefunden worden. Auch das am 19. Mai gefundene Gelege von *H. genei*, das sich erst im Stadium der Neurulation befunden hat (STEFANI & SERRA 1966), deutet auf einen Schlupftermin zwischen Mitte August und Mitte September hin. Nach dem Schlüpfen schließt sich eine Phase von ungefähr zwei bis drei Wochen an, in der die Jungen bei der Mutter an der Gelegestelle bleiben und annähernd den restlichen Dotter aufbrauchen. DURAND (1970) bezeichnet diesen Entwicklungsabschnitt als „Larvalphase“ und gibt für *H. italicus* bei 11 °C eine Dauer von etwa eineinhalb Monaten an. Daher müssen die jungen Höhlensalamander frühestens im Zeitraum von Mitte bis Ende September auf Nahrungssuche gehen. Zu dieser Jahreszeit beginnen auf Sardinien die herbstlichen Regenfälle, die es den Salamandern ermöglichen, aus den unterirdischen Lebensräumen an die Erdoberfläche zu kommen.

Die vorhandenen Daten deuten daraufhin, daß die sardischen Höhlensalamander ihre Gelege gegen Ende des Winters absetzen und die Jungen zu Beginn des Herbstes schlüpfen. Hier liegen Gemeinsamkeiten mit dem amerikanischen Höhlensalamander *H. shastae* vor, der unter sehr ähnlichen klimatischen Bedingungen in Kalifornien lebt (GORMAN & CAMP 1953). Für diese Art wurden an zwei Gelegen Schlupftermine zwischen dem 30. Oktober und 8. November ermittelt (GORMAN 1956). Das Bewachen der Gelege, bei dem die Weibchen wahrscheinlich wenig Nahrung zu sich nehmen können, fällt in die heißen Sommermonate, in denen sich die Salamander ohnehin in die nahrungsarmen unterirdischen Verstecke zurückziehen müssen. Das Ende der Embryonalentwicklung liegt am Beginn der herbstlichen Regenperiode, so daß sowohl die Jungen als auch die Weibchen sofort die

Möglichkeit haben, die nahrungsreicheren oberirdischen Lebensräume aufzusuchen. In den folgenden Wintermonaten können die Jungtiere heranwachsen und genügend Futter aufnehmen, um den Nahrungsmangel im nächsten Sommer zu überleben. Durch diesen Fortpflanzungszyklus kann die Aktivitätsperiode im Winter optimal genutzt werden. Tatsächlich sind bei *H. ambrosii* große Unterschiede im Beutespektrum zwischen einer höhlenbewohnenden und einer oberirdisch lebenden Populationen festzustellen. Während bei der oberirdisch lebenden Population die Adulten ein größeres Beutespektrum aufweisen als die Juvenilen, ist es bei der höhlenbewohnenden Population umgekehrt (SALVIDIO 1992, SALVIDIO et al. 1994). Da im Normalfall die größeren, erwachsenen Tiere über ein breiteres Beutespektrum verfügen, zeigen diese Ergebnisse, daß den Tieren an der Erdoberfläche ein sowohl qualitativ als auch quantitativ größeres Nahrungsangebot zur Verfügung steht. Entsprechend können auch die Weibchen das Winterhalbjahr nutzen, um wieder Dotter für neue Eier bereitzustellen, so daß am Ende des nächsten Winters erneut ein Gelege abgesetzt werden kann. Vermutlich wird aber mehr als eine winterliche Aktivitätsperiode benötigt, um entsprechende Energiereserven bereitzustellen, so daß ein Weibchen nur alle zwei oder drei Jahre Eier legt.

Die Höhlensalamanderarten des italienischen und französischen Festlandes zeigen eventuell Unterschiede im Eiablageverhalten. So sind von *H. italicus* und *H. strinatii* zwischen September und Februar 13 Gelege abgesetzt worden (DURAND 1967a,b, 1970). Leider geht aus der Literatur nicht hervor, welche Tiere ihre Gelege zu welchem Zeitpunkt absetzten. Die drei Höhlensalamanderarten des europäischen Festlandes leben unter unterschiedlichen ökologischen Bedingungen. Während die westliche Art, *H. strinatii*, in trockenen, verkarsteten Bereichen Südostfrankreichs lebt (THORN 1965), sind die Populationen von *H. italicus* (als *H. italicus gormani* bezeichnet bei DURAND 1967a,b, 1970) in den wesentlich regenreicheren Apuanischen Alpen verbreitet, wo eine viel längere Aktivität im Frühjahr und Sommer möglich ist. In dieser Region sind nach eigenen Beobachtungen Mitte Mai bei Regen Höhlensalamander unter Steinen an der Erdoberfläche zu finden. Nördlich von Castelnuovo konnte zu diesem Zeitpunkt ein frisch geschlüpftes Jungtier in einer Legsteinmauer gefunden werden. Dagegen fand SALVIDIO (1993) etwas nördlich von Genua sehr junge *H. ambrosii* mit einer Größe von 19-23 mm im Dezember, was auf einen Schlupf im Herbst hindeutet. Bedingt durch die unterschiedlichen Lebensräume liegt möglicherweise der Schlupftermin der östlichen Art, *H. italicus*, generell später im Jahr als bei den westlichen Arten, *H. ambrosii* und *H. strinatii*. Dies könnte die große Zeitspanne von September bis Februar erklären, in der DURAND (1967a,b, 1970) das Absetzen der Gelege beobachtet hat.

Interessant ist die Tatsache, daß bislang bei allen Brutpflegenden Höhlensalamander-Weibchen ein Fressen von Eiern beobachtet wurde (DURAND 1970, SALVIDIO et al. 1994). SALVIDIO et al. (1994) stellte das vollständige Fressen von zwei Gelegen fest, die sich anscheinend nicht entwickelten. Auch DURAND (1970) fand vornehmlich einen selektiven Kannibalismus, bei dem unbefruchtete oder fehlentwickelte Eier verzehrt wurden; andererseits wurden aber auch normal entwickelte Eier gefressen. Im vorliegenden Fall wurden die beiden Eier, an denen keine Entwicklungsstörungen zu erkennen waren, in einer Phase gefressen, in der das *H. imperialis*-Weibchen nur unregelmäßig gefüttert wurde, so daß hier wahrscheinlich ein durch Nahrungsmangel ausgelöster Kannibalismus vorliegt. Eventuell handelt es sich aber um ein regelmäßiges Verhalten, mit dem die Weibchen, die durch das Gelege ortsgebunden sind, Zeiten extremen Nahrungsmangels über-

brücken. Durch das Opfern eines Gelegeteils sind die Weibchen in der Lage, die lebenswichtige Brutpflege für den Rest des Geleges aufrecht zu erhalten. Dies wäre ein ähnliches Verhalten wie es die Männchen des amerikanischen Schlammteufels (*Cryptobranchus alleganiensis*) zeigen, die beim Bewachen ihrer Gelege einen Teil der Eier verzehren.

Nach dem Schlüpfen ist über einen Zeitraum von etwas mehr als zwei Wochen noch ein enger Zusammenhalt des Weibchens und der Jungen zu beobachten, die auch nach gelegentlichen Wanderungen im Terrarium immer wieder zum alten Gelegeplatz zurückkehren. In dieser Phase zeigt das Weibchen keine kannibalistischen Neigungen, sondern frißt gezielt die angebotenen Heimchen, die teilweise zwischen den gleich großen Jungtieren umherlaufen. Da für Höhlensalamander mehrfach Kannibalismus nachgewiesen ist (VOESENEK et al. 1987, LANZA pers. Mitt. in SALVIDIO et al. 1994), zeigt dieses Verhalten, daß auch in der ersten Zeit nach dem Schlupf noch ein starker Brutpflgetrieb bei den Muttertieren vorhanden ist. Diese Beobachtungen unterstützen die Auffassung, daß ein Teil des Geleges, nicht aber der geschlüpften Jungtiere, als potentieller Nahrungsvorrat für das bewachende Weibchen dienen kann. Nicht geklärt ist, wie das Weibchen zwischen den Jungen und der Beute unterscheiden kann, da ein direkter Kontakt beim Beutenerwerb nicht vorhanden ist. Vermutlich spielen olfaktorische Reize bei der Erkennung der Jungen eine entscheidende Rolle.

#### Danksagung

Ich danke ANDRÉ NIERMANN (Münster) für seine Unterstützung bei der Untersuchung der sardischen Höhlen und Dr. GÜNTER CLEMEN (Münster) für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

#### Literatur

- ANGEL, F. (1946): Faune de France. 45. Reptiles et Amphibiens. – Paris (Paul Lechevalier), 204 S.
- BERG, J. (1896): Zur Kenntnis des Höhlenmolches (*Spelerpes fuscus* BONAP.). – Zool. Gart., Frankfurt, **37**: 88-92.
- BEDIAGA, J. (1897): Die Lurchfauna Europa's. II. Urodela. Schwanzlurche. – Bull. Soc. imp. Nat. Moscou, **10**(2): 187-322; (3): 363-476; (4): 575-760.
- BRIZZI, R., C. CALLONI & G. DELFINO (1991): Tail base glands in European plethodontid salamanders, with some comments on their biological and phylogenetic significance. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **12**(4): 357-372.
- DUNN, E.R. (1926): The salamanders of the family Plethodontidae. – Northampton, Massachusetts (Smith College), 441 S.
- DURAND J.P. (1967a): Sur la reproduction ovipare d'*Hydromantes italicus strinati* AELLEN (Urodèle, Plethodontidae). – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, **264**: 854-856.
- (1967b): Sur l'ontogenèse d'*Hydromantes italicus* DUNN (Urodèle, Plethodontidae). – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, **265**: 1533-1535.
- (1970): Fortpflanzung und Entwicklung von *Hydromantes*, dem Höhlenmolch. – Aqua u. Terra. Z., Stuttgart, **7**(4): 42-48; **7**(5): 49-51.
- ENGELMANN, W.-E., J. FRITSCHKE, R. GÜNTHER & F.J. OBST (1986): Lurche und Kriechtiere Europas. – Leipzig-Radebeul (Neumann Verl.), 450 S.
- GORMAN, J. (1956): Reproduction in plethodontid salamanders of the genus *Hydromantes*. – Herpetologica, Lawrence, **12**(4): 249-259.
- GORMAN, J. & C.L. CAMP (1953): A new cave species of salamander of the genus

- Hydromantes* from California, with notes on habits and habitat. – Copeia, New York, 1: 39-43.
- KÜHNEL, K.D., U. SCHWARZER & C. EPPERLEIN (1983): Die europäischen Höhlensalamander der Gattung *Hydromantes* und ihre Unterarten. – herpetofauna, Weinstadt, 5(27): 16-21.
- LANZA, B., V. CAPUTO, G. NASCETTI & L. BULLINI (1995): Morphologic and Genetic Studies of the European Plethodontid Salamanders: Taxonomic Inferences (Genus *Hydromantes*). – Torino, (Mus. Reg. Sci. nat.), 366 S.
- LANZA, B., G. NASCETTI & L. BULLINI (1982): Tassonomia biochimica del genere *Hydromantes* (Amphibia, Plethodontidae). – Atti del XLIX Convegno Unione Zoologica Italiana, Bari 1982. – Boll. Zool., Torino, 49 (supplement): 103.
- (1986): A new species of *Hydromantes* from eastern Sardinia and its genetic relationship with the other Sardinian plethodontids (Amphibia: Urodela). – Boll. Mus. Reg. Sci. nat., Torino, 4(1): 261-289.
- LANZA, B. & S. VANNI (1981): On the biogeography of plethodontid salamanders (Amphibia, Caudata), with a description of a new genus. – Monitore zool. ital. (N. S.), Firenze, 15: 117-121.
- NOBLE, G.K. (1931): The Biology of Amphibia. – New York and London (Mc Graw-Hill Book Company), 577 S.
- PROCTER, J.B. (1920): Exhibition of and remarks upon a living specimen of the tailed batrachian, *Spelerpes fuscus* BONAPARTE, born on May 8th, 1920. – Proc. zool. Soc. London, 28: 437.
- REHBERG, F. (1960): Zur Fortpflanzung des *Hydromantes genei*. – Aqua. u. Terra.- Z., Stuttgart, 13(10): 306-307.
- ROTH, G. (1976): Experimental analysis of the prey catching behaviour of *Hydromantes italicus* DUNN (Amphibia, Plethodontidae). – J. Comp. Physiol., Berlin, Heidelberg, 109: 47-58.
- SCHREIBER, E. (1912): Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind. – Jena, (Gustav Fischer) 2. Auflage, 960 S.
- SALVIDIO, S. (1992): Diet and food utilization in a rock-face population of *Speleomantes ambrosii* (Amphibia, Caudata, Plethodontidae). – Vie et Milieu, Paris, 42(1): 35-39.
- (1993): Life history of the European plethodontid salamander *Speleomantes ambrosii* (Amphibia, Caudata). – Herpetol. J., London, 3: 55-59.
- SALVIDIO, S., A. LATTES, M. TAVANO & F. MELODIA (1994): Ecology of a *Speleomantes ambrosii* population inhabiting an artificial tunnel. – Amphibia-Reptilia, Leiden, 15(1): 35-45.
- STEFANI, R. & G. SERRA (1966): L'oviparità in *Hydromantes genei* (TEMM. et SCHL.). – Boll. Zool., Torino, 33(2): 283-291.
- THORN, R. (1965): Beobachtungen über *Hydromantes italicus* DUNN in den französischen Seealpen. – Salamandra, Frankfurt, 1(2): 57-61.
- TRUTNAU, L. (1975): Europäische Amphibien und Reptilien. – Stuttgart (Belser), 212 S.
- VILTER, V. & R. THORN (1967): Histologie de l'oviducte et mode de reproduction d'un Urodèle cavernicole d'Europe: *Hydromantes genei* (TEMMINCK et SCHLEGEL). – C. r. Séanc. Soc. Biol., Paris, 161(6): 1222-1227.
- VOESENEK L.A.C., P.T.J.C. VAN ROOY & H. STRIJBOSCH (1987): Some autecological data on the urodeles of Sardinia. – Amphibia-Reptilia, Leiden, 8(4): 307-314.

Eingangsdatum: 25. Juni 1997

Verfasser: THOMAS MUTZ, Merschkamp 17, D-48155 Münster.