

Ist Spontanmetamorphose bei *Ambystoma mexicanum* (SHAW, 1798) (Caudata: Ambystomatidae) möglich?

JOACHIM WISTUBA & CHRISTIANE BETTIN

Abstract

Is spontaneous metamorphosis in Ambystoma mexicanum (SHAW, 1798) possible?

Due to a stable mutation affecting the endocrinology of the hypothalamic-pituitary axis *Ambystoma mexicanum* is assumed not to exhibit metamorphosis spontaneously. These animals stay as neoteneous larva in their aquatic environment during lifetime. A report from BÖHME (2001) demonstrated a spontaneous metamorphosis in this species for the first time. We summarize the recent knowledge of metamorphosis in the mexican axolotl and discuss possible explanations for this exceptional observation.

Key words: Amphibia: Caudata: Ambystomatidae: *Ambystoma mexicanum*; hypothalamic pituitary axis; thyroideal hormones; metamorphosis; TRH receptor.

Zusammenfassung

Aufgrund einer stabilen Mutation, die die hormonelle Reizübermittlung entlang der hypothalamisch-hypophysäre Achse betrifft, gilt *Ambystoma mexicanum* als nicht zur spontanen Metamorphose in der Lage. Die Tiere verbleiben lebenslang als neotene Dauerlarven in ihrer aquatischen Umgebung. BÖHME (2001) schildert jedoch erstmals eine Spontanmetamorphose von *Ambystoma mexicanum*. Wir fassen den aktuellen Kenntnisstand zur Metamorphose des mexikanischen Axolotl zusammen und diskutieren mögliche Erklärungen für diese außergewöhnliche Beobachtung.

Schlagwörter: Amphibia: Caudata: Ambystomatidae: *Ambystoma mexicanum*; hypothalamisch-hypophysäre Achse; Schilddrüsenhormone; Metamorphose; TRH Rezeptor.

Erst kürzlich sind wir auf den in der Zeitschrift *Salamandra* veröffentlichten Bericht von BÖHME (2001) aufmerksam geworden, in dem eine 1958 beobachtete spontane Metamorphose eines Axolotl, *Ambystoma mexicanum*, geschildert wird.

Solche Beobachtungen wurden immer wieder in der Literatur beschrieben (vgl. HERMANN 1990). Häufig ließ sich jedoch nachhalten, dass genetische (z. B. Einkreuzungen von *Ambystoma tigrinum*) oder externe hormonelle Einflüsse (z. B. unabsichtliches Verfüttern von mit Schilddrüsenhormonen versetzter Nahrung) für die Metamorphose verantwortlich waren. Als umso wichtiger ist zu bewerten, dass BÖHME (2001) über exakte Aufzeichnungen verfügt, die seine Beobachtung stützen. Dass es sich um Humphrey-Hybrid-Axolotl handelt, kann tatsächlich ausgeschlossen werden, weil diese Tiere erst in den sechziger Jahren im Labor erzeugt wurden (HUMPHREY 1967). Die Schilderungen scheinen sicherzustellen, dass die Zuchtgruppe aus reinrassigen *A. mexicanum* bestand. Der exakt festgehaltene Vorgang des Landganges deutet stark darauf hin, dass hier – wahrscheinlich zum ersten Mal – eine seriöse Beobachtung einer spontanen Umwandlung eines Axolotl stattgefunden hat.

Wie aber kann dieses Ereignis erklärt werden? Wie bereits früher festgestellt (Zusammenfassung bei WISTUBA 2000), verlassen *Ambystoma mexicanum* als neotene Dauerlarven natürlicherweise ihre aquatische Umgebung nicht.

Wie bei allen Amphibien ist der Landgang der Axolotl hormonell reguliert. Die Metamorphose wird durch Schilddrüsenhormone ausgelöst. Dieses haben bereits zu Beginn des letzten Jahrhunderts Fütterungsversuche mit Schilddrüsen an Kaulquap-

pen gezeigt (z. B. GUDERNATSCH 1912). Die Schilddrüsenhormone werden wiederum über die hypothalamisch-hypophysäre Achse reguliert. Metamorphose kann also nur stattfinden, wenn diese Regelkreise „normal“ funktionieren und ausreichend Hormon in der Schilddrüse produziert wird, das die Zielorgane erreicht.

Beim Axolotl ist die stabile Neotenie, also der Verbleib in einem larvenähnlichen Stadium bei gleichzeitiger Geschlechtsreife, auf eine mutationsbedingte Störung der Hypothalamus-Hypophysen-Schilddrüsen-Achse zurückzuführen. In den Hypophysen, den Hirnanhangsdrüsen, der neotenen Tiere sind bestimmte Rezeptoren (TRH-Rezeptoren) nur in geringem Umfang vorhanden (DE GROEF et al. 2000), die für die Verarbeitung der hormonellen Reize zuständig sind. Diese sind schließlich Voraussetzung zur Wahrnehmung des Botenstoffes Thyreotropin-freisetzendes Hormon (Thyreotropin releasing hormone; TRH), in deren Folge die Produktion von Thyreoidea-stimulierendem Hormon (Thyreoidea stimulating hormone; TSH) letztlich die Schilddrüse zur Produktion von genügend Hormon anregt (ECKERT 1986). Dies löst die Prozesse aus, die zu einer Gesamtmetamorphose führen (vgl. ETKIN 1935). Im Hypothalamus, einer bestimmten Region des Wirbeltiergehirns, des Axolotl wird jedoch ein hoher Gehalt an TRH nachgewiesen (TAUROG et al. 1974, DE GROEF et al. 2000). Es ist deswegen anzunehmen, dass TRH aufgrund fehlender oder nicht sensitiver TRH-Rezeptoren in der Hypophyse nicht wirksam ist (JACOBS et al. 1988) und die Gesamtmetamorphose daher nicht eingeleitet wird. Transplantationsexperimente (BLOUNT & BLOUNT 1947, BLOUNT 1950) unterstützen diese Hypothese einer defekten Hypophyse im Axolotl. Die Übertragung von Hypophysen von Tigersalamandern führte zur Aufhebung der Metamorphoseblockierung. Die Empfängertiere gelangten zur Umwandlung; im umgekehrten Fall blieben die mit Axolotl-Hypophysen versehenen neotenen *A. tigrinum* jedoch larval. Die Schilddrüse selbst ist in ihrer Funktionsfähigkeit nicht betroffen, wie die Gabe von TSH zeigt, die zur Thyroxinproduktion führt (DARRAS & KÜHN 1984). Ebenso bleibt die Umwandlungsfähigkeit der Zielorgane erhalten, was durch externe Hormongaben und experimentell erreichbare Metamorphose belegt wird.

Dass bestimmte Organsysteme des Axolotl dennoch in Form einer sogenannten Teilmetamorphose reagieren, liegt an der unterschiedlichen Sensitivität der Organsysteme für Schilddrüsenhormon (z. B. CLEMEN 1988a, b). Das bedeutet, dass sich bestimmte Organe/Gewebe durch geringe Mengen an Schilddrüsenhormonen umwandeln, andere jedoch nicht. Die Zielorgane sind demnach von einem ganz bestimmten Hormonreiz „anzusprechen“; zu einer Gesamtmetamorphose kommt es aber nur, wenn alle Zielorgane, das heißt alle Gewebe und Organe, auf das Hormon reagieren. Der adulte wasserlebende *A. mexicanum* besteht demnach aus einem Mosaik von larvalen und metamorphosierten Bauelementen. Der Anteil der letzteren reicht aber nicht aus, um an Land gehen zu können.

Ein (mexikanischer) Axolotl sollte daher normalerweise nicht spontan eine vollständige Metamorphose vollziehen können. Wir haben in unserem Institut über mehrere Jahrzehnte viele hundert Axolotl gehalten und gezüchtet. Niemals ist es zu einem Fall von Spontanmetamorphose gekommen. Es ist im Gegenteil sogar schwierig, Tiere experimentell durch die Metamorphose zu bringen, weil die damit verbundenen Veränderungen nur am Anfang der semiadulten Lebensphase erfolgreich verlaufen.

Umso beeindruckender scheint uns die Beobachtung BÖHMES (2001). Wenn eine externe Hormonverabreichung (auch die Nichtreaktion der „Laichgeschwister“ ist

dafür kein Argument; die Tiere reagieren individuell sehr unterschiedlich und die sensitiven Phasen auf Schilddrüsenhormone können entwicklungsbedingt auch unter Geschwistern zeitlich verschoben auftreten), sowie eine Verwechslung mit *Ambystoma tigrinum* auszuschließen sind, muss in diesem Tier, dass die Umwandlung vollzogen hat, eine Veränderung des Regelkreises stattgefunden haben.

Hierfür bieten sich drei Erklärungsmöglichkeiten an:

Entweder stammt dieses Tier aus einer bisher unbekanntem Linie von *A. mexicanum*, die über ausreichend intakte TRH-Rezeptoren in der Hypophyse verfügt, oder es hat eine spontane Rückmutation stattgefunden, die die Funktion des Regelkreises wiederhergestellt hat. Weiterhin wäre denkbar, dass in diesem Tier außergewöhnlich hohe Schilddrüsenhormonkonzentrationen durch eine Fehlfunktion der Schilddrüse aufgetreten sind, die eine Gesamtmetamorphose eingeleitet haben. Von diesen Lösungen scheint uns die erste am wenigsten wahrscheinlich. Sollte es sich bei dem Tier um ein Exemplar einer Population gehandelt haben, die zur Metamorphose befähigt ist, hätten auch die „Laichgeschwister“ zur Umwandlung kommen müssen. Dies war aber nicht der Fall. Es ist zudem zu vermuten, dass weitere Berichte über Spontanmetamorphose in der Zwischenzeit publiziert worden wären. Damit bleiben als Möglichkeiten eine spontane Rückmutation des Merkmals (Atavismus) oder eine pathologische Veränderung der Schilddrüse in diesem Tier. Beide sind als überaus seltene Ereignisse zu betrachten.

Schriften

- BLOUNT, R.F. (1950). The effect of heteroplastic hypophyseal grafts upon the axolotl *Ambystoma mexicanum*. – *Journal of Experimental Zoology*, **113**: 717-739.
- & I.H. BLOUNT (1947). Evidence for two types of thyrotropic activity in Amphibia. – *Anatomical Record*, **97**: 380-381.
- BÖHME, W. (2001): Spontane Metamorphose eines Axolotls *Ambystoma mexicanum* (SHAW 1798) (Caudata, Ambystomatidae). – *Salamandra*, **37**(4): 261-263.
- CLEMEN, G. (1988a): Experimental analysis of the capacity of dental laminae in *Ambystoma mexicanum* (SHAW). – *Archives of Biology*, **9**: 111-132.
- (1988b): Competence and reaction of early- and late-larval dental lamina in original and not original dental systems of *Ambystoma mexicanum* (SHAW). – *Archives of Biology*, **99**: 307-324.
- DARRAS, V.M. & E.R. KÜHN (1984): Difference of the in vivo responsiveness to thyrotropin stimulation between the neotenic and metamorphosed axolotl, *Ambystoma mexicanum*: failure of prolactin to block the thyrotropin-induced thyroxine release. – *General and Comparative Endocrinology*, **56**: 321-325.
- DE GROEF, B., V.M. DARRAS, L. ARCKENS, H.H.J. GERETS, E.R. KÜHN & K.L. GERIS (2000): Changes of thyrotropin-releasing hormone (TRH) levels in brain regions and pituitary during induced metamorphosis of *Ambystoma mexicanum*. – *Netherlands Journal of Zoology*, **50**: 343-354.
- ETKIN, W.N. (1935): The Mechanism of anuran metamorphosis I. Thyroxine concentration and the metamorphic pattern. – *Journal of Experimental Zoology*, **71**: 317-340.
- ECKERT, R. (1986): Tierphysiologie. – Stuttgart, New York (Georg Thieme Verlag), 697 S.
- GUDERNATSCH, J.F. (1912): Feeding experiments on tadpoles. I. The influence of specific organs given as food on growth and differentiation: a contribution to the knowledge of organs with internal secretion. – *Archiv für Entwicklungsmechanik und Organologie*, **35**: 457-483.
- JACOBS, G.F.M., R.P.A. MICHIELSEN & E.R. KÜHN (1988): Thyroxine and triiodothyronine in plasma and thyroids of the neotenic and metamorphosed Axolotl, *Ambystoma mexicanum*: influence of TRH injections. – *General and Comparative Endocrinology*, **70**: 145-151.

- HUMPHREY, R.R. (1967): Albino axolotl from an albino tiger salamander through hybridization. – *Journal of Heredity*, **58**(3): 95-101.
- HERMANN, R. (1990): Leicht zu pflegen: Axolotl. – *Die Aquarien- und Terrarienzeitschrift*, **2/90**: 97-98.
- TAUROG, A., C. OLIVER, R.L. ESKAY, J.C. PORTER & J.M. MCKENZIE (1974). The role of TRH in the neoteny of the Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). – *General and Comparative Endocrinology*, **24**: 267-279.
- WISTUBA, J. (2000): Axolotl. – Münster (Natur und Tier-Verlag), 79 S.

Eingangsdatum: 5. Februar 2003

Verfasser: JOACHIM WISTUBA, Institut für Reproduktionsmedizin der Universität Münster, Domagkstraße 11, D-48129 Münster, Deutschland, E-mail: Wistuba@uni-muenster.de;
CHRISTIANE BETTIN, Institut für Evolution und Ökologie der Tiere, Universität Münster, Hüfferstraße 1, D-48149 Münster, Deutschland, E-mail: christianebettin@aol.com.