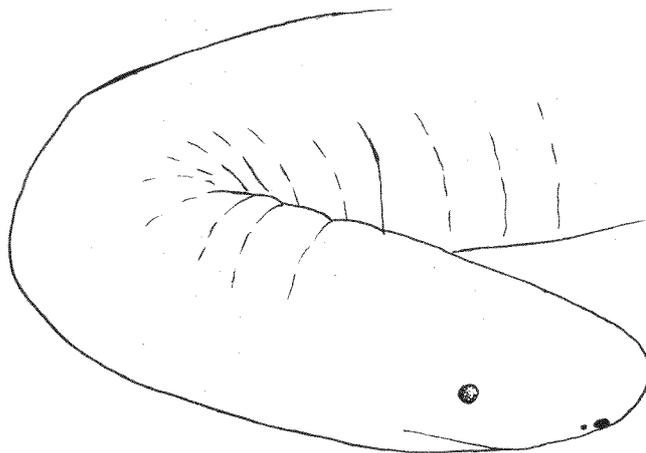


Chemische Kommunikation bei der aquatischen
Blindwöhle *Typhlonectes natans* (FISCHER 1879)
(Amphibia: Gymnophiona)

von

Andrea Warbeck



Chemische Kommunikation bei der aquatischen
Blindwühle *Typhlonectes natans* (FISCHER 1879)
(Amphibia: Gymnophiona)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Universität Hamburg

vorgelegt von

Andrea Warbeck

aus Hamburg

Hamburg 2002

Genehmigt vom
Fachbereich Biologie der
Universität Hamburg
auf Antrag von Herrn Professor Dr. J. Parzefall

Weitere Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. W. Himstedt

Tag der Disputation: 08. Februar 2002

Hamburg, den 25. Januar 2002



Udo Wienand

Professor Dr. U. Wienand
Dekan

“Ninety-nine percent of the animals find their way by chemical trails laid over the surface, puffs of odor released into the air or water, and scents diffused out of little hidden glands and into the air downwind. Animals are masters of this chemical channel, where we are idiots.”

(Wilson, 1992)

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung.....	8
1.1	Chemische Kommunikation bei Amphibien.....	10
1.2	Verwandtschaftserkennung mittels chemischer Signale.....	13
1.3	Überblick über die Ordnung Gymnophiona	17
1.3.1	Phylogenie und Systematik.....	17
1.3.2	Morphologische Anpassungen.....	20
1.3.3	<i>T. natans</i> : Verbreitung, Lebensweise, Fortpflanzung.....	22
1.4	Fragestellung.....	23
1.4.1	Kontrollversuche.....	24
1.4.2	Erkennen von Individuen und sozialen Klassen	24
1.4.3	Verwandtschafts- und Partnererkennung	24
1.4.4	Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren	26
1.4.5	Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen	27
2.	Material und Methode.....	28
2.1	Versuchstiere.....	28
2.1.1	Bestimmung	28
2.1.2	Herkunft der Tiere.....	28
2.1.3	Haltung der Tiere	29
2.2	Versuchsaufbau und -durchführung.....	31
2.2.1	Versuchsaufbau.....	31
2.2.2	Aufbereitung des Stimuluswassers	32
2.2.3	Versuchsdurchführung.....	35

2.3	Wahlversuche.....	36
2.3.1	Kontrollversuche.....	36
2.3.2	Versuche zum Erkennen von Individuen und sozialen Klassen ...	37
2.3.3	Versuche zur Verwandtschaft- und Partnererkennung	38
2.3.4	Versuche zur Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren	39
2.3.5	Versuche zum Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen	41
2.4	Auswertung und Darstellung	41
3.	Ergebnisse	43
3.1	Kontrollversuche.....	43
3.2	Erkennen von Individuen und sozialen Klassen	44
3.2.1	Weibchen	44
3.2.2	Männchen.....	45
3.2.3	Gruppenversuche	47
3.3	Verwandtschafts- und Partnererkennung.....	48
3.3.1	Weibchen: female-choice-Tests.....	48
3.3.2	Männchen.....	50
3.4	Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren	51
3.4.1	Erkennen der Mutter	51
3.4.2	Geschwistererkennung.....	53
3.5	Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen	54
4.	Diskussion.....	56
4.1	Kontrollversuche.....	56
4.2	Erkennen von Individuen und sozialen Klassen.....	57
4.3	Verwandtschafts- und Partnererkennung.....	60
4.4	Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren	63

4.5	Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen	64
4.6	Gesamtdiskussion.....	64
5.	Zusammenfassung.....	70
6.	Danksagung.....	73
7.	Verzeichnisse	74
7.1	Tabellen.....	74
7.2	Abbildungen.....	74
7.3	Abkürzungen.....	75
8.	Literatur.....	76

1. Einleitung

„Die Welt der Gerüche ist dem modernen Menschen so gut wie verschlossen. ... Wir sind so sehr daran gewöhnt, das Sehen, dicht gefolgt vom Hören, für die beherrschende Wahrnehmungsart zu halten, dass wir uns eine Welt, die sich vor allem mit Hilfe des Geruchssinns erschließen lässt, nicht vorstellen können.“

(Adams & Carwardine, 1992)

Blindwühlen (Gymnophiona, caecilians, Schleichenlurche) bilden neben den Urodelen und Anuren eine eigenständige Ordnung innerhalb der Amphibien. Sie sind nachtaktiv, leben im Boden oder in schlammigen Gewässern und haben ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Tropen. Ihre Augen und Extremitäten sind reduziert. Wichtigstes diagnostisches Merkmal ist ein für Wirbeltiere einzigartiges Organ, ein paariger Tentakel am Kopf (Abbildung 1), der mit dem chemosensorischen Vomeronasalorgan verbunden ist.

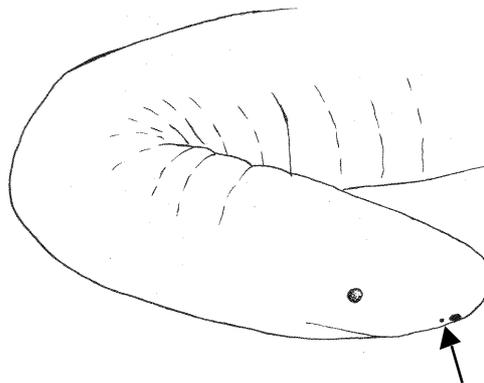
Im Vergleich zu anderen Amphibien gibt es zur Biologie der Blindwühlen nur sehr wenige Untersuchungen. Zwar hat die Zahl taxonomischer und morphologischer Arbeiten in den letzten Jahren zugenommen, Freilandarbeiten sind jedoch ausgesprochen rar und besonders Lebensweise, Verhalten und Ökologie sind demzufolge weitgehend unbekannt. Und somit sind auch die Kenntnisse zum Fortpflanzungsverhalten und zur Kommunikation der Blindwühlen rudimentär. So lassen zwar morphologische Anpassungen und Beobachtungen in Gefangenschaft darauf schließen, dass der Olfaktion und auch der chemischen Kommunikation eine wichtige Rolle im Verhalten dieser Tiere zukommt, experimentelle Untersuchungen hierzu sind jedoch noch eine

Ausnahme (Himstedt & Simon, 1995; Warbeck, 1996; Warbeck et al., 1996). Das gleiche gilt auch für das Fortpflanzungsverhalten der Gymnophionen,. Insbesondere zu Fragen der Partnerfindung, Partnererkennung und Partnerwahl liegen bisher kaum Angaben vor. So hat Marvalee Wake (1992) treffend formuliert: „Nothing is known of the means of mate attraction or recognition“.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, einige dieser Kenntnislücken zu schließen und einen Beitrag zum besseren Verständnis der Kommunikation in dieser bisher so selten untersuchten Tiergruppe zu leisten. Anhand von Verhaltensexperimenten an einem im Labor gehaltenen Zuchtstamm der südamerikanischen, aquatischen Blindwühle *Typhlonectes natans* (FISCHER 1879) möchte ich zeigen, dass diese blinden, nachtaktiven und im Schlamm grabenden Tiere Anpassungen entwickelt haben, die es Ihnen ermöglichen, sich in ihrem Lebensraum zurechtzufinden und miteinander zu kommunizieren, Artgenossen und Verwandte zu erkennen und geeignete Fortpflanzungspartner zu finden und auszuwählen - und das alles mit Hilfe ihres Geruchssinnes.

Abbildung 1: Kopf

Kopf von *T. natans* mit dem kleinen Auge, der Pfeil zeigt auf die Tentakelfalte, hinter der der Tentakel liegt, davor die äußere Nasenöffnung.



1.1 Chemische Kommunikation bei Amphibien

Überwiegend auf den audiovisuellen Kanal ausgerichtet, sind für uns Menschen Sprache, Mimik und Gestik die wichtigsten Kommunikationsmittel. Für den Großteil der Tiere aber ist der Geruchssinn der wichtigste Sinn, er dient ihnen zur Orientierung im Lebensraum genauso wie zur innerartlichen Verständigung mit chemischen Botenstoffen, mit Pheromonen. Kommunikation über chemische Signale findet man im gesamten Tierreich, vom Einzeller bis zum Menschen (Agosta, 1994) und wird als die phylogenetisch ursprünglichste Form der Kommunikation angesehen (Wilson, 1975).

Pheromone (griechisch pherein = übertragen) werden definiert als biologisch aktive Substanzen, die von einem Organismus nach außen abgegeben werden (häufig in sehr geringen Konzentrationen) und von spezialisierten sensorischen Strukturen eines Artgenossen detektiert werden, bei dem sie eine spezifische Reaktion induzieren (Karlson & Lüscher, 1959). Pheromone werden von Tieren in verschiedensten Kontexten eingesetzt und können u.a. Information über das Geschlecht, die Artzugehörigkeit, das Individuum, die Verwandtschaft und den reproduktiven Status des Senders übermitteln.

Bei Wirbeltieren dienen Pheromone z.B. dem Auffinden von Artgenossen und geeigneter Paarungspartner; dem Erkennen zwischen Gruppenmitgliedern, Paarpartnern, Reviernachbarn, Eltern und Nachwuchs, Geschwistern; der Markierung und Aufrechterhaltung von Territorien; dem Erkennung der eigenen Art; dem Wiederfinden von Geburtsgewässern (homing); der Warnung anderer Individuen über Schreckstoffe etc.. Eine Übersicht hierzu findet sich in Johnston et al. (1999) und Duvall & Müller-Schwarze (1986).

Auch bei Amphibien sind bereits verschiedene Funktionen chemischer Signale untersucht: Markieren von gemeinsam genutzten Verstecken bei *Proteus anguinus* (Parzefall, 1976), *Necturus maculosus* (Parzefall et al., 1980),

Euproctus asper (Parzefall et al., 2000; Reifenstein, 1995), Markieren und Aufrechterhalten von Revieren bei territorialen Salamandern, z.B. *Plethodon cinerus*, (Jaeger et al., 1986), *Ambystoma maculatum* (Ducey & Ritsema, 1988), Erkennen von Reviernachbarn und Geschwistern bei *Ambystoma opacum* (Walls, 1991), Erkennen von Geschwistern bei Kaulquappen der Gattungen *Rana* und *Bufo* (Blaustein & O'Hara, 1986; Blaustein & Waldman, 1992; Blaustein et al., 1993; Waldman, 1986).

Eine besondere Rolle kommt der chemischen Kommunikation im Sexual- und Balzverhalten von vielen Amphibien zu (Houck, 1998). So sind z.B. bei einigen Fröschen, wie *Hymenochirus sp.* (Pearl et al., 2000), *Litoria splendida* (Wabnitz et al., 1999, 2000) als auch bei einigen Salamandern, wie *Plethodon* (Dawley, 1984), *Cynops pyrrhogaster* und *C. ensicauda* (Kikuyama et al., 1998; Kikuyama et al., 1995a; Kikuyama et al., 1995b; Yamamoto et al., 2000) Sexuallockstoffe zum Anlocken von Fortpflanzungspartnern nachgewiesen worden. Auch die Wirkung von Balzpheromonen, die erst während der Balz (meistens vom Männchen) abgegeben werden und vermutlich die Rezeptivität des Weibchens erhöhen, wurden bei verschiedenen Salamandern untersucht: Plethodontidae (Feldhoff et al., 1999; Houck & Reagan, 1990; Rollmann et al., 1999), *Triturus* (Halliday, 1975; Malacarne et al., 1984; Malacarne & Giacoma, 1986; Malacarne & Vellano, 1987), *Notophthalmu viridescens* (Verrell, 1982).

Auch die aquatische Blindwühle *T. natans* setzt zur Kommunikation vor allem chemische Signale ein. Der Vorteil der chemischen Kommunikation, insbesondere für nachtaktive und augenreduzierte Tiere wie *T. natans*, liegt auf der Hand. Die Reichweite chemischer Signale ist hoch, Hindernisse können umgangen werden und sie sind auch in einem trüben, schlammigen Lebensraum zuverlässige Informationsträger.

Weibchen, Männchen und Jungtiere von *T. natans* verbringen ihre ausgedehnten Ruhephasen in engem Körperkontakt in gemeinsam genutzten Verstecken (Abbildung 2). Breiter (1993) zeigte, dass subadulte und adulte *T. natans*

Verstecke, die zuvor von Artgenossen genutzt und markiert wurden, erkennen und gegenüber unbenutzten Kontrollverstecken bevorzugen. Jedoch unterschieden die Tiere nicht zwischen ihrem eigenen Versteck und dem eines anderen, gleichgeschlechtlichen Tieres (Warbeck et al., 1996).



Abbildung 2: *T. natans* mehrere Tiere gemeinsam unter einer Tonplatte ruhend. (Foto: Ingo Breiter)

Des Weiteren bevorzugten Adulte wie Jungtiere in Wahlversuchen Wasser, in welchem sich zuvor Artgenossen aufgehalten hatten, gegenüber sauberem Kontrollwasser (Breiter, 1993). In weiteren Untersuchungen konnte ich nachweisen, dass adulte *T. natans* geschlechtsspezifische Substanzen in das Wasser abgeben und in Wahlkammerversuchen das Wasser von gleichgeschlechtlichen Artgenossen bevorzugen (Warbeck, 1996). Jungtiere bevorzugen „Weibchen-Wasser“. Doch unterschieden vier bis sieben Wochen alte Jungtiere nicht zwischen den wasserlöslichen Duftstoffen ihrer Mutter und denen eines fremden Weibchens (Warbeck et al., 1996). Fortpflanzungsbereite Weibchen ändern ihre Präferenz und wählen „Männchen-Wasser“, sie zeigen also eine gewisse Bereitschaft, die Männchen zur Paarung aktiv aufzusuchen. Zusätzlich signalisieren sie ihre Paarungsbereitschaft über Pheromone, die ins Wasser abgegeben werden (Warbeck, 1996; Warbeck & Parzefall, 1997, in press).

1.2 Verwandtschaftserkennung mittels chemischer Signale

Individuen sollten sich um so intensiver gegenseitig fördern, je näher sie miteinander verwandt sind (Hamilton, 1964a). Voraussetzung dafür ist, dass die Organismen die Möglichkeit besitzen, die zwischen ihnen bestehenden Verwandtschaftsgrade abzuschätzen (Wickler & Seibt, 1991). Tatsächlich sind viele Tiere in der Lage, zwischen Artgenossen zu unterscheiden und ihre Verwandten zu erkennen („kin recognition“), sei es mittels visueller, akustischer oder olfaktorischer Signale (Blaustein et al., 1991; Sherman et al., 1997). Voraussetzung für eine Individualerkennung ist, dass jedem Individuum ein einzigartiges, unverwechselbares Signalmuster zuzuordnen ist, welches als charakteristisches „template“ gespeichert wird und beim erneuten Aufeinandertreffen als Referenz dient (Sherman et al., 1997). Ähnlich kann man sich das Erkennen von Verwandten vorstellen: ein Individuum erlernt sein eigenes „template“ („self referent matching“) oder das seiner engsten Verwandten, speichert dieses Muster und vergleicht es später mit den Signalmustern unbekannter Individuen. Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede zwischen den verschiedenen „templates“ dienen dann der Bestimmung des Verwandtschaftsgrades.

Das Unterscheiden und Erkennen dieser Signalmuster kann sowohl genetische Grundlagen haben, als auch auf Lernerfahrung beruhen. Viele Eltern und ihr Nachwuchs lernen sich gegenseitig kennen oder leben in enger räumlicher Nähe. Häufig assoziieren sie die, meist in der Jugend erlernten und gespeicherten, Signalmuster bekannter Individuen als Signale verwandter Individuen (z.B. bei der Prägung von Vögeln). In diesen Fällen wird die „Bekanntheit“ als indirektes Kennzeichen für Verwandtschaft gewertet.

Eine genetische Basis der Verwandtschaftserkennung beinhaltet das „phenotype matching“. Hierbei nimmt man an, dass nahe Verwandte genetisch fixierte, ähnliche Signalstrukturen besitzen und aufgrund dieser Ähnlichkeiten als Verwandte erkannt werden (Holmes & Sherman, 1982). Dies gilt ganz besonders

für chemische Signale: so verfügen Mäuse, die sich genetisch ähnlich sind, auch über einen ähnlichen Geruch („odor-genes-covariance“, OGC) (Heth et al., 2001). Hamster sind in der Lage, ihren Verwandtschaftsgrad zu fremden Artgenossen abzuschätzen, indem sie ihren eigenen Körpergeruch als Referenz benutzen (Hauber & Sherman, 2000; Mateo & Johnston, 2000). Und auch der Familienzusammenhalt im Sozialsystem afrikanischer Wüstenasseln beruht auf genetisch determinierten Familiendüften (Linsenmair, 1972).

Warum genetisch verwandte Organismen einen ähnlichen Geruch besitzen, ist in den meisten Fällen ungeklärt. Für Fische (Olsen et al., 1998; Reusch et al., 2001), Mäuse (Beauchamp et al., 1988; Yamazaki et al., 1979), Ratten (Brown et al., 1987; Singh et al., 1987) und Menschen (Wedekind & Furi, 1997; Wedekind et al., 1995) wurde nachgewiesen, dass sich genetische Unterschiede im MHC („major histocompatibility complex“, Haupthistokompatibilitätskomplex) geruchlich auswirken. Der MHC ist jedoch nicht die alleinige genetische Komponente, die für die geruchliche Ausprägung der Individualität z.B. bei Mäusen verantwortlich ist (Eggert et al., 1996). Umweltkomponenten, die den Geruch von Organismen beeinflussen können, sind z.B. die individuelle Bakterienflora (Schellinck et al., 1995) sowie Habitat (Pfennig, 1990) und Ernährung (Brown et al., 1996; Ferkin et al., 1997; Hall et al., 1995).

Einige Beispiele zur Verwandtenerkennung bei Amphibien sind das bevorzugte Bewachen der eigenen Eier bei Weibchen des Salamanders *Desmognathus ochrophaeus* (Masters & Forester, 1995), ein reduzierter Kannibalismus gegenüber verwandten Artgenossen bei einigen Salamanderlarven (Pfennig et al., 1999; Wakahara, 1997) und eine Inzestvermeidung über akustische Signale bei adulten Kröten (Waldman et al., 1992). Bei einigen Anurenlarven kann man das Phänomen beobachten, dass sich verwandte Kaulquappen zu Schwärmen zusammenschließen (Blaustein & O'Hara, 1986; Blaustein & Waldman, 1992; Blaustein et al., 1993), das Erkennen der Geschwister geschieht hierbei über wasserlösliche Duftstoffe und zwar selbst dann, wenn die Tiere isoliert von Geschwistern aufgezogen wurden (Waldman, 1986). Der adaptive Wert dieses

Zusammenschlusses von Geschwistern zu Schwärmen ist bei den meisten untersuchten Arten jedoch weitestgehend unklar (Agrawal, 2001; Blaustein et al., 1991; Grafen, 1990). Zwar profitieren Kaulquappen, die sich einem Schwarm anschließen, von Schutzmechanismen, wie Verdünnungs- und Verwirrungseffekten, doch der Schutz vor Raubfeinden käme ihnen vermutlich auch in Schwärmen nicht verwandter Individuen zugute. Da nachgewiesen wurde, dass auch Umweltfaktoren und die Ernährung einen Einfluss auf den Geruch bzw. die Geruchspräferenzen und damit auf die Schwarmzusammensetzung von Kaulquappen ausüben (Pfennig, 1990), wäre es denkbar, dass die Tiere bestrebt sind, sich mit möglichst ähnlich riechenden Artgenossen zusammenzuschließen, um olfaktorisch jagende Raubfeinde zu verwirren, indem sie ihnen kein anders riechendes und damit lokalisierbares Ziel bieten. Dafür müssten sie ihren eigenen Geruch sehr genau abschätzen können.

Das Erkennen seiner Verwandten ist immer dann von Vorteil, wenn es in sozialen Interaktionen gewinnbringend ist, sich gegenüber Verwandten anders zu verhalten als gegenüber nicht verwandten Individuen (Hamilton, 1964a, 1964b), also z.B. bei der Brutpflege, beim Zusammenleben im Familienverband, bei der Vermeidung von Konkurrenz oder Kannibalismus unter Verwandten. Gegenseitige Hilfe und Unterstützung unter Verwandten ist generell vorteilhaft, wenn es die inklusive Fitness und damit die Gesamtfitness des Einzelnen erhöht. Ein anderer Aspekt ergibt sich bei der Fortpflanzung: das Erkennen der genetischen Verwandtschaft kann bei sexuellen Organismen dazu beitragen, Paarungen zwischen nah verwandten Individuen und damit Inzucht und Fitnessverlust zu vermeiden – und somit einen Einfluss auf die Partnerwahlentscheidung nehmen.

Die sexuelle Selektion ist neben der natürlichen Selektion ein wesentlicher Evolutionsmechanismus (Darwin, 1859, 1871), denn das Ziel eines Organismus ist es, nicht nur zu überleben, sondern sich fortzupflanzen. Bei sexuellen Arten bedeutet dies vor allem, einen geeigneten Fortpflanzungspartner zu finden. Doch die Geschlechter unterscheiden sich aufgrund des Dimorphismus von Ei- und

Samenzelle (Anisogamie) derart, dass Sexualität unweigerlich zu grundsätzlichen Interessenskonflikten und Konkurrenz zwischen (intersexuelle Selektion) und innerhalb der Geschlechter (intrasexuelle Selektion) führt (Forsyth, 1987). Bedingt durch ihre ungleich höheren Fortpflanzungskosten (Trivers, 1972), sind im allgemeinen die Weibchen das wählerische Geschlecht, um welches die Männchen konkurrieren.

Die Red Queen Hypothese (Van Valen, 1973) besagt, dass jeder Organismus ständig in einem koevolutiven Wettlauf durch Anpassung und Gegenanpassung auf die Entwicklung anderer Organismen reagieren muss: „*Every creature on earth is in a Red Queen chess tournament with its parasites (or hosts), its predators (or prey), and above all, with its mate.*“ (Ridley, 1993). Durch den Einbau neuer Allele in neuen Kombinationen durch sexuelle Reproduktion werden Organismen Umweltveränderungen und Krankheitserregern gegenüber flexibler (Ladle, 1992). Dieser Mechanismus wäre besonders wirksam, wenn die Weibchen in der Lage wären, vorteilhafte Allelkombinationen bei ihren Nachkommen zu fördern (Wedekind, 1994). Hierzu müssten sie die Fähigkeiten besitzen, genetische Verwandtschaftsbeziehungen zu erkennen und sich mit Individuen zu verpaaren, die einen optimalen Verwandtschaftsgrad aufweisen (Bateson, 1983; Grafen, 1990) und die vorteilhafte Gene für den Nachwuchs besitzen („good genes“-Hypothese) (Williams, 1966).

Es wird angenommen, dass die vom MHC beeinflussten Körpergerüche bei Ratten, Mäusen und Menschen zur Abschätzung des Verwandtschaftsgrades und damit der Inzuchtvermeidung dienen, indem Individuen mit ähnlichem MHC als Verwandte eingestuft und als ungeeignete Fortpflanzungspartner abgelehnt werden (Beauchamp et al., 1988; Brown et al., 1987; Singh et al., 1987; Wedekind et al., 1995; Yamazaki et al., 1979). Eine andere Strategie wird von Stichlingen verfolgt. Stichlingsweibchen bevorzugen nicht Männchen mit einem dem ihren möglichst unähnlichen MHC-Genotyp, wie es bei einem generellen Mechanismus zur Inzuchtvermeidung zu erwarten wäre. Sie bevorzugen den Geruch von Männchen, die eine hohe Anzahl MHC-Allele besitzen gegenüber

Männchen mit geringerer Allelzahl und erhöhen somit die Parasitenresistenz ihrer Nachkommen (Reusch et al., 2001).

Chemische Signale sind verlässliche Indikatoren individueller Qualität, da sie eng mit dem physiologischen Zustand des Senders verknüpft sind (Endler, 1993). In vielen Fällen sind individuelle Körpergerüche offenbar direkt von den Genen gesteuert. Sie sind daher vermutlich ehrliche Signale und bieten sich als verlässliche Übermittler von Individualität und Verwandtschaftsgrad an.

1.3 Überblick über die Ordnung Gymnophiona

Gymnophionen besiedeln die gesamten Subtropen und Tropen mit Ausnahme von Madagaskar. Die meisten Arten sind nachtaktiv und leben im Boden bzw. in der Bodenstreu, häufig in humiden Wäldern, Baumsavannen, Grasländern und Feuchtgebieten (Wake, 1992). Nur die Vertreter der südamerikanischen Typhlonectiden sind sekundär aquatisch oder semi-aquatisch (Nussbaum & Wilkinson, 1989), sie bewohnen Feuchtgebiete, Sümpfe, Gräben, Bäche und Tieflandflüsse.

1.3.1 Phylogenie und Systematik

Gymnophionen (Blindwühlen, Schleichenlurche, caecilians, Apoda) bilden neben den Urodelen und Anuren eine eigenständige Ordnung innerhalb der Klasse der Amphibien. Die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse (Abbildung 3) innerhalb der rezenten Amphibien sind noch immer umstritten. Nach der „Batrachia“-Hypothese werden Frosch- und Schwanzlurche als Schwestergruppen betrachtet und bilden mit den Gymnophionen die monophyletische Gruppe der Lissamphibia. Diese Theorie wird sowohl von morphologischen als auch von molekularbiologischen Daten unterstützt (Zardoya & Meyer, 2000, 2001). Die Monophylie der Lissamphibia wird auch von anderen Autoren anerkannt,

allerdings werden Urodela und Gymnophiona als Schwestergruppen zusammengefasst (Hedges et al., 1993; Saintgirons & Zylberberg, 1992), für die Feller und Hedges (1998) den Namen „Procera“ vorschlagen. Eine weitere Hypothese geht von einem polyphyletischen Ursprung der modernen Amphibien aus und sieht die Vorfahren der Blindwühlen in einer Gruppe der Microsauria (Carroll & Currie, 1975).

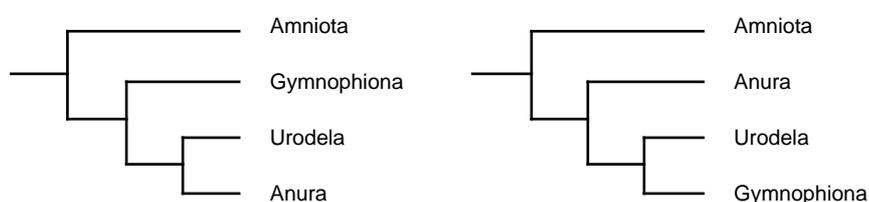


Abbildung 3: Verwandtschaftsverhältnisse der rezenten Amphibien

links: „Batrachia“-Hypothese, rechts: „Procera“-Hypothese.

Auch die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gymnophionen sind nicht abschließend geklärt. Viele der etwa 160 bekannten Arten sind bisher nur mittels eines oder weniger Exemplare beschrieben (Nussbaum & Wilkinson, 1989). Erschwerend kommt hinzu, dass die Tiere einen recht einheitlichen Körperbau aufweisen und nur wenige äußerlich sichtbare Merkmale besitzen.

Die meisten Autoren (Duellman & Trueb, 1986; Nussbaum & Wilkinson, 1989) teilen die rezenten Blindwühlen in sechs Familien auf (Abbildung 4). In einigen neueren Arbeiten wird den Typhlonectiden kein eigener Familienstatus mehr zuerkannt (Hedges et al., 1993; Nussbaum, 1998), sie werden als eine Unterfamilie der Caeciliiden betrachtet. Diese Einteilung ist jedoch umstritten und da die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser größten Blindwühlengruppe unklar sind, die Monophylie der Typhlonectidae aber gesichert ist (Wilkinson & Nussbaum, 1999), werde ich im folgenden der klassischen Einteilung folgen.

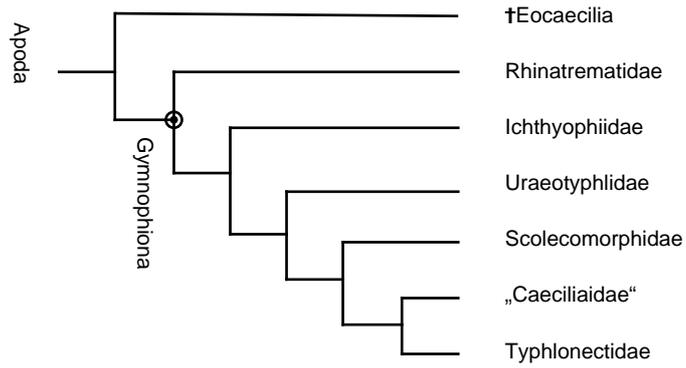


Abbildung 4: Phylogenie der Blindwühlen

Die Rhinatrematiden gelten als die ursprünglichsten, die Caeciliiden und Typhlonectiden als die am stärksten abgeleiteten Formen (nach Duellman & Trueb, 1986).

Innerhalb der Gymnophionen ist ein deutlicher Entwicklungstrend zu erkennen, von der „amphibischen“ Lebensweise mit aquatischen Larven und landlebenden Adulttieren hin zu einer rein terrestrischen Lebensweise. Die Rhinatrematiden gelten als die ursprünglichsten, die Caeciliiden und Typhlonectiden als die am stärksten abgeleiteten Formen (Duellman & Trueb, 1986; Nussbaum & Wilkinson, 1989; Wilkinson, 1992). Die sekundär aquatischen oder semi-aquatischen Typhlonectidae (Schwimmwühlen) stammen von terrestrischen Vorfahren ab. Abbildung 5 zeigt die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Typhlonectidae nach Wilkinson und Nussbaum (1999) anhand morphologischer Merkmale.

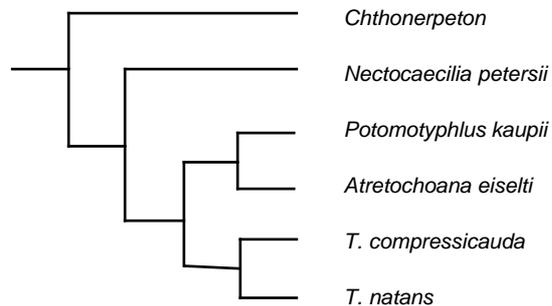


Abbildung 5: Phylogenie der Typhlonectidae
(nach Wilkinson & Nussbaum, 1999).

1.3.2 Morphologische Anpassungen

Blindwühlen weisen viele morphologische Besonderheiten auf, von denen einige wohl als Anpassung an die grabende, unterirdische Lebensweise zu verstehen sind, so besitzen sie einen langgestreckten, extremitätenlosen und segmental geringelten Körper, der ihnen ein wurm- oder schlangenartiges Aussehen verleiht.

Ein charakteristisches Merkmal der Gymnophionen ist der Besitz von paarigen Tentakeln am Kopf, diese liegen zwischen Auge und Nasenöffnung und lassen sich morphologisch von Tränengang, Tränendrüse, Augenlid und einigen Augenmuskeln ableiten (Billo, 1986; Billo & Wake, 1987). Der Tentakel kann bei den meisten primitiven Arten vorgestreckt werden, nicht jedoch bei den Typhlonectiden und vielen anderen höher entwickelten Formen. Bei der ostafrikanischen Blindwühle *Scolecormorphus kirkii* (Scolecormorphidae) geht die Verbindung von Auge und Tentakel soweit, dass das Auge mit Hilfe des Tentakels vorgestreckt und wieder zurückgezogen werden kann (O'Reilly, 1996). Der Tentakel hat vermutlich sowohl tast- als auch chemosensorische Funktionen. Das Tentakellumen ist über den Tentakelgang direkt mit dem Vomeronasalorgan (VNO) verbunden und dieses wiederum mit der Hauptnasenhöhle (Schmidt & Wake, 1990). Das VNO oder Jacobsonsche Organ ist neben der Riechschleimhaut der Hauptnasenhöhle ein weiteres Geruchsorgan in der Nasenregion vieler Tetrapoden und dient bei Schlangen, Eidechsen und vielen Säugern zur Wahrnehmung von Pheromonen. Auch plethodontide Salamander nehmen Pheromone über das VNO wahr (Dawley, 1992; Dawley & Bass, 1989; Houck, 1998). Schmidt und Wake (1990) vermuten, dass der Tentakel den Gymnophionen eine Möglichkeit bietet zu riechen, wenn die äußeren Nasenöffnungen beim Graben oder Tauchen verschlossen sind, indem Duftmoleküle direkt vom Substrat oder aus dem Wasser aufgenommen und zum Vomeronasalorgan transportiert werden (Billo, 1986). Die terrestrische Blindwühle *Ichthyophis kohtaoensis* kann mit funktionierendem Tentakel einer Futterduftspur in einem Gangsystem schneller folgen als mit blockiertem Tentakel, an der Erdoberfläche behindert ein blockierter Tentakel die Tiere jedoch

nicht (Himstedt, 1996; Himstedt & Simon, 1995).

Die reduzierten Augen der Blindwühlen sind klein, lidlos und von Haut bzw. von Haut und Knochen bedeckt. Trotzdem sind die Tiere vermutlich nicht völlig blind, sondern mindestens zu einer Hell-Dunkel-Wahrnehmung fähig (Wake, 1985). Obwohl die nachtaktive Blindwühle *Ichthyophis kohtaoensis* (Ichthyophiidae) in allen Entwicklungsstadien über funktionierende Augen verfügt, ist eine negative phototaktische Reaktion die einzige zu beobachtende visuelle Orientierung (Himstedt, 1995). Auch bei *T. natans* wurde bisher keine optische Orientierung beobachtet, mit Ausnahme von Schreckreaktionen, wenn die Tiere direkt angeleuchtet werden (Warbeck, 1996). Breiter (1993) konnte mittels Wahlversuchen nachweisen, dass sich *T. natans* nicht visuell zueinander orientieren.

Als weitere Besonderheiten weisen Blindwühlen einen einzigartigen Kiefermechanismus auf, bei dem die normalen Kieferschließmuskeln von einem weiteren Paar ergänzt werden (Nussbaum, 1983). Bei vielen Arten ist die linke Lunge reduziert, *Atretochoana eiselti* (Typhlonectidae) ist das größte tetrapode Wirbeltier, dem die Lungen vollständig fehlen (Nussbaum & Wilkinson, 1995; Wilkinson & Nussbaum, 1997; Wilkinson et al., 1998). Bei einigen Arten findet man knöcherne Schuppen in der Unterhaut. Der Schädel ist, angepasst an die grabende Lebensweise, kompakt und stark verknöchert.

Alle Blindwühlen praktizieren eine innere Befruchtung. Das Begattungsorgan der Männchen, das Phalloseum, wird aus einem ausstülpbaren Teil der Kloake gebildet (Taylor, 1968) und dient der Übertragung der Spermien in die Kloake der Weibchen. Primitive Formen sind ovipar mit wasserlebenden Larven. Die Mehrzahl der Blindwühlen haben jedoch als Anpassung an das Leben auf dem Lande das aquatische Larvenstadium reduziert und sind zu einer direkten Entwicklung übergegangen. Es schlüpfen entweder fertig entwickelte Jungtiere aus den Eiern oder aber die Tiere sind vivipar (Wake, 1977, 1992). Auch die aquatischen Typhlonectiden sind lebendgebärend. Die Embryonen schlüpfen im

Mutterleib und ernähren sich, nachdem der Eidotter aufgebraucht wurde, von einem eiweiß - und fettreichen Sekret des Uterusepithels (Parker, 1956; Wake, 1992; Wake & Dickie, 1998).

Für weiterführende Informationen über Blindwühlen möchte ich hier besonders auf das Buch von Himstedt (1996) und die Übersichtsartikel von Jared et al. (1999) und Nussbaum (1998) hinweisen.

1.3.3 *T. natans*: Verbreitung, Lebensweise, Fortpflanzung

T. natans ist in den Gewässern und Flusssystemen Kolumbiens (Rio Cauca und Rio Magdalena) und Nordwest-Venezuelas verbreitet (Wilkinson & Nussbaum, 1999). Die Schwesterart *T. compressicauda* dagegen bewohnt das gesamte Amazonasbecken.

Über Lebensweise im Freiland, Paarungsverhalten, Nahrungsspektrum, Prädatoren liegen keine Daten für *T. natans* vor. In Gefangenschaft sind die Tiere überwiegend nachtaktiv (Müller, 1992), rein aquatisch, sehr gesellig und im allgemeinen nicht aggressiv (Warbeck, 1996; Warbeck et al., 1996). Weibchen, Männchen und Jungtiere verbringen ihre ausgedehnten Ruheperioden meist eng umeinander geschlungen in gemeinsam genutzten Verstecken.

T. natans ist lebendgebärend und verfügt über einen saisonalen Fortpflanzungszyklus, der an die Regenzeiten gebunden ist. Die Paarungszeit ist zugleich auch die einzige Phase, in der agonistisches Verhalten unter den adulten Männchen zu beobachten ist. Diese können sich gegenseitig erhebliche Bissverletzungen zufügen. In aggressive Auseinandersetzungen sind nur große, alte Männchen involviert. Jüngere Männchen werden nur selten gebissen und greifen selber selten an. Sie versuchen jedoch, genau wie alle anderen Männchen, mit den attraktiven Weibchen zu kopulieren (Warbeck, 1996).

Die Weibchen (Abbildung 6) bringen etwa alle zwei Jahre drei bis neun Junge nach sechs bis neun monatiger Tragzeit zur Welt. Die Jungen sind bereits direkt nach der Geburt vollkommen selbständig. Sie fressen gemeinsam mit den Adulttieren und suchen zum Ruhen meist das Versteck ihrer Mutter bzw. das von allen Tieren gemeinsam genutzte Versteck auf. Eine Form von Brutpflege seitens des Weibchens wurde jedoch nicht beobachtet (Warbeck, 1996).

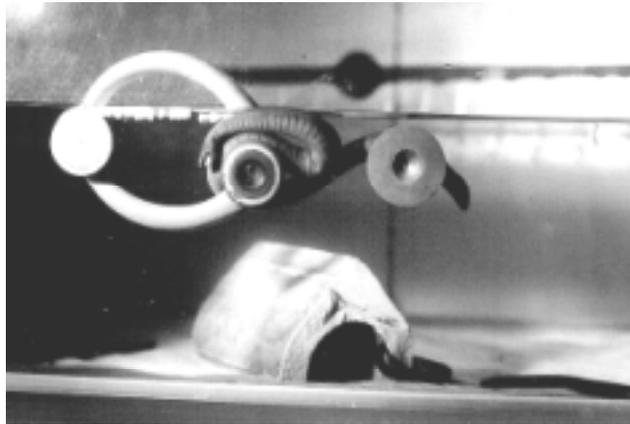


Abbildung 6: Weibchen mit seinen Jungen

1.4 Fragestellung

Aufbauend auf den vorausgegangenen Untersuchungen (siehe Abschnitt 1.1), stellte sich nun die Frage, wieviel „Information“ in den Substanzen oder Substanzgemischen, welche die Tiere in das umgebende Wasser abgeben, enthalten ist. Insbesondere interessierte mich die Frage, ob *T. natans* individualspezifische Pheromone abgibt und inwieweit die Tiere in der Lage sind, anhand dieser Stoffe Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Artgenossen zu erkennen. Als Maß des Verwandtschaftsgrades wurde hierbei die bekannte maternale Verwandtschaft herangezogen.

Da die Tiere in früheren Arbeiten keine Fähigkeit zur Individual- oder

Verwandtschaftserkennung zeigten (Abschnitt 1.1), galt es, Situationen zu finden, in denen eine differenzierte Reaktion gegenüber Artgenossen zu erwarten ist und in denen möglicherweise Individual- und Verwandtschaftserkennung zu beobachten ist. Diese Situationen dürften insbesondere in familienbasierten, sozialen Interaktionen (Mutter-Kind-Beziehungen, Geschwisterkontakt) sowie bei der Partnerwahl auftreten.

1.4.1 Kontrollversuche

In Kontrollversuchen sollte geklärt werden, inwieweit die Reaktionen und Präferenzen der Testtiere durch äußere Faktoren (Wassertemperatur, Sauerstoffgehalt, Strömungsgeschwindigkeit) des Stimuluswassers beeinflusst werden.

1.4.2 Erkennen von Individuen und sozialen Klassen

Die Tiere unterschieden in früheren Versuchen nicht zwischen ihrem eigenen Versteck und dem eines anderen Tieres (Warbeck et al., 1996). Daher sollte nun geprüft werden, ob die Tiere eventuell anhand der Pheromone, die ins Wasser abgegeben werden, zwischen verschiedenen Individuen, bzw. Mitgliedern verschiedener sozialer Klassen (bekannt-fremd) unterscheiden können, ob sie die Gruppe erkennen, in der sie bereits seit einiger Zeit lebten, und ob sie in der Lage sind, ihren eigenen Geruch zu erkennen.

1.4.3 Verwandtschafts- und Partnererkennung

Das Erkennen der genetischen Verwandtschaft kann bei sich sexuell fortpflanzenden Organismen helfen, Paarungen naher Verwandter und damit Inzucht zu vermeiden. Inzucht führt zu einer Verringerung der Vielfalt des Genbestandes einer Population. Die Populationsgrößen und -strukturen von *T.*

natans sind nicht bekannt. Nichtsdestotrotz unterliegt auch diese Art dem evolutiven Wettrüsten mit Krankheitserregern und Prädatoren. Insofern ist zu erwarten, dass auch sie über wirkungsvolle Mechanismen verfügen, um Inzucht zu vermeiden und um eine optimale Partnerwahl zu treffen. Somit ergibt sich die Frage, ob adulte *T. natans* zwischen dem Geruch von verwandten und nicht verwandten potentiellen Fortpflanzungspartnern unterscheiden können. Wenn die Partnerwahl von der Fähigkeit zur Verwandtenerkennung beeinflusst wird, dann würde eine Präferenz für nicht verwandte Partner eine Möglichkeit eröffnen, Inzucht zu vermeiden. Wenn dies tatsächlich der Fall wäre, dann sollten die Weibchen, aufgrund ihrer höheren Reproduktionskosten, wählerischer sein als die Männchen. Dementsprechend sollten fortpflanzungsbereite Weibchen den Geruch von nicht verwandten Männchen deutlich bevorzugen, während Männchen eine weniger deutliche bzw. keine Wahl für nicht verwandte Weibchen zeigen sollten.

Um die genetische Vielfalt unter ihren Nachkommen zu erhöhen, sollten Weibchen außerdem Männchen bevorzugen, die nicht bereits Vater eines vorherigen Wurfes sind. Da in dieser Arbeit die Vaterschaft nur für wenige Tiere bekannt war, die adulten Wühlen jedoch meist über mehrere Jahre in den selben Gruppenzusammensetzungen verbrachten, war ein fremdes Männchen (aus einer anderen Gruppe stammend) mit Sicherheit nicht Vater des vorherigen Wurfs eines Weibchens. Ein bekanntes Männchen (aus der selben Gruppe stammend) könnte jedoch der Vater des letzten Wurfs gewesen sein. Die Weibchen sollten also ein fremdes Männchen vor einem bekannten bevorzugen, aber ein bekanntes Männchen eher wählen als ein verwandtes.

Wenn die Präferenz fortpflanzungsbereiter Weibchen tatsächlich von „female choice“- oder Partnerwahlentscheidungen beeinflusst wird und nicht von einer generellen Präferenz, dann sollten trächtige Weibchen anders reagieren. Trächtige Weibchen sollten entweder keine Wahl zeigen oder aber verwandte und bekannte Männchen bevorzugen. Um diese Hypothesen zu überprüfen, wurden paarungsbereite Weibchen und Männchen sowie trächtige Weibchen von *T. natans* daraufhin getestet, ob sie zwischen den Gerüchen verwandter und nicht

verwandter Partner unterscheiden. Die Weibchen wurden zusätzlich auf Präferenzen für bekannte oder unbekannte Männchen getestet.

1.4.4 Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren

Die Blindwühlen ruhen selten allein, meist schwimmen sie gezielt in Verstecke, in denen bereits andere Artgenossen ruhen und so finden sich unter Laborhaltung häufig alle Angehörige einer Gruppe (4-12 Tiere pro Aquarium) umeinander geknüllt in einem gemeinsamen Versteck, sofern dieses genügend Platz bietet. Diese Verstecke werden häufig gewechselt, werden aber selbst von nur wenige Tage alten Jungtieren gezielt angeschwommen. Vorversuche hatten ergeben, dass leere Verstecke für Jungtiere nicht attraktiv sind, unabhängig davon, wer vorher daruntergelegen hatte. Daraus schließe ich, dass nur die tatsächlich anwesenden Artgenossen einen Versteckplatz für Jungtiere attraktiv machen, nicht jedoch am Substrat haftende chemische Markierungen. Aus diesem Grunde sollte nun überprüft werden, ob die Jungen dem Geruch, den Mutter und Geschwister ins Wasser abgeben, folgen und auf diese Art die Verstecke finden. In früheren Versuchen unterschieden Jungtiere, welche zusammen mit mehreren adulten Weibchen und Männchen aufwuchsen, nicht zwischen den wasserlöslichen Duftstoffen ihrer Mutter und denen eines fremden Weibchens, das Junge im gleichen Alter hatte (Warbeck et al., 1996). Sie sind aber in der Lage, bei leicht geänderten Versuchsbedingungen (kleinere Wahlkammer, höhere Pheromonkonzentration im Wasser) zwischen Männchen und Weibchen zu unterscheiden und selbst neugeborene Wühlen bevorzugten signifikant von Artgenossen benutztes Wasser gegenüber Kontrollwasser (Warbeck, 1996). Versuche mit Jungtieren mit diesen geänderten Versuchsbedingungen sollten daher klären, ob die Jungen in der Lage sind, den Geruch ihrer nächsten Verwandten, von den Gerüchen nicht verwandter Tiere zu unterscheiden. Falls die Jungen in der Lage sind, Verwandte zu erkennen, sollten sie diese bevorzugt aufsuchen. Das gilt besonders für sehr junge Tiere, die vermutlich vom Schutz und vom nepotistischen Verhalten von ihrer Mutter oder ihren Geschwistern am

meisten profitieren.

Um diese Hypothesen zu überprüfen, wurden Jungtiere verschiedenen Alters daraufhin untersucht, ob sie zwischen dem Geruch ihrer Mutter und dem Geruch anderer Weibchen (mit und ohne Junge) sowie zwischen ihren Geschwistern und fremden Jungtieren unterscheiden können.

1.4.5 Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen

T. natans-Jungtiere sind bereits direkt nach der Geburt vollkommen selbständig. Eine Form von Brutpflege seitens des Weibchens wurde nicht beobachtet (Warbeck, 1996). Doch auch bei Tieren, die keine direkte Brutpflege betreiben, kann das Erkennen der eigenen Nachkommen, von Vorteil sein. Dies ist der Fall, wenn es in sozialen Interaktionen vorteilhafter ist, sich gegenüber seinem eigenen Nachwuchs anders zu verhalten, als gegenüber nicht verwandten Jungtieren, z.B. um Nahrungskonkurrenz zu vermeiden oder den Jungen ein sicheres Versteck zu bieten. Darum sollte überprüft werden, ob die Weibchen geruchlich ihren eigenen Nachwuchs von fremden Jungtieren unterscheiden können. Wie bereits erwähnt, ist davon auszugehen, dass Jungtiere in den ersten Lebenswochen in größerem Maße von nepotistischem Verhalten und Schutz der Mutter profitieren als ältere Jungtiere. Wenn das auch für *T. natans* zutrifft, sollte die Weibchen in den ersten Wochen nach der Geburt eher geneigt sein, ihre Jungen aufzusuchen, als später, wenn der Nachwuchs älter ist.

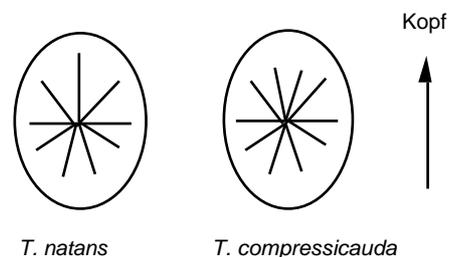
2. Material und Methode

2.1 Versuchstiere

2.1.1 Bestimmung

Die Tiere wurden nach Nussbaum und Wilkinson (1989) und Wilkinson (1996a; 1996b) als *Typhlonectes natans* (FISCHER 1879) bestimmt. Abbildung 7 zeigt das einzige äußeres Bestimmungsmerkmal, die Anordnung der Falten oder Kerben rund um die Kloakenöffnung: *T. natans* besitzt ein geometrisches Muster von deutlich neun, die Schwesterart *T. compressicauda* dagegen mindestens zehn Falten rund um die Kloakenöffnung (Wilkinson, 1991, 1996b). Diese Falten entsprechen bei männlichen *T. natans* neun deutlich sichtbaren Muskelsträngen ihres ausgestülpten Phalloseums (Warbeck, persönliche Beobachtung).

Abbildung 7: Kloakenscheiben
von *T. natans* und *T. compressicauda*
(Wilkinson, 1996a).



2.1.2 Herkunft der Tiere

Die Versuchstiere entstammen einer Zuchtgruppe, die von 1990 bis 2001 im Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg (ZIM) gehalten wurde. Ein Teil dieser Tiere stammte aus dem Tierhandel, ihre genaue Herkunft ist daher unbekannt. Da Anfang bis Mitte der 90er Jahre überwiegend kolumbianische Blindwühlen nach Europa importiert wurden, stammen die Tiere

vermutlich aus Kolumbien. Bei den anderen Tieren handelte es sich um Nachzuchten bis zur 3. Generation (Stand: Juni 2001). Im Frühjahr 1994 wurden noch einmal zehn Tiere, sechs Weibchen und vier Männchen hinzu gekauft, um die Zuchtgruppe zu vergrößern.

2.1.3 Haltung der Tiere

Erwachsene Weibchen von *T. natans* werden im Labor etwa 45-60 cm lang, die Männchen bleiben etwas kleiner. Weibchen und Männchen lassen sich nach Form und Größe der hellen Kloakenscheibe unterscheiden, die bei den Männchen größer und runder ist (Abbildung 8). Die ältesten Wühlen erreichten in meiner Zucht ein Alter von mindestens zehn Jahren. Das natürliche Höchstalter ist unbekannt.

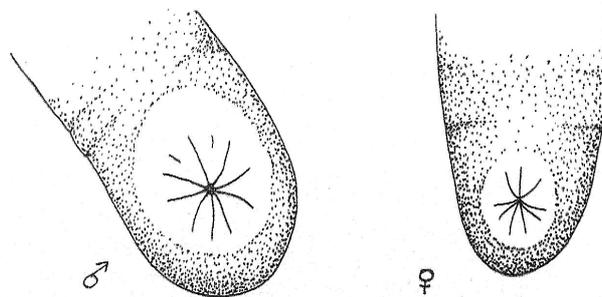


Abbildung 8: Kloake von *T. natans*

Die Tiere wurden in Gruppen mit mehreren Weibchen, Männchen und Jungtieren in mehreren 200 - 360 l Aquarien unter gesteuerten Umweltbedingungen gehalten. Die Temperatur wurde mit Thermostat-Innenheizern auf 24° C im Winter und bis zu 32° C im Sommer geregelt. Ein umgekehrter 12:12 h Tag-Nacht-Rhythmus unter Kunstlicht ermöglichte es, die nachtaktiven Tiere während ihrer aktiven Phase zu beobachten. Die Beleuchtungsstärke betrug während der Tagesphase ca. 10 lux, während der Nachtphase < 1 lux. Das Wasser wurde über

Kies-Innenfilter gefiltert und alle zwei bis vier Wochen zu ca. 1/3 gegen reines Leitungswasser ausgetauscht. Der Wasserstand betrug zwischen 10 - 25 cm, je nach Jahreszeit (siehe unten). Als Bodengrund diente Kies und Quarzsand und als Versteckmöglichkeiten mehrere Platten und Röhren aus Ton und Kunststoff und Pflanzenbüschel aus Javamoos, Algen und Sumatrafarn. Die Becken wurden zusätzlich mit einigen Fischen (vor allem Guppies, Welse, Buntbarsche) besetzt, die Nahrungsreste, Hautreste und Kotballen fraßen und außerdem als Zusatzfutter für die Wühlen dienten.

Adulte Wühlen wurden einmal wöchentlich gefüttert, Jungtiere häufiger. Als Nahrung dienten: kleingeschnittenes Rinderherz und Rinderleber, Fischstückchen, lebende Regenwürmer, lebende und aufgetaute rote Mückenlarven, lebende *Tubifex*, handelsübliches Fisch- und Schildkrötenfutter in Pelletform, Konserven-Katzenfutter, getrocknete Gammariden etc..

Um die Tiere in Paarungsstimmung zu bringen, wurde ab 1994 eine künstlich gesteuerte Saisonalität mit Regen- und Trockenzeiten bzw. Hoch- und Niedrigwasser eingeführt (Warbeck, 1996). Hierzu wurde jeweils im Sommer für ca. acht Wochen die Wassertemperatur erhöht und der Wasserstand etwas gesenkt („Trockenzeit“). Einige Zeit später wurde dann für vier bis acht Wochen die Temperatur erniedrigt auf ca. 24 – 26° C, der Wasserstand stark erhöht und ein- bis zweimal pro Woche ein Wasserwechsel durchgeführt („Regenzeit“). Nachfolgend reproduzierten sich die Tiere regelmäßig. Die Paarungszeit begann in den meisten Jahren kurz vor der künstlichen „Regenzeit“ und dauerte bis zu acht Wochen, die Geburt der Jungen erfolgte sechs bis neun Monate später. Die *T. natans*-Weibchen gebaren unter diese Haltungsbedingungen im Abstand von meist zwei Jahren zwei bis neun Junge pro Wurf.

Die Jungtiere verblieben im allgemeinen mit den adulten Tieren in ihrem Zuchtbecken bis zu einem Alter von ein bis eineinhalb Jahren. Aggressivität gegenüber Jungtieren oder Kannibalismus wurde nicht beobachtet. Nur in einem Fall hatte ein Weibchen seine Junge wohl direkt nach der Geburt getötet und

einige angefressen. Die überlebenden Neugeborenen wurden daraufhin umgesetzt.

Die Weibchen und Männchen eines Wurfs wurden nach 12 bis 18 Monaten getrennt, wenn sich die große Kloakenscheibe der Männchen entwickelt hatte und die Geschlechter zu unterscheiden waren. Alle subadulten und adulten Blindwühlen waren für mich individuell zu unterscheiden und für alle Nachzuchten seit 1994 war mindestens die mütterliche Verwandtschaftslinie bekannt.

2.2 Versuchsaufbau und -durchführung

2.2.1 Versuchsaufbau

Es wurden Wahlversuche in Wahlkammern aus Plexiglas durchgeführt (siehe auch Parzefall, 1976). Abbildung 9 zeigt eine dieser Wahlkammern.

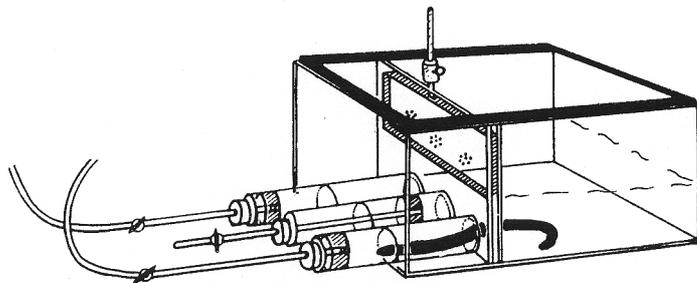


Abbildung 9: Wahlkammer (verändert nach Parzefall, 1976)

Sie entsprachen modifizierten Y-Labyrinthen, die aus zwei äußeren Röhren, den Stimulusarmen, in die das Testwasser eingeleitet wurde, einer Hauptkammer, einem Ablauf (mittlere Röhre) und einem Deckel bestanden. Durch einen

perforierten Schieber ließen sich die beiden Röhren („Wahlbereich“) von der Kammer („neutrale Zone“) abtrennen. Zwei größere Wahlkammern (49 x 30 x 30 cm) wurden für Versuche mit subadulten und adulten Tieren eingesetzt, eine kleinere Kammer (25 x 20 x 20 cm) für Versuche mit Jungtieren.

Das Test- oder Stimuluswasser (siehe unten) wurde über zwei identische Schläuche, Durchflussregler und Absperrventile aus zwei Stimulusbecken in die beiden Röhren der Wahlkammer mit einer Durchflussgeschwindigkeit von 150 – 200 ml/min eingeleitet, der Wasserstand in der Wahlkammer betrug 10 cm. Kontrollversuche mit gefärbtem Wasser hatten zuvor ergeben, dass sich bei diesen Versuchsbedingungen die beiden Wassertypen in den Röhren über die gesamte Versuchszeit gut hielten und sich nur in der Hauptkammer mischten. Der niedrige Wasserstand gewährleistete außerdem, dass selbst junge Blindwühlen problemlos an der Oberfläche atmen konnten.

Die Testtiere konnten in der gesamten Wahlkammer, sowohl in der neutralen Hauptkammer als auch in den beiden Röhren, frei schwimmen. Die Röhren waren mit schwarzer Plastikfolie abgedunkelt, um sie für die Tiere attraktiver zu gestalten.

Zwei Glasaquarien (90 l und 140 l) dienten zum Abstehen und zur Erwärmung von Leitungswasser, mit dem die Wahlkammern vor jedem Versuch gereinigt, gespült und befüllt wurden.

2.2.2 Aufbereitung des Stimuluswassers

Als „Stimulusbecken“ dienten zwei identische Glasaquarien. Jedes dieser beiden Becken (100 x 30 x 30 cm) wurde knapp zur Hälfte mit abgestandenem Leitungswasser (ca. 40 l) gefüllt und bei Raumtemperatur (22° – 26° C) belüftet. Als Versteck diente je eine saubere, gewässerte Tonröhre, die nach jedem Versuch gewechselt wurde. Die Stimulusbecken wurden zwischen den Versuchen

gründlich gesäubert und gespült. Um eine substratgebundene Geruchsübertragung zu vermeiden, wurde auf jeglichen Bodengrund in den Stimulusbecken verzichtet. Eventuell an Sand oder andere Partikel gebundene Duftstoffe konnten somit die Ergebnisse nicht beeinflussen.

Drei Tage vor einem Experiment, wurde je ein „Stimulustier“ in jedes Stimulusbecken eingesetzt. Gehäutete Haut und Faeces wurden täglich entfernt, um eine unerwünschte Geruchsentwicklung zu vermeiden. Eine Stunde vor einem Versuch wurden die Stimulustiere aus den Stimulusbecken entfernt, um alle anderen Stimuli außer chemischen auszuschließen. Das mit Duftstoffen angereicherte Wasser wurde dann als „Stimuluswasser“ für die eigentlichen Versuche in der Wahlkammer verwendet.

Um den Einfluss von Futtergerüchen zu vermeiden, wurden alle Stimulus- und Testtiere einige Wochen vor einer Versuchsserie mit dem gleichen Futter gefüttert. Stimulustiere wurden eine Woche vorher und während ihres Aufenthaltes in den Stimulusbecken nicht gefüttert.

Es wurden möglichst Stimulustiere gleicher Altersstufe und gleicher Größe (Differenz max. 5 cm bei Adulten) eingesetzt, um ein Ungleichgewicht auszuschließen, falls die Pheromonabgabe alters-, größen- oder gewichtsabhängig sein sollte. Vorversuche mit Stimuluswasser-Verdünnungsreihen hatten einen nur geringen Einfluss der Stimuluswasser-Konzentration auf die Aufenthaltszeiten der Testtiere in den jeweiligen Stimulusröhren der Wahlkammer ergeben.

Jedes Paar von Stimulustieren wurde pro Versuchsserie nur einmal eingesetzt. Allerdings konnte eine Wühle sowohl als Stimulustier als auch als Testtier innerhalb einer Versuchsserie dienen.

Bei den Versuchen zur Verwandtschaftserkennung bei adulten Blindwühlen, diente ein Bruder oder Sohn als direkter männlicher Verwandter, eine Schwester oder die Mutter als weibliche Verwandte. Stimulustiere und Testtier waren für

mehr als ein Jahr voneinander getrennt (in verschiedenen Aquarien) untergebracht.

Bei den Versuchen zur Unterscheidung zwischen „bekannten“ und „fremden“ Artgenossen, waren beide Stimulustiere nicht verwandt zu dem Testtier, das bekannte Tier war seit mindestens einem Jahr mit dem Testtier in einem Aquarium unterbracht, das unbekannte Stimulustier mindestens seit einem Jahr von diesem getrennt.

Als „fortpflanzungs- oder paarungsbereit“ wurden Weibchen bezeichnet, die in der Paarungssaison in ihrem normalen Haltungsbecken von den anwesenden Männchen deutlich umworben wurden. Alle in den Versuchen eingesetzten paarungsbereiten Weibchen wurden in dieser Zeit tatsächlich trüchtig und bekamen 6 bis 9 Monate später Nachwuchs. Männchen wurden als paarungsbereit bezeichnet, wenn sie in Gegenwart eines paarungsbereiten Weibchens Kopulationsversuche ausübten.

Um zu untersuchen, ob die Wühlen zwischen ihrer eigenen Gruppe und einer fremden Gruppe unterscheiden können, wurden je 10 l Wasser aus den jeweiligen Zuchtbecken entnommen, mit 30 l abgestandenem Leitungswasser in den Stimulusbecken vermischt und dann als Stimuluswasser eingesetzt. Als „Gruppe“ wurden Tiere definiert, die seit mindestens einem Jahr gemeinsam in einem Aquarium lebten. Diese gemischtgeschlechtlichen Gruppen bestanden aus 3-5 subadulten und adulten Tieren.

Sofern Jungtiere als Stimulustiere dienten, wurden je zwei bis drei zufällig ausgewählte Jungtiere eines Wurfes für drei Tage in die Stimulusbecken eingesetzt, um die Duftkonzentration des Stimuluswassers zu erhöhen, da Vorversuche bei geringeren Konzentrationen kaum Reaktionen bei den Testtieren auslösten.

2.2.3 Versuchsdurchführung

Alle getesteten Wühlen wurden, bevor sie das erste Mal in einem Experiment eingesetzt wurden, an Versuchsaufbau und –situation gewöhnt. Hierzu wurde regelmäßig für einige Tage eine der Wahlkammern in die Zuchtbecken gestellt. Diese wurde von den Tieren inspiziert, durchschwommen und auch als Ruheplatz genutzt. Zum anderen wurden die Blindwühlen einzeln und in kleineren Gruppen von zwei bis fünf Tieren mehrfach für 15 - 30 Minuten in eine der aufgebauten Wahlkammern eingesetzt, allerdings ohne Zugabe von Duftstimuli. Somit war gewährleistet, dass die Tiere mit dem Aufbau der Wahlkammer und dem gesamten Versuchsablauf vertraut waren.

Alle Versuche wurden in der aktiven Phase, also in der Nachtphase bei Dämmerlicht (Beleuchtungsstärke < 1 lux) durchgeführt.

Kurz vor jedem Versuch wurde der Durchfluss des Stimuluswassers reguliert, die Wahlkammer mit abgestandenen Leitungswasser gefüllt und mit den Stimuluswasserschläuchen verbunden. Um sowohl Seitenpräferenzen der Testtiere als auch unbewusste Einflüsse des Beobachters auszuschließen, wurde vor jedem Test zufällig festgelegt, welcher Stimulus in welchen Arm der Wahlkammer eingeleitet wurde und erst hinterher identifiziert. Hierzu wurden vor jedem Versuch die beiden Zuflussschläuche miteinander so verdrillt, dass mir als Beobachter während des laufenden Versuchs nicht bekannt war, welcher spezifischer Stimulus in welche Röhre eingeleitet wurde.

Das Versuchstier wurde nun vorsichtig mit einem Kescher aus seinem Haltungsbecken gefangen, in die Hauptkammer eingesetzt und der Deckel gut verschlossen. Dann wurden die Absperrventile der zuführenden Schläuche geöffnet und das Stimuluswasser in die Röhren eingeleitet. Während einer Eingewöhnungszeit von 5 – 10 Minuten waren die beiden Röhren für die Testtiere durch den perforierten Schieber verschlossen. Nach der Eingewöhnungsphase wurde dann der Schieber hochgezogen und die Blindwühle konnte in die Röhren

hineinschwimmen. Die Aufenthaltszeit in den beiden Röhren wurde dann für eine Versuchszeit von 30 Minuten registriert und diente als Maß für die „Attraktivität“ der jeweiligen Duftstimuli, bzw. der jeweiligen Stimulustiere. Eine Messung begann, sobald sich das Tier wenigstens mit dem Kopf in einer der Röhren befand. Sofern ein Testtier nicht beide Röhren mindestens einmal innerhalb von 15 Minuten aufgesucht hatte, wurde der Versuch abgebrochen und von der Auswertung ausgeschlossen.

Nach jedem Test wurde die Wahlkammer gründlich gereinigt, mehrfach gespült und mit abgestandenem Leitungswasser neu gefüllt.

2.3 Wahlversuche

2.3.1 Kontrollversuche

Die Kontrollversuche K1 bis K4 sollten klären, inwieweit die Reaktionen und Präferenzen der Testtiere durch äußere Faktoren beeinflusst werden. Hierzu wurden Stimuluswasser ohne Duftstimuli verwandt, welche unterschiedlich vorbehandelt wurden (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1: Kontrollversuche

Kontrolle	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
K 1	Weibchen und Männchen	11	kalt (24°C)	warm (28°C)
K 2	Weibchen und Männchen	11	belüftet	nicht belüftet
K 3	Weibchen und Männchen	11	Durchfluss: 200 ml/min	100 ml/min
K 4	Weibchen und Männchen	11	Durchfluss: 200 ml/min	0 ml/min

*Stichprobengröße n: Anzahl der getesteten Individuen

Untersucht wurde der Einfluss von Wassertemperatur, Sauerstoffgehalt (belüftetes oder unbelüftetes Stimuluswasser) und Strömungsgeschwindigkeit des Stimuluswassers, da diese Faktoren geringen Schwankungen unterlagen und ein Einfluss auf die Reaktion der Testtiere nicht ausgeschlossen werden konnte.

2.3.2 Versuche zum Erkennen von Individuen und sozialen Klassen

Um zu untersuchen, ob *T. natans* individualspezifische Duftstoffe ins Wasser abgibt und inwieweit die Tiere ihren eigenen Geruch erkennen, bzw. ihn gegenüber dem Geruch anderer Tiere unterscheiden, wurden adulte Weibchen und Männchen untersucht (Experimente I-VIII, Tabelle 2).

Tabelle 2: Versuche zum Erkennen von Individuen und sozialen Klassen

Exp.	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
I.	Weibchen	13	eigener Geruch	anderes, bekanntes Weibchen
II.	Weibchen	13	eigener Geruch	anderes, fremdes Weibchen
III.	Weibchen	13	bekanntes Weibchen	fremdes Weibchen
IV.	Weibchen	13	bekanntes Männchen	fremdes Männchen
V.	Männchen	13	eigener Geruch	anderes, bekanntes Männchen
VI.	Männchen	13	eigener Geruch	anderes, fremdes Männchen
VII.	Männchen	13	bekanntes Männchen	unbekanntes Männchen
VIII.	Männchen	13	bekanntes Weibchen	fremdes Weibchen

*Stichprobengröße n: Anzahl der getesteten Individuen

Hierbei konnten die Tiere in der Wahlkammer zwischen ihrem eigenen Geruch und dem Geruch eines bekannten, gleichgeschlechtlichen Individuums bzw. zwischen ihrem eigenen Geruch und dem eines fremden, gleichgeschlechtlichen

Tieres wählen. Außerdem wurde getestet, ob die Blindwühlen zwischen ihnen bekannten und ihnen unbekanntem Tieren (Männchen und Weibchen) unterscheiden

In den beiden folgenden Experimenten IX und X wurde getestet, ob die Blindwühlen zwischen dem Geruch ihrer eigenen Gruppe und dem einer anderen Gruppe unterscheiden (Tabelle 3). Hierzu wurden je 10 l Wasser aus den jeweiligen Zuchtbecken entnommen, mit 30 l abgestandenem Leitungswasser in den Stimulusbecken vermischt und dann als Stimuluswasser eingesetzt.

Tabelle 3: Gruppenversuche

Exp.	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
IX.	Weibchen	16	eigene Gruppe	fremde Gruppe
X.	Männchen	16	eigene Gruppe	fremde Gruppe

*Stichprobengröße n: Anzahl der getesteten Individuen

2.3.3 Versuche zur Verwandtschaft- und Partnererkennung

Die Versuche zur Verwandtschaft- und Partnererkennung bei adulten *T. natans* (Exp. XI bis XVI) sind in Tabelle 4 aufgeführt. Während der Fortpflanzungsperiode wurden in female-choice-Tests paarungsbereite Weibchen daraufhin getestet, ob sie zwischen verwandten und nicht verwandten Männchen unterscheiden (Exp. XI), zwischen bekannten und unbekanntem Männchen (Exp. XII), bzw. verwandten und bekannten Männchen (Exp. XIII). Die ersten beiden Versuche wurden außerhalb der Paarungszeit mit trächtigen Weibchen wiederholt (Exp. XIV und XV). Im Gegenzug wurden die Männchen vor die Wahl gestellt, zwischen den wasserlöslichen Duftstoffen von jeweils paarungsbereiten verwandten und nicht verwandten Weibchen zu wählen (Exp. XVI).

Tabelle 4: Versuche zu Verwandtschafts- und Partnererkennung bei adulten Wühlen

Exp.	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
XI.	fortpflanzungsbereite Weibchen	14	verwandtes Männchen („fremd“)	unverwandtes Männchen (fremd)
XII.	fortpflanzungsbereite Weibchen	15	bekanntes Männchen (unverwandt)	fremdes Männchen (unverwandt)
XIII.	fortpflanzungsbereite Weibchen	9	verwandtes Männchen („fremd“)	bekanntes Männchen (unverwandt)
XIV.	trächtige Weibchen	9	verwandtes Männchen („fremd“)	unverwandtes Männchen (fremd)
XV.	trächtige Weibchen	9	bekanntes Männchen (unverwandt)	fremdes Männchen (unverwandt)
XVI.	fortpflanzungsbereite Männchen	9	verwandtes Weibchen (reproduktiv, „fremd“)	unverwandtes Weibchen (reproduktiv, fremd)

*Stichprobengröße n: Anzahl der getesteten Individuen

2.3.4 Versuche zur Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren

Tabelle 5 zeigt die Versuche zum Erkennen der eigenen Mutter bei Jungtieren von *T. natans*. Dienten Jungtiere als Testtiere, so wurden pro Geschwistergruppe 2-3 zufällig ausgewählte Tiere einzeln getestet und die Ergebnisse dann pro Geschwistergruppe gemittelt. In diesen Fällen gibt daher die Stichprobengröße n die Anzahl der untersuchten Geschwistergruppen und in Klammern die Anzahl der getesteten Individuen an.

In den Experimenten XVII bis XXII wurden Jungtiere unterschiedlichen Alters daraufhin untersucht, ob sie ihre Mutter gegenüber anderen Weibchen erkennen. In Exp. XVII konnten Jungtiere im Alter von vier bis acht Wochen wählen zwischen den Gerüchen ihrer eigenen Mutter und denen einer „fremden Mutter“ (einem Weibchen, das selbst Junge im etwa gleichem Alter hatte, aber nicht verwandt zu den Testtieren und in einem anderen Becken untergebracht war). In Exp. XVIII wählten die Jungtiere zwischen ihrer Mutter und einem bekannten

Weibchen, welches im gleichen Becken untergebracht war und keine eigenen Junge hatte. In Exp. XIX wurden die Mutter und ein fremdes Weibchen ohne eigene Junge als Stimulustiere verwendet. Diese Versuche wurden mit Jungtieren im Alter von 6 bis 12 Monaten wiederholt (Exp. XX bis XXII). Zusätzlich wurde getestet, inwieweit Jungtiere zwischen einem ihnen bekannten und einem fremden Weibchen unterscheiden, mit denen sie nicht verwandt waren (Exp. XXIII)

Tabelle 5: Versuche zum Erkennen der Mutter bei Jungtieren

Exp.	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
XVII.	Jungtiere 4 – 8 Wochen alt	14 (40)	eigene Mutter	fremde Mutter
XVIII.	Jungtiere 4 – 8 Wochen alt	10 (28)	eigene Mutter	bekanntes Weibchen ohne Junge
XIX.	Jungtiere 4 – 8 Wochen alt	16 (47)	eigene Mutter	fremdes Weibchen ohne Junge
XX.	Jungtiere 6 – 12 Monate alt	12 (32)	eigene Mutter	fremde Mutter
XXI.	Jungtiere 6 – 12 Monate alt	8 (20)	eigene Mutter	bekanntes Weibchen ohne Junge
XXII.	Jungtiere 6 – 12 Monate alt	9 (23)	eigene Mutter	fremdes Weibchen ohne Junge
XXIII.	Jungtiere 6 – 12 Monate alt	9 (24)	bekanntes Weibchen	fremdes Weibchen

* Stichprobengröße n gibt die Anzahl der untersuchten Geschwistergruppen und in Klammern die Anzahl der getesteten Individuen an.

Die Jungtiere von *T. natans* wurden außerdem daraufhin untersucht, ob sie ihre Geschwister gegenüber anderen gleichaltrigen Jungtieren erkennen können (Tabelle 6). Bei diesen Versuchen dienten jeweils zwei bis drei zufällig ausgewählte Jungtiere eines Wurfes als Stimulustiere und ebenso zwei bis drei Geschwister als Testtiere, deren Aufenthaltszeiten in den Stimulusarmen der Wahlkammer dann gemittelt wurden. Die Jungtiere waren 6 bis 12 Wochen (Exp. XXIV) bzw. 6 bis 12 Monate (Exp. XXV) alt.

Tabelle 6: Versuche zur Geschwistererkennung bei Jungtieren

Exp.	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
XXIV.	Jungtiere 6 – 12 Wochen alt	13 (36)	2-3 Geschwister	2-3 Jungtiere einer unverwandten Geschwistergruppe
XXV.	Jungtiere 6 – 12 Monate alt	8 (20)	2-3 Geschwister	2-3 Jungtiere einer unverwandten Geschwistergruppe

* Stichprobengröße n gibt die Anzahl der untersuchten Geschwistergruppen und in Klammern die Anzahl der getesteten Individuen an.

2.3.5 Versuche zum Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen

Um zu untersuchen, ob Weibchen ihre eigenen Jungen von fremden unterscheiden können, wurden die Experimente XXVI und XXVII durchgeführt (Tabelle 7). Auch bei diesen Versuchen wurden jeweils zwei bis drei Wurfgeschwister als Stimulustiere eingesetzt.

Tabelle 7: Versuche zum Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen

Exp.	Testtiere	n*	Stimulus 1	Stimulus 2
XXVI.	Weibchen (Mutter)	11	2-3 eigene Junge, 6 - 12 Wochen alt	2-3 fremde Jungtiere, 6 – 12 Wochen alt
XXVII	Weibchen (Mutter)	9	2-3 eigene Junge, 6 – 12 Monate alt	2-3 fremde Jungtiere, 6 – 12 Monate alt

*Stichprobengröße n: Anzahl der getesteten Individuen

2.4 Auswertung und Darstellung

Die Ergebnisse wurden mit dem nichtparametrischen Wilcoxon-Rangzeichentest für zwei gepaarte Stichproben ausgewertet, alle angegebenen p-Werte sind zweiseitig, (Lamprecht, 1992; Siegel, 1956). Die Berechnung der p-Werte und die

grafische Darstellung erfolgte mit den Computerprogrammen InStat 2.01 für Macintosh (GraphPad, 1993) bzw. mit StatView 5.0.1 (SAS, 1999). Als Signifikanzlevel galt $\alpha < 0,05$. Die Ergebnisse sind als Boxplots (Box-and-Whisker-Plots nach Tukey, 1977) dargestellt (Abbildung 10).

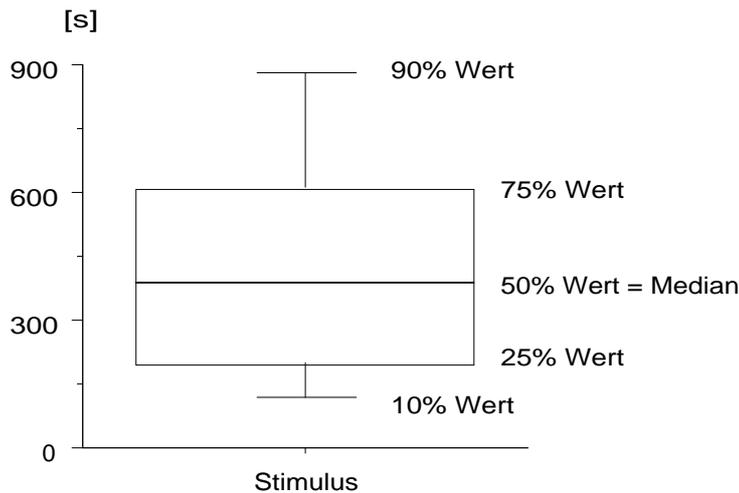


Abbildung 10: grafische Darstellung als Boxplot

angegeben sind der Median (50%-Wert), die Box entspricht dem ersten und dritten Quartil (25%- und 75%-Werte), die Whisker entsprechen dem ersten und neunten Perzentil (10%- und 90%-Werte). Dargestellt sind die Aufenthaltszeiten in Sekunden [s] in den jeweiligen Stimulusarmen der Wahlkammer.

Dienten Jungtiere als Testtiere, so wurden pro Geschwistergruppe 2-3 Individuen einzeln getestet. Deren Aufenthaltszeiten in den Stimulusarmen der Wahlkammer wurden dann pro Geschwistergruppe gemittelt und diese Mittelwerte für eine weitere statistische Analyse herangezogen. Angegeben als Stichprobengröße (n) wurden in diesen Fällen sowohl die Anzahl der untersuchten Geschwistergruppen als auch in Klammern die Anzahl der insgesamt getesteten Jungtiere.

3. Ergebnisse

3.1 Kontrollversuche

Bei den vier Kontrollversuchen (Abbildung 11) konnte nur ein signifikantes Ergebnis gefunden werden.

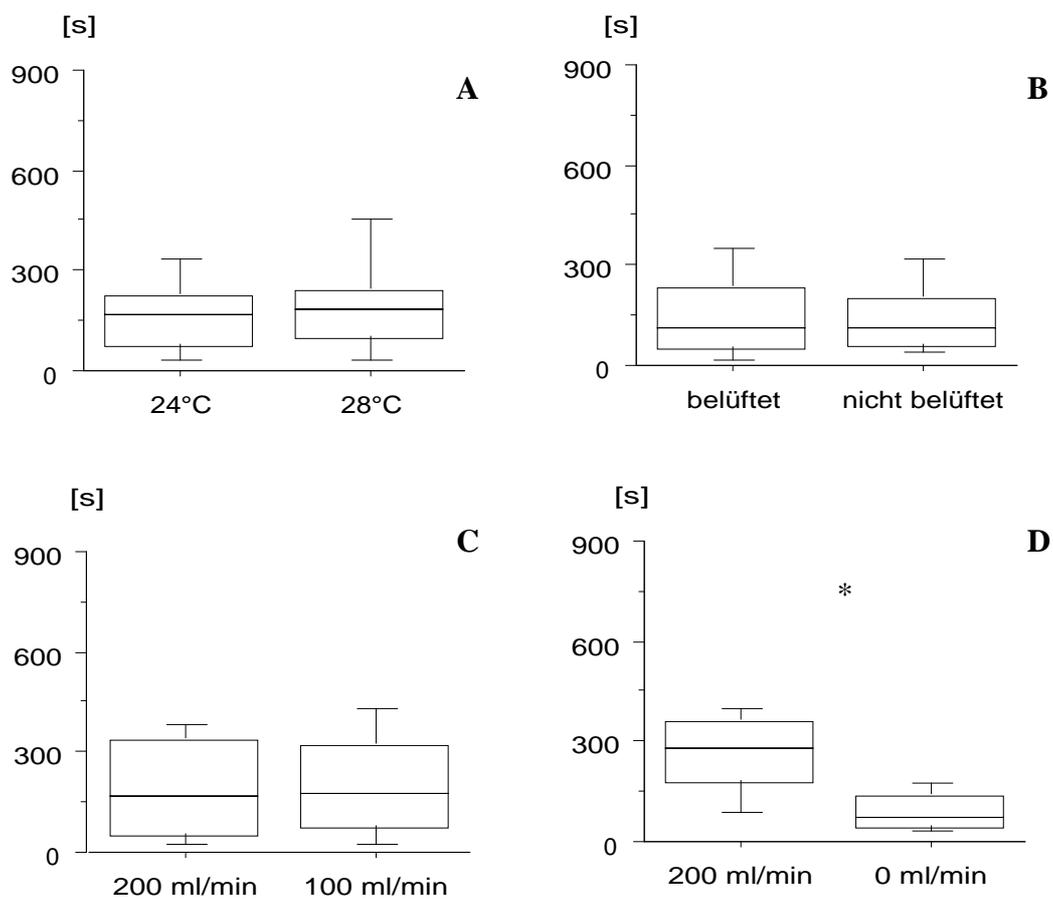


Abbildung 11: Kontrollversuche (K1-K4)

A: K1, Temperaturunterschied; B: K2, belüftetes und nicht belüftetes Stimuluswasser; C und D: K3 und K4, unterschiedliche Durchflussmenge. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

Weder die Temperatur (K1: Mediane: 179s (24°C) und 195s (28°C), n=11, T=23, p=0,4131, n.s.), die Belüftung des Stimuluswassers (K2: 118 (belüftet) und 122s (unbelüftet), n=11, T=26, p=0,5771, n.s.), noch eine unterschiedliche Durchflussgeschwindigkeit (K3: 174s (200ml/min) und 187s (100ml/min), n=11, T=29, p=0,7646, n.s.) hatten einen statistisch signifikanten Einfluss auf die Aufenthaltszeiten der Testtiere in den beiden Armen der Wahlkammer. Nur die Reduzierung des Stimuluswasser-Durchflusses auf Null, hatte einen deutlichen Einfluss auf die Präferenzen von *T. natans*. Bei ausbleibender Wasserströmung in einem der Stimulusarme bevorzugten die Testtiere signifikant die durchströmte Wahlkammerröhre gegenüber der nicht durchströmten (K4: 290s (200ml/min) und 82s (0ml/min), n=11, T=5, p=0,0098).

3.2 Erkennen von Individuen und sozialen Klassen

3.2.1 Weibchen

In Abbildung 12 sind die Ergebnisse der Versuche zur Erkennung von Individuen und sozialen Klassen mit adulten Weibchen von *T. natans* (Exp. I bis IV) dargestellt. Die Weibchen unterschieden in den Wahlversuchen sowohl zwischen dem Geruch im Wasser, der von ihnen selbst stammte und dem eines anderen, ihnen bekannten Weibchens (Exp. I: 167s bzw. 337s, n=13, T=15, p=0,0327), als auch zwischen ihrem eigenen Geruch und dem Geruch eines fremden Weibchens (Exp. II: 141s bzw. 537s, n=13, T=4, p=0,0017) und hielten sich signifikant länger in dem Stimulusarm der Wahlkammer auf, durch den das mit den Duftstoffen des „anderen“ Weibchens angereicherte Wasser floss. Auch zwischen bekannten und unbekanntem Weibchen (Exp III: 128s bzw. 381s, n=13, T=3, p=0,0012) und bekannten und fremden Männchen (Exp. IV: 126s bzw. 335s, n=13, T=13, p=0,0215) zeigten die Weibchen eine signifikante Wahl und bevorzugten jeweils das fremde, ihnen unbekannte Tier.

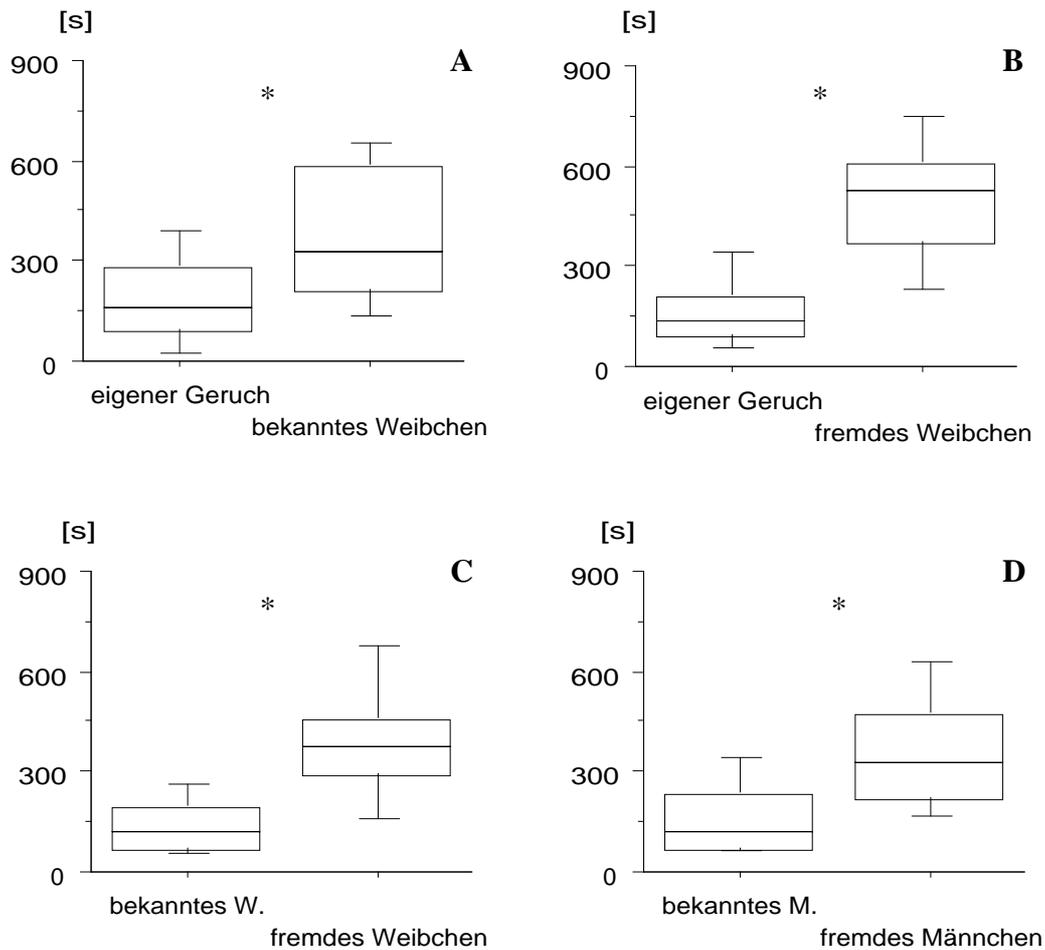


Abbildung 12: Erkennen von Individuen bzw. sozialen Klassen bei Weibchen (Exp. I-IV)

A: Exp. I, Wahl zwischen dem eigenen Geruch und dem eines bekannten Weibchens; B: Exp II, Wahl zwischen dem eigenen Geruch und dem eines fremden Weibchens; C: Exp III, Wahl zwischen bekannten und fremden Weibchen; D: Wahl zwischen bekannten und fremden Männchen. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

3.2.2 Männchen

Die Ergebnisse der Versuche zum Erkennen von Individuen und sozialen Klassen mit adulten Männchen von *T. natans* (Exp. V bis VIII) sind in Abbildung 13 dargestellt. Im Gegensatz zu den Weibchen, zeigten die Männchen keine statistisch signifikante Wahl zwischen den gebotenen Duftstimuli.

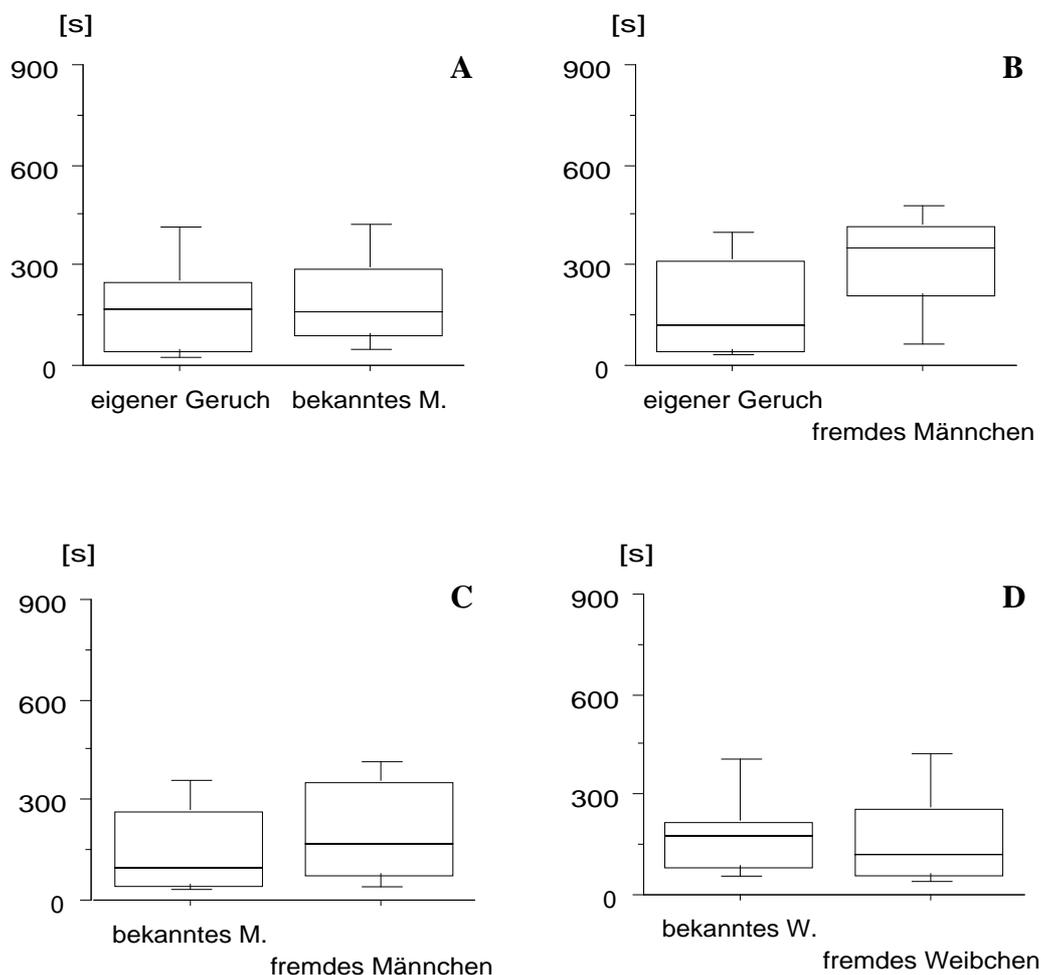


Abbildung 13: Erkennen von Individuen bzw. sozialen Klassen bei Männchen (Exp. V-VIII)

A: Exp. V, Wahl zwischen dem eigenen Geruch und dem eines bekannten Männchens; B: Exp. VI, Wahl zwischen dem eigenen Geruch und dem eines fremden Männchens; C: Exp. VII, Wahl zwischen einem bekannten und einem fremden Männchen; D: Exp. VIII, Wahl zwischen einem bekannten und einem fremden Weibchen. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer.

Die Männchen unterschieden nicht zwischen ihrem eigenen Geruch und dem eines anderen, bekannten Männchens (Exp. V: 172s bzw. 165s, $n=11$ (13 Tiere getestet, 2 Versuche abgebrochen), $T=28$, $p=0,7002$, n.s.). Bei Exp. VI war nur eine leichte Tendenz zur Bevorzugung des fremden Männchens gegenüber dem eigenen Geruch zu erkennen, dieses Ergebnis war jedoch statistisch nicht

signifikant (Exp. VI: 361s bzw., 126s, $n=13$, $T=20$, $p=0,0803$, n.s.). Auch zwischen bekannten und unbekanntem Männchen (Exp VII: 103s bzw. 177s, $n=13$, $T=35$, $p=0,4973$, n.s.) und bekannten und fremden Weibchen (Exp. VIII: 182s bzw. 129s, $n=11$ (13 Tiere getestet, 2 Versuche abgebrochen), $T=31$, $p=0,8984$, n.s.) zeigten die Männchen von *T. natans* keine statistisch signifikanten Präferenzen.

3.2.3 Gruppenversuche

In Abbildung 14 sind die Ergebnisse der Gruppenversuche (Exp. IX und X)

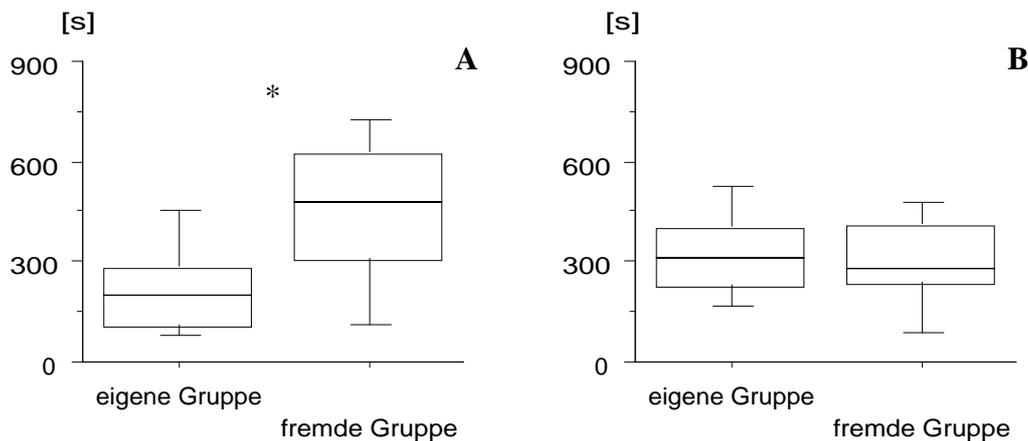


Abbildung 14: Gruppenversuche (Exp. IX und X).

A: Exp IX, Weibchen wählten zwischen ihrer eigenen und einer fremden Gruppe. B: Exp. X, Männchen wählten zwischen ihrer eigenen und einer fremden Gruppe. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

abgebildet. Während die Weibchen statistisch signifikant die fremde Gruppe gegenüber ihrer eigenen bevorzugten (Exp. IX: 487s bzw. 209s, $n=16$, $T=9$, $p=0,0010$), zeigten die Männchen auch hier keine Wahl (Exp. X: 321s (eigene Gruppe) und 284s (fremde Gruppe), $n=16$, $T=68$, $p>0,9999$, n.s.).

3.3 Verwandtschafts- und Partnererkennung

3.3.1 Weibchen: female-choice-Tests

Die „female choice“-Experimente XI bis XIII (Abbildung 15) wurden während

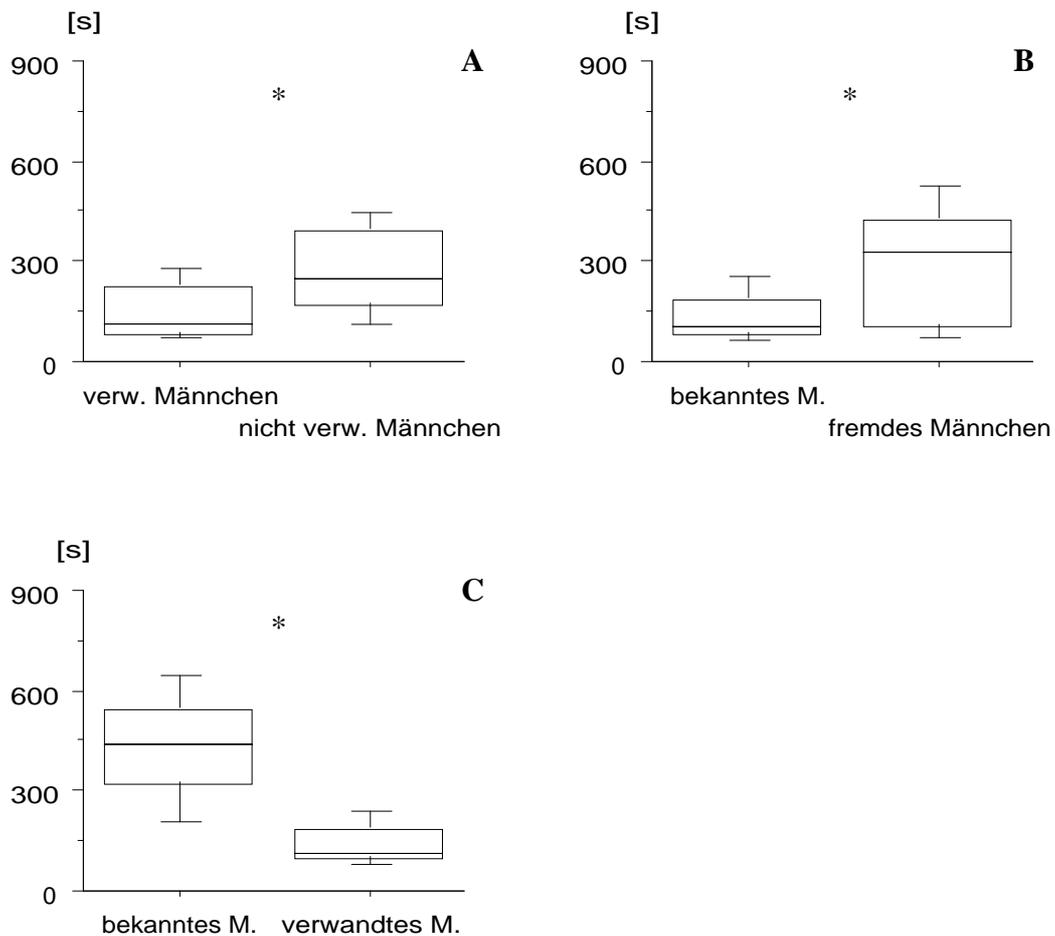


Abbildung 15: Verwandtschafts- und Partnererkennung reproduktiver Weibchen (Exp. XI-XIII).

A: Exp. XI, Wahl zwischen verwandten und nicht verwandten Männchen; B: Exp. XII, Wahl zwischen bekannten und fremden Männchen (beide unverwandt); C: Exp. XIII, Wahl zwischen bekannten (nicht verwandten) und verwandten (aber unbekannt) Männchen. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

der Fortpflanzungsphase mit paarungsbereiten Weibchen durchgeführt. Dabei zeigte sich, dass *T. natans*-Weibchen statistisch signifikant unverwandte Männchen gegenüber verwandten Männchen (Exp. XI: 255s bzw. 117s, $n=14$, $T=7$, $p=0,0023$), fremde Männchen gegenüber bekannten Männchen (Exp. XII: 331s bzw. 115s, $n=15$, $T=13$, $p=0,0054$) und bekannte (aber nicht verwandte) Männchen gegenüber verwandten Männchen (Exp. XIII: 450s bzw. 117s, $n=9$, $T=1$, $p=0,0078$) bevorzugten.

Die beiden ersten dieser Versuche wurden außerhalb der Paarungszeit mit trächtigen Weibchen wiederholt (Abbildung 16, Exp. XIV und XV).

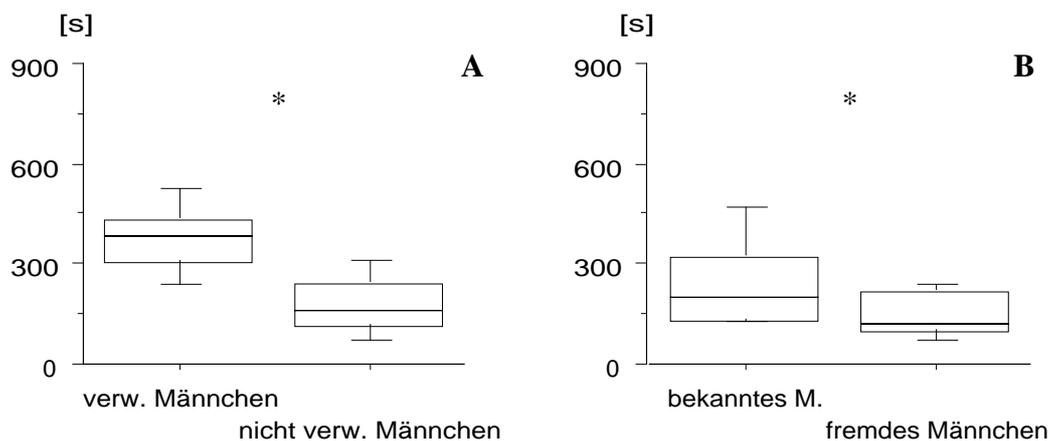


Abbildung 16: Erkennen verwandter bzw. bekannter Männchen bei trächtigen Weibchen (Exp. XIV-XV).

A. Exp. XIV, Wahl zwischen verwandten und nicht verwandten Männchen; B: Exp. XV, Wahl zwischen bekannten und fremden Männchen. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

Bei den trächtigen Weibchen änderten sich die Präferenzen. Sie bevorzugten signifikant verwandte Männchen gegenüber nicht verwandten Männchen (Exp. XIV: 390s bzw. 171s, $n=8$ (9 Tiere getestet, ein Versuch abgebrochen), $T=0$, $p=0,0078$), und bekannte Männchen vor fremden Männchen (Exp. XV: 208s bzw. 128s, $n=9$, $T=5$, $p=0,0391$).

3.3.2 Männchen

Männchen von *T. natans* wurde zur Paarungszeit die Möglichkeit gegeben, zwischen den Gerüchen im Wasser verwandter und nicht verwandter Weibchen (beide fortpflanzungsbereit) zu wählen (Abbildung 17). Hierbei zeigte sich, dass die mittleren Aufenthaltszeiten in den beiden Röhren der Wahlkammer insbesondere für Männchen recht hoch waren.

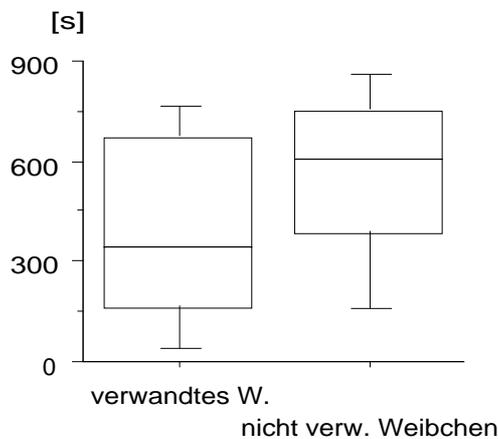


Abbildung 17: Verwandtschafts- und Partnererkennung bei Männchen (Exp. XVI).

Wahl zwischen verwandten und nicht verwandten Weibchen (beide reproduktiv). Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer.

Die Tiere zeigten eine leichte Bevorzugung für die nicht verwandten Weibchen, dieser Unterschied war jedoch nicht statistisch signifikant (Exp. XVI: 352s (verwandtes Weibchen) und 612s (nicht verwandtes Weibchen), $n=9$, $T=14$, $p=0,3594$, n.s.).

3.4 Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren

3.4.1 Erkennen der Mutter

Die Ergebnisse der Versuche zum Erkennen der eigenen Mutter bei 4-8 Wochen alten Jungtieren von *T. natans* sind in Abbildung 18 dargestellt.

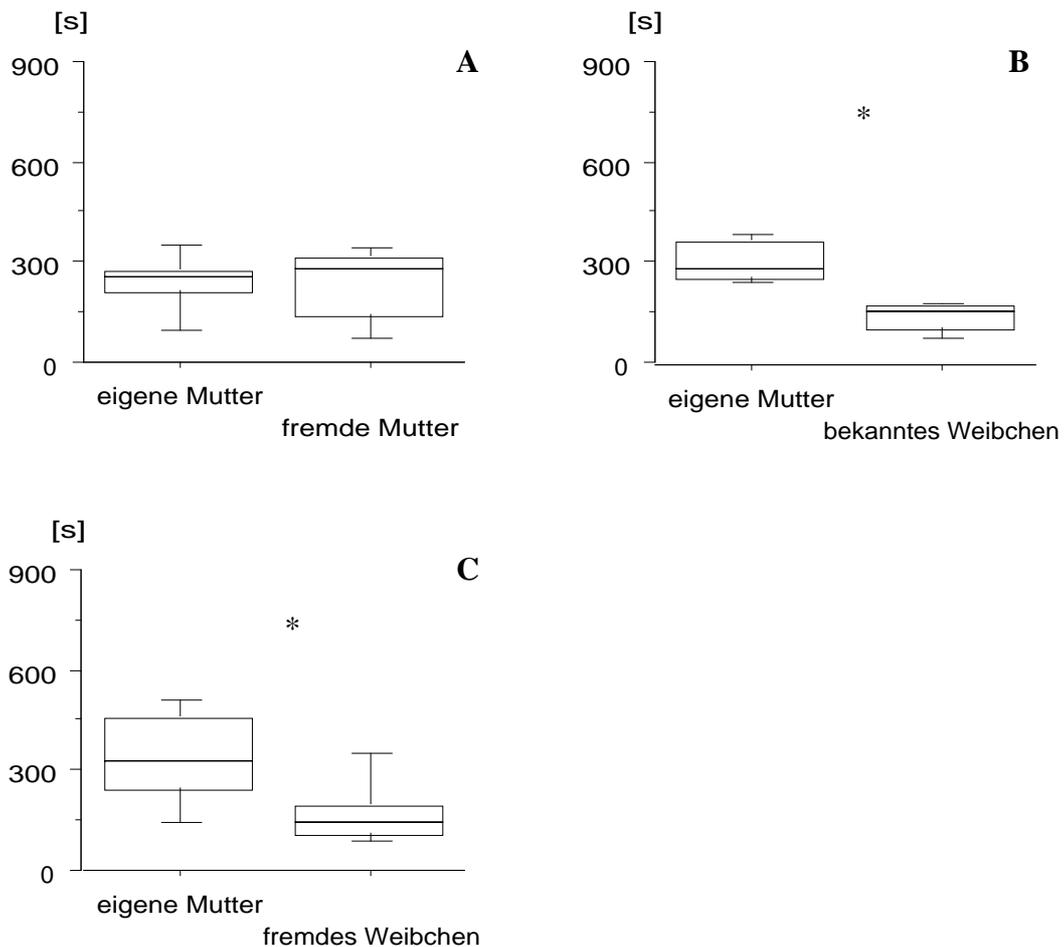


Abbildung 18: Erkennen der Mutter bei 4-8 Wochen alten Jungtieren (Exp. XVII-XIX).

A: Exp. XVII, Wahl zwischen der eigenen Mutter und einem fremden Weibchen mit Jungen im gleichen Alter. B: Exp. XVIII: Wahl zwischen der Mutter und einem bekannten Weibchen ohne Junge. C: Exp. XIX: Wahl zwischen der Mutter und einem fremden Weibchen ohne Junge. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

Die Jungtiere zeigten in diesem Alter keine signifikante Wahl zwischen den Gerüchen ihrer eigenen Mutter und eines fremden Weibchens, welches selber Junge im gleichen Alter wie die getesteten Jungtiere hatte (Exp. XVII: 260s bzw. 283s, n=14 (49), T=50, p=0,9032, n.s.). Dagegen bevorzugten die Jungtiere statistisch signifikant ihre Mutter sowohl gegenüber einem bekannten Weibchen ohne Junge (Exp. XVIII: 284s bzw. 159s, n=10 (28), T=0, p=0,0020), als auch gegenüber einem fremden Weibchen ohne eigene Junge (Exp. XIX: 338s bzw. 152s, n=16 (47), T=2, p=0,0001).

Diese Versuche wurden mit 6-12 Monate alten Jungtieren wiederholt, die bis zu diesem Zeitpunkt mit ihrer Mutter (sowie anderen Weibchen und Männchen) zusammengelebt hatten (Abbildung 19). Hierbei zeigte sich, dass im Gegensatz zu den jüngeren Tieren in Exp. XVII, diese älteren Jungtiere ihre eigene Mutter gegenüber einer fremden Mutter signifikant bevorzugten (Exp. XX: 329s bzw. 172s, n=12 (32), T=9, p=0,0161).

Wie auch die jüngeren Tiere, bevorzugten die älteren Jungtiere statistisch signifikant ihre Mutter sowohl gegenüber einem bekannten Weibchen ohne Junge (Exp. XXI: 342s bzw. 187s, n=8 (20), T=0, p=0,0078), als auch gegenüber einem fremden Weibchen ohne eigene Junge (Exp. XXII: 377s bzw. 173s, n=9 (23), T=0, p=0,0039). Die Jungen zeigten jedoch keine signifikante Wahl zwischen den Duftstimuli zweier Weibchen ohne eigene Junge, von denen ihnen eines bekannt war und das andere nicht (Exp. XXIII: 250s bzw. 254s, n=9 (24), T=21, p=0,9102, n.s.).

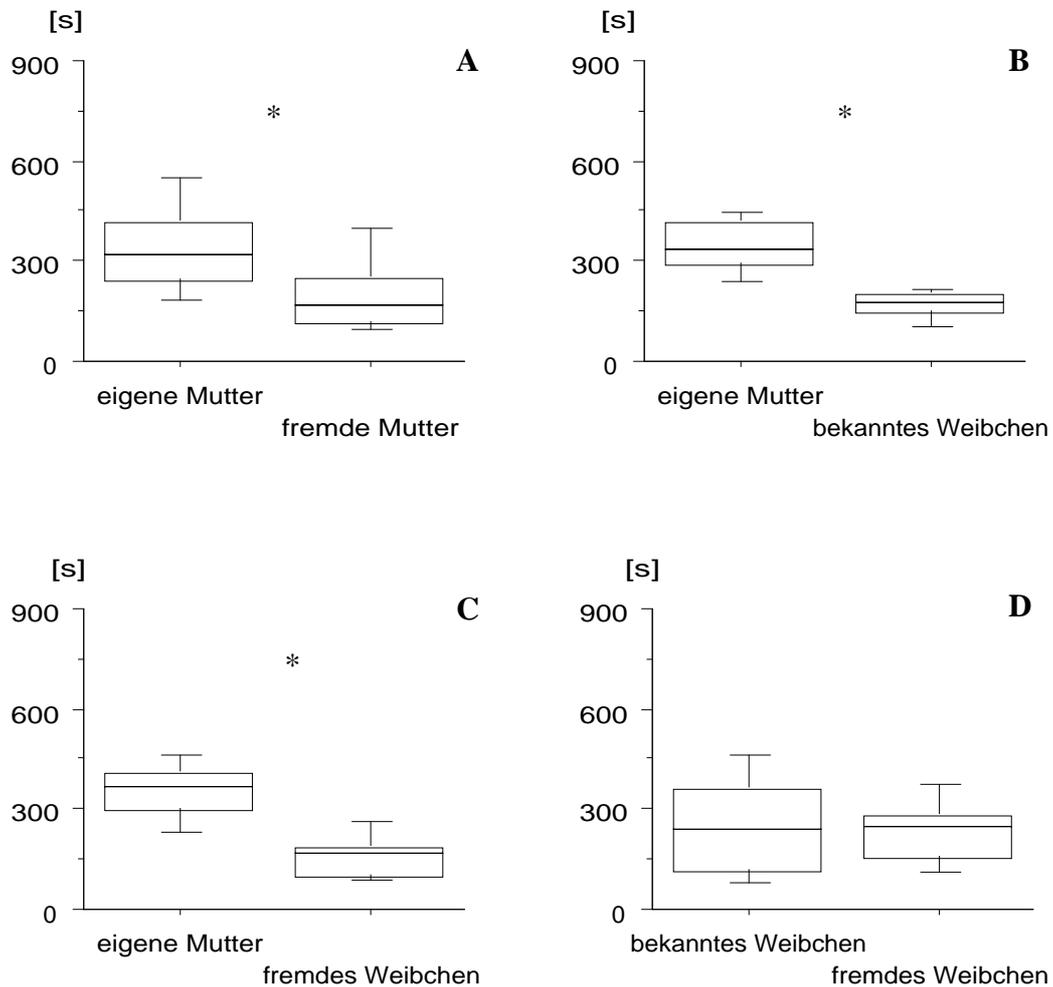


Abbildung 19: Erkennen der Mutter bei 6-12 Monate alten Jungtieren (Exp. XX - XXIII).

A: Exp. XX, Wahl zwischen der eigenen Mutter und einem fremden Weibchen mit Jungen im gleichen Alter. B: Exp. XXI: Wahl zwischen der Mutter und einem bekannten Weibchen ohne Junge. C: Exp. XXII: Wahl zwischen der Mutter und einem fremden Weibchen ohne Junge. D: Exp. XXIII: Wahl zwischen einem bekannten und einem fremden Weibchen. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

3.4.2 Geschwistererkennung

Die Ergebnisse zur Geschwistererkennung (Exp. XXIV und XXV) sind in Abbildung 20 dargestellt. Sowohl im Alter von 6-12 Wochen als auch im Alter

von 6-12 Monaten zeigten die untersuchten Jungtiere eine deutliche Bevorzugung ihrer Geschwister gegenüber Jungtieren einer fremden, nicht verwandten Geschwistergruppe (Exp. XXIV: 276s bzw. 124s, $n=13$ (36), $T=4$, $p=0,0017$ und Exp. XXV: 223s bzw. 123s, $n=8$ (20), $T=2$, $p=0,0234$).

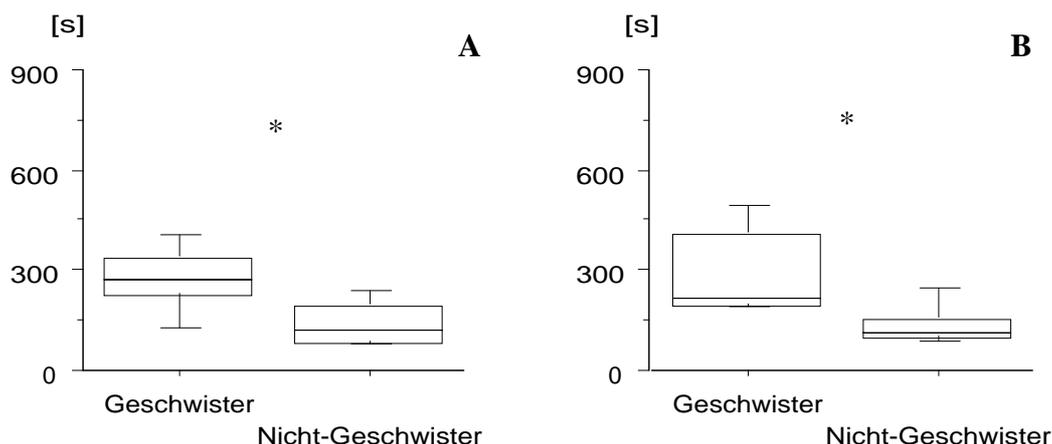


Abbildung 20: Geschwistererkennung bei Jungtieren (Exp. XXIV und XXV).

A: Exp. XXIV, 6-12 Wochen alte Jungtiere wählten zwischen Geschwistern und Nicht-Geschwistern. B: Exp. XXV, 6-12 Monate alte Jungtiere wählten zwischen Geschwistern und Nicht-Geschwistern. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

3.5 Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen

Abbildung 21 zeigt die Ergebnisse der Versuche zum Erkennen der eigenen Jungen bei *T. natans*-Weibchen (Exp. XXVI und XXVII). Die Mütter bevorzugten signifikant ihre 6-12 Wochen alten Jungen gegenüber Jungtieren einer fremden Geschwistergruppe (Exp. XXVI: 251s bzw. 131s, $n=11$, $T=2$, $p=0,0029$). Eine Wiederholung des Versuch zu einem späteren Zeitpunkt ergab jedoch, dass die Mütter diese Präferenz für ihre eigenen Jungen nicht mehr zeigten, als die Jungen 6-12 Monate alt waren. Nun trafen sie keine signifikante Wahl zwischen den eigenen und fremden Jungtieren mehr (Exp. XXVII: 138s bzw. 129s, $n=9$, $T=18$, $p=0,6523$, n.s.).

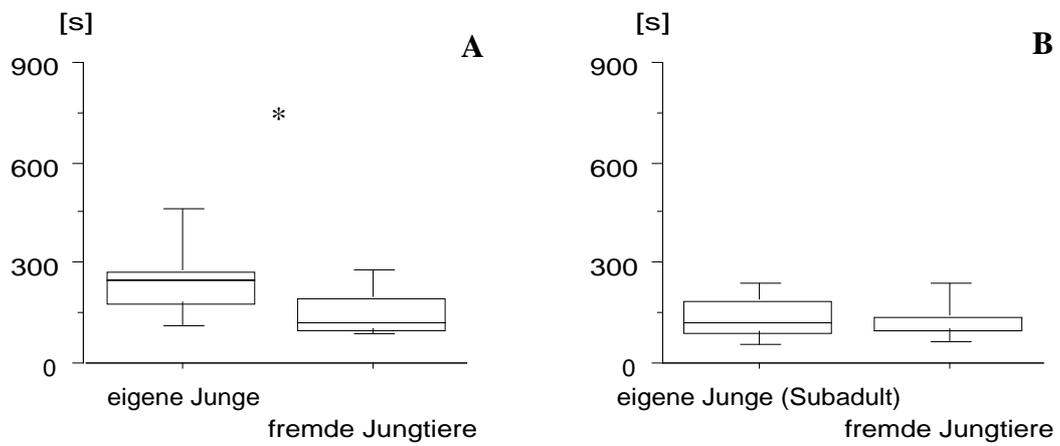


Abbildung 21: Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen (Exp. XXVI und XXVII).

A: Exp. XXVI, Wahl zwischen 6-12 Wochen alten eigenen Jungen und einer gleichaltrigen, fremden Geschwistergruppe. B: Exp. XXVII, Wahl zwischen 6-12 Monate alten eigenen Jungen und einer fremden Geschwistergruppe. Dargestellt ist die Aufenthaltsdauer der Testtiere in [s] in den beiden Stimulusarmen der Wahlkammer. Statistisch signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet.

4. Diskussion

Wahlversuche, bei denen einem Testtier zwei verschiedene Stimuli simultan präsentiert werden, haben methodische Vor- und Nachteile, die bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden müssen. Die Aufenthaltszeiten der Testtiere im vorher festgelegten Wahlbereich eines Stimulus werden im allgemeinen als Maß für die Attraktivität dieses Stimulus bzw. des Tieres, das diesen Duftstimulus produzierte, herangezogen. In diesem Sinne werde ich eine höhere Aufenthaltszeit im Wahlbereich eines Stimulus als positive Wahl oder Bevorzugung dieses Stimulustieres. Geringere Aufenthaltszeiten im Wahlbereich des anderen Stimulus (negative Wahl) bezeichne ich als Meiden. Zeigten die Tiere eine signifikante Wahl, schließe ich daraus, dass sie einen Unterschied zwischen beiden Stimuli und damit auch zwischen den beiden Stimulustieren wahrgenommen haben. Zeigten die Testtiere keine statistisch signifikanten Unterschiede in den Aufenthaltszeiten in den Stimulusröhren der Wahlkammer, so trafen sie keine Wahl und zeigten keine Bevorzugung. Daraus kann jedoch nicht zwingend geschlossen werden, dass die Tiere keinen Unterschied wahrgenommen hätten.

Wenn im folgenden vom „Erkennen“ verwandter oder bekannter Artgenossen die Rede ist, ist darunter eine Unterscheidung aufgrund des Verwandtschaftsgrades bzw. aufgrund einer Vorerfahrung mit diesen Tieren gemeint. Mit dieser Wortwahl soll nicht impliziert werden, dass die Wahl, die Bevorzugung oder das Meiden von Artgenossen aufgrund bewusster Entscheidungen der Tiere zustande kamen. Auch muss diesem Unterscheidungsvermögen keine „echte Individualerkennung“ im Sinne von Johnston (1994) zugrunde liegen (siehe Abschnitt 4.2).

4.1 Kontrollversuche

Bei den vier Kontrollversuchen zeigte sich, dass nur die Reduzierung des Stimuluswasser-Durchflusses auf null, einen signifikanten Einfluss auf die

Präferenzen von *T. natans* hatte. Weder die Temperatur, noch die Belüftung des Stimuluswassers oder die Durchflussgeschwindigkeit scheinen einen großen Einfluss auf die Wahlentscheidung der Testtiere in der Wahlkammer zu haben. Trotzdem wurden alle folgenden Experimente bei Raumtemperatur durchgeführt, um Temperaturunterschiede zwischen den beiden Stimulusbecken zu vermeiden, falls die Pheromonabgabe temperaturabhängig sein sollte und um ein Temperaturgefälle zwischen Stimuluswasser und dem Wasser in der Wahlkammer zu verhindern. *T. natans* atmet überwiegend über die Lungen, insbesondere bei hoher Aktivität (Gardner et al., 2000; Smits & Flanagin, 1994). Insofern sind die Tiere kaum vom Sauerstoffgehalt des Wassers abhängig. Und tatsächlich scheint die fehlende Belüftung des Stimuluswassers keinen störenden Einfluss auf die Versuchsergebnisse ausgeübt zu haben. Auch eine Verringerung im Durchfluss des Stimuluswassers in die Wahlkammerröhren scheinen die Tiere zu tolerieren. Allerdings zeigt der 4. Kontrollversuch, dass die Tiere durchaus die fehlende Wasserströmung wahrnahmen und der durchströmten Röhre den Vorzug gaben gegenüber der nicht durchströmten Röhre.

4.2 Erkennen von Individuen und sozialen Klassen

Die vier Experimente I bis IV zum Erkennen von Individuen und sozialen Klassen bei adulten *T. natans*-Weibchen zeigen, dass die Weibchen olfaktorisch zwischen ihnen bekannten und fremden Artgenossen unterscheiden können. Die Weibchen unterschieden in den Wahlversuchen sowohl zwischen dem Geruch im Wasser, der von ihnen selbst stammte und dem eines anderen, ihnen bekannten Weibchens, als auch zwischen ihrem eigenen Geruch und dem Geruch eines fremden Weibchens. Auch zwischen bekannten und unbekanntem Weibchen und bekannten und fremden Männchen zeigten die Weibchen eine signifikante Wahl und bevorzugten das fremde, ihnen unbekannte Tier. Da die Weibchen in allen vier Versuchen jeweils dem „anderen“ bzw. dem „fremden“ Tier den Vorzug gaben, lässt sich nur schwer einordnen, inwieweit die Weibchen ihren eigenen Geruch oder den bekannter Individuen tatsächlich „wiedererkennen“. Dass die Tiere jedoch zwischen ihrem eigenen Geruch und dem eines Weibchens, mit dem

sie seit mindestens einem Jahr zusammenlebten, deutlich differenzierten (Exp. I), zeigt, dass die Weibchen nicht nur zwischen den beiden Kategorien: „bekannt“ und „unbekannt“ unterschieden, sondern auch zwischen „selbst“ und „bekannt“.

Ob die Weibchen prinzipiell „andere“ Weibchen bevorzugen oder ihren eigenen Geruch ablehnen und darum meiden, lässt sich aufgrund der simultan präsentierten Duftstimuli nicht trennen. Es wäre durchaus möglich, dass die Testtiere, die in diesen Versuchen (Exp. I und II) auch Stimulustiere waren, durch den vorherigen isolierten Aufenthalt in einem der Stimulusbecken, in ihrer Wahlentscheidung beeinflusst wurden. Die Weibchen bevorzugten jeweils fremde Weibchen und Männchen vor bekannten Artgenossen (Exp. III und IV), auch reproduktive Weibchen wählten fremde Männchen (Exp. XII), trächtige Weibchen präferierten dagegen bekannte Männchen (Exp. XV). Da die Versuche IV und XV außerhalb der Paarungszeit durchgeführt wurden, können Paarungspräferenzen in diesen Fällen mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Im Gegensatz zu den Weibchen, zeigten die Männchen keine statistisch signifikante Wahl zwischen ihrem eigenen Geruch und dem eines anderen, bekannten Männchens. Lediglich eine Tendenz zur Bevorzugung des fremden Männchens gegenüber dem eigenen Geruch ergab Experiment VI. Auch zwischen bekannten und unbekanntem Männchen und bekannten und fremden Weibchen zeigten die Männchen von *T. natans* keine statistisch signifikanten Präferenzen. Somit kann nicht abschließend geklärt werden, ob *T. natans* –Männchen ihren eigenen Geruch erkennen bzw. andere Individuen an ihrem Geruch im Wasser individuell unterscheiden können. Es wäre sowohl möglich, dass die Männchen in diesen Versuchen nicht motiviert waren, eine Wahl zu treffen, als auch, dass die Konzentration von Duftstoffen im Wasser für die Männchen zu gering waren, um wahrgenommen zu werden, während sie für die Weibchen ausreichten. Oder aber die Männchen sind tatsächlich nicht zu einer olfaktorischen Unterscheidung von Artgenossen befähigt, was allerdings weniger wahrscheinlich ist, da sie unter ähnlichen Versuchsbedingungen zwischen Männchen und Weibchen sowie

zwischen Artgenossen und Kontrollwasser unterscheiden können (Warbeck, 1996; Warbeck et al., 1996).

Auch die Ergebnisse der Gruppenversuche (Exp. IX und X) ergaben einen Unterschied zwischen den Geschlechtern. Während die Weibchen statistisch signifikant die fremde Gruppe gegenüber ihrer eigenen bevorzugten, zeigten die Männchen auch hier keine Wahl. Da bei diesen Versuchen verdünnte Wasserproben aus den normalen Haltungsbecken verwendet wurden, die eine weit höhere Duftstoffkonzentration aufweisen müssten als in den anderen Versuchen, scheint es unwahrscheinlich, dass auch in diesen Versuchen eine zu geringe Konzentration für die „Nichtwahl“ der Männchen verantwortlich war. Eher muss davon ausgegangen werden, dass die Männchen in der Versuchssituation nicht motiviert waren, eine der beiden Quellen der simultan präsentierten Duftstimuli bevorzugt aufzusuchen.

Es gibt keine Angaben darüber, ob *T. natans* im Freiland solitär oder in Gruppen lebt. Würden die Tiere in einer festen sozialen Gemeinschaft zusammenleben, würde man eine Präferenz für bekannte Tiere oder die eigene Gruppe erwarten, das Gegenteil wurde jedoch beobachtet. Ein Zusammenleben in einer festen sozialen Gemeinschaft scheint nach den Ergebnissen dieser Versuche eher unwahrscheinlich. Da sich die Tiere aber in gemeinsam ruhende Gruppen zusammenfinden und in Wahlkammerversuchen Artgenossen immer vor Kontrollwasser (ohne Duftstimuli von Artgenossen) bevorzugen (Warbeck, 1996; Warbeck et al., 1996), leben die Tiere vermutlich im lockeren Verbänden mit wechselnder Zusammensetzung und suchen in fremder Umgebung gezielt andere Artgenossen auf. In Gefangenschaft gewöhnen sich die Tiere (Weibchen wie Männchen) nach dem Umsetzen in eine neue Gruppe schnell ein, Unruhe oder Aggressionen sind selten zu beobachten.

Als „echte Individualerkennung“ wird bezeichnet, wenn tatsächlich zwischen einzelnen, bekannten Individuen unterschieden wird (Johnston, 1994), nicht aber, wenn lediglich zwischen verschiedenen sozialen Kategorien oder

Individuenklassen, (wie z. B. Männchen - Weibchen, bekannt - unbekannt, verwandt – nicht verwandt, Gruppenmitglied oder nicht Gruppenmitglied etc.) unterschieden wird. Letzteres ist in meinen Untersuchungen der Fall. Ob *T. natans* zu einer echten Individualerkennung in diesem Sinne fähig ist, lässt sich somit nicht beantworten. Deutlich wurde jedoch, dass die Weibchen zumindest zwischen verschiedenen Kategorien unterscheiden können, während die Männchen keine Unterscheidung zeigen.

4.3 Verwandtschafts- und Partnererkennung

T. natans Weibchen reagieren in Wahlversuchen situationsabhängig auf die angebotenen Duftstimuli von Artgenossen. Fortpflanzungsbereite Weibchen zeigten eine signifikante Wahl für nicht verwandte Männchen und bevorzugten fremde Männchen gegenüber bekannten sowie bekannte Männchen gegenüber verwandten Männchen. Trächtige Weibchen dagegen wählten verwandte und bekannte Männchen. Die Männchen zeigten keine signifikante Präferenz zwischen den Duftstoffen verwandter und unverwandter Weibchen. Damit verhielten sich die Tiere wie vorausgesagt.

T. natans-Weibchen unterscheiden zwischen verwandten und nicht verwandten Männchen allein auf olfaktorischer Basis und sind dadurch in der Lage, Inzucht zu vermeiden. Wie auch immer die proximalen Mechanismen der Verwandtschaftserkennung bei *T. natans*-Weibchen aussehen, die ultimate Funktion ist eindeutig gegeben. Die Weibchen sind wählerischer als die Männchen, denn sie tragen die hohen Kosten der 6 bis 9 monatigen Schwangerschaft, während die Männchen keine weiteren Ressourcen zur Paarung einbringen.

Indem sie fremde Männchen gegenüber bekannten Männchen (potentielle Väter eines vorherigen Wurfes) vorziehen, können die Weibchen die genetische Vielfalt ihrer Nachkommen erhöhen, was sich positiv auf ihre Lebenszeitfitness auswirken kann. Es kann jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden, dass die

Weibchen eine generelle Präferenz für fremde Männchen haben, da sie auch in Exp. IV außerhalb der Reproduktionsphase diese Wahl zeigten. Dagegen spricht allerdings das Ergebnis von Exp. XV, in dem trächtige Weibchen die bekannten Männchen deutlich präferierten.

Die Bevorzugung bekannter Männchen vor verwandten Männchen zeigt, dass das Kennen eines Männchens nicht mit einer Verwandtschaft zu diesem Tier gleichgesetzt oder verwechselt wird. Ein bekanntes Männchen ist in diesem Fall zwar wahrscheinlich der Vater früherer Nachkommen des Weibchens, doch sollte ein zweiter Wurf mit diesem Männchen weniger nachteilig sein, als Nachkommen mit einem Verwandten zu zeugen.

Wie vorausgesagt, zeigten trächtige Weibchen andere Präferenzen als paarungsbereite. Sie bevorzugten verwandte Männchen gegenüber unverwandten und gaben bekannten Männchen den Vorrang gegenüber fremden Männchen. Diese Beobachtung stützt die Annahme, dass es sich bei den Ergebnissen der Versuche mit paarungsbereiten Weibchen tatsächlich um „female choice“ Entscheidungen der Weibchen handelte und nicht um generelle Präferenzen.

T. natans-Männchen zeigten nur eine leichte Tendenz zur Bevorzugung der verwandten gegenüber nicht verwandten Weibchen – entweder fehlt ihnen die Fähigkeit zur Verwandtschaftserkennung mittels chemischer Signale, oder aber sie sind unter den Versuchsbedingungen nicht motiviert zu wählen. Ungeachtet der zugrundeliegenden Ursache, entsprechen diese Ergebnisse somit den in der Einleitung erläuterten Erwartungen, dass Männchen weniger wählerisch seien als die Weibchen. Die hohen Aufenthaltszeiten der Männchen in beiden Stimulusbereichen der Wahlkammer könnten dahingehend interpretiert werden, dass die Tiere von den Sexuallockstoffen der attraktiven Weibchen irritiert waren. Männchen unterscheiden unter den gleichen Versuchsbedingungen zwischen den wasserlöslichen Gerüchen von Männchen und Weibchen, paarungsbereiten Weibchen und nicht paarungsbereiten Weibchen (Warbeck, 1996), ihnen fehlt

also nicht generell die Fähigkeit, relevante chemische Signale von Artgenossen zu detektieren und zu erkennen.

Die Chance für Männchen, sich zu verpaaren, ist als gering anzusehen. Da die Weibchen höchstens alle zwei Jahre zur Fortpflanzung kommen, sind attraktive Weibchen selten. Insbesondere junge Männchen, die in der vorliegenden Arbeit überwiegend getestet wurden (2-5 Jahre alt), haben wahrscheinlich wenig Aussicht auf eine erfolgreiche Verpaarung, insofern können sie es sich eventuell nicht leisten, wählerisch zu sein. Männchen und Weibchen von *T. natans* wachsen auch nach der Geschlechtsreife und vermutlich lebenslang. Größe ist also auch ein Indikator für Alter. Nur Männchen, die ausreichend Futter finden, können viel Energie in Körperwachstum investieren. Körpergröße und Alter können Anzeichen für die Qualität eines Tieres sein, signalisieren sie doch körperliche Eignung, gute körperliche Verfassung, Parasitenresistenz und Gesundheit. Insofern ist es nicht verwunderlich, dass erfolgreiche Kopulationen nur bei den größten und ältesten Männchen beobachtet wurden. Hierfür gibt es mindestens zwei Ursachen: zum einen die Konkurrenz der Männchen um die Weibchen. Schwere Kämpfe, die zu starken Bissverletzungen führen können, finden vor allem zwischen alten Männchen statt. Zum anderen gibt es Hinweise für eine Partnerwahl der Weibchen. Sie sind im allgemeinen größer als die Männchen und durchaus in der Lage, unerwünschte Freier abzuweisen. Eine erfolgreiche Kopulation dauert bei *T. natans* bis zu vier Stunden, zum Teil auch länger. Die meisten männlichen Kopulationsversuche werden jedoch von den Weibchen verhindert oder unterbrochen durch Fortschwimmen, Abschütteln des Männchens, Abknicken des Hinterendes nach oben (was eine Kopulation anscheinend unmöglich macht) oder Einwühlen des Hinterendes in das Substrat (Warbeck, unveröffentlichte Daten). Eine Information über die Größe oder Qualität der werbenden Männchen scheinen die Weibchen also zumindest im direkten Körperkontakt zu erhalten, aber auch ein Signalisieren der Körpergröße über eine verstärkte Pheromonabgabe oder kräftigere Bewegungen ist vorstellbar.

4.4 Verwandtschaftserkennung bei Jungtieren

Sowohl im Alter von 6-12 Wochen als auch im Alter von 6-12 Monaten zeigten die Jungtiere eine signifikante Bevorzugung des Geruchs ihrer Geschwister gegenüber dem fremder Jungtiere. Da ihnen eine Vorerfahrung mit unverwandten Jungtieren fehlte, lässt sich nicht beurteilen, ob diese Unterscheidung auf dem Erkennen der genetischen Verwandtschaft oder aber aufgrund der Bekanntschaft mit Verwandten beruht.

Entgegen der Vorhersage und wie in den vorhergehenden Untersuchungen (Warbeck et al., 1996) bereits festgestellt, erkennen *T. natans*-Jungtiere im Alter weniger Wochen ihre Mutter anscheinend nicht individuell anhand wasserlöslicher Duftstoffe, die eine Fernwirkung besitzen. Sie unterscheiden zwar zwischen dem Geruch ihrer Mutter und dem Geruch bekannter oder fremder Weibchen, welche selber keine Jungen haben. Sie unterscheiden jedoch nicht zwischen ihrer eigenen Mutter und einer fremden Mutter. Es gibt also vermutlich eine Substanz, einen „mütterlichen Geruch“, die den Jungtieren ein „mütterliches Weibchen“ signalisiert und sie anlockt. Ob die Jungen in der Lage sind, ihre Mutter im direkten Kontakt von anderen Müttern zu unterscheiden, wurde nicht untersucht. Es ist aber auch nicht völlig auszuschließen, dass ihnen die Erfahrung mit anderen Müttern fehlte, um in Wahlkammerversuchen die eigene Mutter zu unterscheiden. Das gilt besonders für den Fall, dass der „mütterliche Geruch“ für die Jungtiere weitaus deutlicher wäre als ihr Individualgeruch.

Jungtiere im Alter von 6-12 Monaten dagegen bevorzugen den Geruch ihrer Mutter signifikant gegenüber dem anderer Weibchen, auch gegenüber dem anderer Mütter oder anderer Weibchen, mit denen sie zusammen aufwachsen. Sie zeigen jedoch keine Unterscheidung zwischen zwei Weibchen ohne Junge, von denen ihnen eines bekannt und das andere fremd war. Dieses Ergebnis zeigt deutlich, dass sie ihre Mutter erkennen und dass zu ihrer Mutter eine andere Bindung besteht, als zu den anderen Weibchen, mit denen sie zusammen aufwachsen. Es wäre möglich, dass sie den individuellen Geruch der Mutter

inzwischen erlernt haben oder dass er nicht mehr von ihrem „mütterlichen Geruch“ überlagert wird. Inwieweit Jungtiere in diesem Alter noch von der Fähigkeit, ihre Geschwister und ihre Mutter zu erkennen, profitieren, bleibt dahingestellt. Mit Sicherheit ist der Aktionsradius der Junge in diesem Alter größer, eine Fernerkennung der Geschwister und Mutter mag eine Möglichkeit sein, diese und damit auch das gemeinsame Versteck wiederzufinden.

4.5 Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen

Die Weibchen bevorzugten deutlich den Geruch ihrer jüngeren Jungtiere vor dem Geruch fremder Jungtiere. Zu einem späteren Zeitpunkt zeigten die Weibchen jedoch keine Präferenzen mehr für ihre inzwischen 6-12 Monate alten Jungen. Dieses Verhalten stimmt der Ausgangshypothese überein, dass jüngere Tiere vermutlich im höheren Maße vom Zusammensein mit der Mutter profitieren als ältere und daher bevorzugt von ihrer Mutter aufgesucht werden sollten. Da die Weibchen nur mit ihrem eigenen Nachwuchs, jedoch nicht mit anderen, unverwandten Jungtieren zusammen gehalten wurden, ist nicht zu trennen, ob sie ihre Jungen aufgrund der Verwandtschaft oder nur anhand der „Bekanntheit“ erkannten. Ich nehme jedoch an, dass sie ihren Nachwuchs tatsächlich anhand des Verwandtschaftsgrads erkannt haben, denn die Versuche zur Unterscheidung verschiedener Individuen bzw. sozialer Kategorien (Exp. I-IV) zeigten, dass Weibchen generell den Geruch fremder Tiere bevorzugen, bzw. bekannte Tiere meiden. Allerdings dienten bei diesen Versuchen nur subadulte und adulte Tiere als Stimulusgeber.

4.6 Gesamtdiskussion

Welcher Mechanismus ermöglicht es *T. natans*, zwischen verschiedenen Artgenossen zu unterscheiden und Verwandte zu erkennen? Handelt es sich um einen Lernprozess oder um einen genetisch fixierten Mechanismus? Der direkte Nachweis einer Verwandtschaftserkennung auf rein genetischer Basis ist

schwierig (Grafen, 1990). Eine traditionelle Methode, Lernvorgänge auszuschließen, besteht darin, Jungtiere direkt nach der Geburt von Mutter und Geschwistern zu trennen und später ihre Reaktion auf verwandte und unverwandte Individuen zu untersuchen. Versuche mit künstlich zusammengesetzten Geschwistergruppen, könnten eventuell Aufschluss darüber geben, ob *T. natans* Mitglieder einer Ersatzfamilie als Verwandte einstuft und somit eine postnatale soziale Erkennung ihre Fähigkeit zur Verwandtenerkennung modifiziert. Doch Lernprozesse oder Prägung vor oder bei der Geburt können damit und auch mit Kaspar-Hauser-Versuchen nicht völlig ausgeschlossen werden. So können embryonale Ratten und Menschen bereits Gerüche der Amnionflüssigkeit wahrnehmen (Coppola & Millar, 1994; Schaal et al., 1998). *T. natans*-Föten sind im Uterus frei beweglich und ernähren sich von einem Sekret der Uterusschleimhaut (Wake, 1992, 1993; Wake & Dickie, 1998). Sie befinden sich somit in direktem Kontakt mit dem mütterlichen Gewebe und mit ihren Geschwistern. Ein Erlernen dieser Gerüche kann nicht ausgeschlossen werden und ist durchaus wahrscheinlich. Dass die Jungen bereits direkt nach der Geburt sehr deutlich auf Gerüche von Artgenossen reagieren (Warbeck, 1996), ist zumindest ein Zeichen, dass die olfaktorische Orientierung bereit in diesem frühen Alter gut entwickelt ist.

Für viele Säugetiere und Vögel ist das Erlernen der Verwandten in der Jugendphase eine wichtige Komponente bei der späteren Verwandtenerkennung. Selbst für Mäuse und Ratten, bei den eine genetische Basis der olfaktorischen Individual- und Verwandtenerkennung nachgewiesen wurde, spielen Lernprozesse in der Jugendphase eine Rolle. Junge Mäuse, die direkt nach der Geburt in ein fremdes Nest unverwandter Tiere gesetzt werden, zeigen eine Präferenz für den Nestgeruch des Nestes in dem sie aufwachsen, nicht für den Nestgeruch ihrer genetischen Mutter und das selbst, wenn ihre Adoptivmutter einen anderen MHC-Typ aufweist als sie selber (Yamazaki et al., 2000). *T. natans*-Jungtiere beanspruchen jedoch keine Brutpflege im eigentlichen Sinne und sind damit nicht zwingend auf den direkten Kontakt zu ihrer Mutter angewiesen. Tatsächlich lassen sich im Labor Jungtiere ohne ihre Mutter

problemlos aufziehen. Auch werden die Jungen nicht in einem Nest geboren, die Geburten finden statt, während das Weibchen schwimmt und häufig erstrecken sich die Geburten eines Wurfes über einige Tage, in Ausnahmefällen bis zu vier Wochen (Warbeck, unveröffentlichte Daten). Es ist daher davon auszugehen, dass sie ihre Mutter bereits direkt nach der Geburt erkennen müssen, um sie dann aufzusuchen bzw. wiederzufinden. Dazu könnten die „mütterlichen“ Duftstoffe dienen, indem diese die Jungen zu ihrer Mutter leiten.

Für den Fall, dass *T. natans* den individuellen Geruch seiner Verwandten erlernt und selbst dann noch speichert, wenn die Tiere keinen Kontakt mehr zueinander haben, besäßen *T. natans*-Weibchen ein erstaunliches Gedächtnis für die Gerüche ihrer männlichen Verwandten. Immerhin haben sie nach mehr als einem Jahr der Trennung ihre Brüder bzw. Söhne als potentielle Fortpflanzungspartner gemieden. Ob die Tiere tatsächlich zu solchen Gedächtnisleistungen befähigt sind, ist fraglich. Wahrscheinlicher ist wohl eher ein „phenotyp matching“-Mechanismus, in dem das verwandte Männchen aufgrund seines ähnlichen Geruchs als Verwandter wahrgenommen wird. Hierzu könnte sowohl der eigene Geruch als „template“ genommen werden als auch ein in der Jugend erlerntes „Verwandten-template“. In diesem Zusammenhang sei auf einen Reviewartikel von Tang-Martinez (2001) hingewiesen, in dem davon ausgegangen wird, dass das Lernen der eigentliche Mechanismus sei, welcher der Verwandtenerkennung unterliegt. Die beobachteten Unterschiede in der Art, wie Tiere zwischen verwandt und unverwandt unterscheiden, seien nicht auf unterschiedliche Mechanismen per se zurückzuführen. Die Fähigkeit zur Verwandtschaftserkennung resultiere demnach aus den kognitiven Möglichkeiten eines Tieres und wäre von anderen Formen sozialer Wahrnehmung oder Erkennung abzuleiten, wie Individual-, Gruppen- oder Arterkennung.

Worin besteht der adaptive Wert für Jungtiere ihre nächsten Verwandten, Mutter und Wurfgeschwister, zu erkennen und dass im Gegenzug, ein Weibchen seine Jungen erkennt? Der selektive Vorteil der Verwandtenerkennung ist weit weniger offensichtlich bei Arten, die weder auf Brutpflege angewiesen sind, noch

komplexe soziale Verhaltensweisen im Familienverband erlernen müssen. Wie viele Fische, Amphibien und Reptilien, können auch *T. natans*-Jungtiere ohne ihre Eltern oder Geschwister aufwachsen, ohne einen sichtbaren Nachteil zu erfahren. Es mehren sich jedoch die Hinweise, dass auch „weniger soziale“ Tiere ihre Verwandten erkennen und aus dieser Fähigkeit direkt und indirekt Vorteile ziehen. Leider entziehen sich viele dieser nicht offensichtlichen und sehr subtilen Vorteile häufig dem Beobachter und seiner Messmethoden. Einige experimentelle Studien konnten jedoch für einige wenige Arten einige dieser Vorteile aufdecken. So wurde z.B. für Salmoniden eine verminderte Aggression zwischen verwandten Jungfischen nachgewiesen (Griffiths & Armstrong, 2000; Olsen & Jarvi, 1997). Kannibalistische Amphibienlarven verzehren weniger Geschwister als Nichtgeschwister (Pfennig, 1990, 1999; Pfennig et al., 1999; Pfennig et al., 1993; Pfennig et al., 1994). Auch viele Eidechsen unterscheiden zwischen verschiedenen Individuen (Bull et al., 2000; Cooper et al., 1999) und zwischen verwandten und nicht verwandten Artgenossen (Bull et al., 2001; Léna & de Fraipont, 1998) und verhalten sich entsprechend, obwohl sie keine Brutpflege betreiben und solitär oder in lockeren Aggregationen leben. Die Funktion der Verwandtschaftserkennung liegt in diesen Beispielen deutlich in einem nepotistischen Verhalten oder im Vermeiden von Konkurrenz unter Verwandten, zum Vorteil aller Beteiligten. Nach Hamiltons Theorie zur Evolution des Sozialverhaltens (Hamilton, 1964a, 1964b), erhöhen Organismen damit ihre inklusive Fitness, sofern der Vorteil nepotistischen Verhaltens für das Individuum und seine Verwandten größer ist als die Kosten, die es verursacht.

Auch für *T. natans* bietet sich eine Erklärung aufgrund nepotistischen Verhaltens an, auch wenn direkte Vorteile bisher nicht aufgedeckt wurden. Für die Jungen ist es in den ersten Lebenswochen gewiss vorteilhafter, das sichere Versteck der Mutter zu nutzen, als selber im noch unbekanntem Lebensraum nach einem Versteck zu suchen, was mit hohen Suchkosten und Gefahren verbunden wäre. Die Jungen erhöhen also ihre Überlebenswahrscheinlichkeit und damit auch ihre individuelle Fitness, wenn sie bei ihrer Mutter bleiben. Im Gegenzug dürften die Kosten der Mutter, bei seinen Jungen zu bleiben oder aber seine Jungen bei sich

zu dulden, gering sein. Zum einen werden auch andere, unverwandte Tiere geduldet, was darauf hinweist, dass die Kosten für die Aggregation mit Artgenossen insgesamt niedriger liegen als die resultierenden Vorteile. Zum anderen sind die Jungtiere kaum in der Lage, mit einem Adulttier um Ressourcen zu konkurrieren. Die Weibchen erhöhen also ihre eigene inklusive Fitness, wenn sie ihren Jungen einen „guten Start“ ermöglichen und damit deren individuelle Fitness erhöhen.

Während der Fortpflanzungsphase kommt der Fähigkeit zur Verwandtenerkennung dann eine andere Funktion zu. Die Weibchen können, mit Hilfe der geruchlichen Unterscheidung zwischen männlichen Artgenossen, eng verwandten potentiellen Fortpflanzungspartnern ausweichen und somit Inzucht und Fitnessverlust vermeiden. Außerdem bevorzugen die Weibchen Männchen, die mit Sicherheit nicht Vater eines vorherigen Wurfes dieses Weibchens waren, sie erhöhen damit die genetische Vielfalt innerhalb ihres gesamten Nachwuchses. Dieses Verhalten dürfte sich somit positiv auf die Lebenszeitfitness der Weibchen auswirken. Bisher ist es unbekannt, wie alt diese Tiere unter natürlichen Bedingungen werden, im Labor erreichten wenige Tiere ein Alter von 10 Jahren und mehr. Da *T. natans*-Weibchen erst mit ca. 2-2 1/2 geschlechtsreif werden und nur alle 2-3 Jahre Junge bekommen, ist der Reproduktionserfolg insgesamt als recht niedrig, die Kosten für die mehrmonatige Trächtigkeit aber als hoch anzusehen. Insofern wäre eine Verpaarung mit einem ungeeigneten Partner mit einem hohen Fitnessverlust für die Weibchen verbunden, was ihr wählerisches Verhalten erklärt.

Insgesamt lässt sich sagen, dass die Fähigkeit, Verwandte anhand ihrer chemischen Signale zu erkennen, es *T. natans* ermöglicht, zum einen sich mit Verwandten zusammenzuschließen und von nepotistischen Vorzügen zu profitieren und zum anderen (den Weibchen) eine Verpaarung mit verwandten Männchen und damit Inzucht und Fitnessverlust zu vermeiden. Diese Fähigkeit kann somit sowohl die individuelle als auch die inklusive Fitness erhöhen. Damit

kommt der chemischen Kommunikation im Sozial- und Paarungsverhalten dieser Tiere eine entscheidende Rolle zu.

Mit mehr Wissen über die natürliche Lebensweise von *T. natans* ließen sich viele der beobachteten Verhaltensweisen und experimentellen Befunde dieser Arbeit, vor allem in Hinblick auf das Sozial- und Paarungssystem, vermutlich sehr viel genauer erklären. Und so kann ich nur hoffen, dass diesen faszinierenden Amphibien mehr wissenschaftliche Aufmerksamkeit zukommen wird und zukünftige Freilandarbeiten und Verhaltensuntersuchungen unser Wissen und unser Verständnis für die Biologie, das Verhalten und die Ökologie von *T. natans* (und hoffentlich auch anderer Gymnophionen) vorantreiben werden.

5. Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde in einer Reihe von Verhaltensexperimenten die Rolle der chemischen Kommunikation im Sozialverhalten der südamerikanischen Blindwühle *Typhlonectes natans* (FISCHER 1879) untersucht.

Blindwühlen (Gymnophiona) bilden neben den Urodelen und Anuren eine eigenständige Ordnung innerhalb der Amphibien. Sie sind nachtaktiv, leben im Boden oder in schlammigen Gewässern und haben ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Tropen. Blindwühlen besitzen einen für Wirbeltiere einzigartigen chemosensorischen Tentakel am Kopf, ihre Augen und Extremitäten sind reduziert.

Kommunikation über chemische Signale findet man im gesamten Tierreich, vom Einzeller bis zum Menschen und ist vermutlich die primäre Kommunikationsform der meisten Lebewesen. In vielen Fällen sind individuelle Körpergerüche offenbar direkt von den Genen gesteuert. Sie bieten sich daher als verlässliche Übermittler von Individualität und Verwandtschaftsgrad an. Das Erkennen seiner Verwandten ist immer dann von Vorteil, wenn es in sozialen Interaktionen gewinnbringend ist, sich gegenüber Verwandten anders zu verhalten als gegenüber nicht verwandten Individuen. Ein anderer Aspekt ergibt sich bei der Fortpflanzung: das Erkennen der genetischen Verwandtschaft kann bei sexuellen Organismen dazu beitragen, Paarungen zwischen nah verwandten Individuen und damit Inzucht und Fitnessverlust zu vermeiden – und somit einen Einfluss auf die Partnerwahlentscheidung nehmen.

Aus früheren Untersuchungen war bereits bekannt, dass die aquatische Blindwühle *T. natans* vor allem chemische Signale zur Kommunikation einsetzt. So werden von Artgenossen genutzte Verstecke auch in fremder Umgebung olfaktorisch aufgefunden. Des Weiteren geben die Tiere geschlechtsspezifische Substanzen ins Wasser ab und Weibchen signalisieren ihre Paarungsbereitschaft über Duftstoffe. Aufbauend auf diesen bereits bekannten Ergebnissen, stellte sich

nun die Frage, ob *T. natans* individualspezifische Pheromone abgibt und inwieweit die Tiere in der Lage sind, anhand dieser Stoffe Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Tieren zu erkennen. Hierzu wurden Wahlversuche, in denen ausschließlich chemische Signale als Stimuli eingesetzt wurden, in Wahlkammern (modifizierte Y-Labyrinth) durchgeführt.

Die Weibchen unterschieden in den Wahlversuchen sowohl zwischen dem Geruch im Wasser, der von ihnen selbst stammte und dem eines anderen, ihnen bekannten Weibchens, als auch zwischen ihrem eigenen Geruch und dem Geruch eines fremden Weibchens und bevorzugten jeweils das „andere“ Weibchen. Auch zwischen bekannten und unbekanntem Weibchen und Männchen zeigten die Weibchen eine signifikante Wahl und bevorzugten das fremde, ihnen unbekannte Tier. Im Gegensatz zu den Weibchen, zeigten die Männchen keine statistisch signifikante Wahl zwischen verschiedenen Artgenossen.

Female-choice-Tests zur Fortpflanzungsphase mit paarungsbereiten Weibchen ergaben, dass Weibchen unverwandte Männchen gegenüber verwandten Männchen, fremde Männchen gegenüber bekannten Männchen und bekannte Männchen gegenüber verwandten bevorzugten. Bei den trächtigen Weibchen änderten sich diese Präferenzen. Sie bevorzugten verwandte Männchen gegenüber nicht verwandten und bekannte Männchen vor fremden Männchen. Die Männchen zeigten eine leichte Bevorzugung für die nicht verwandten Weibchen, dieser Unterschied war jedoch nicht statistisch signifikant.

Die Jungtiere zeigten im Alter weniger Wochen keine Wahl zwischen den Gerüchen ihrer eigenen Mutter und denen einer fremden Mutter. Sie unterschieden aber zwischen ihrer Mutter und Weibchen, die keinen Nachwuchs hatten. Die Jungtiere waren anscheinend in diesen ersten Lebenswochen nicht in der Lage, ihre Mutter individuell zu erkennen und reagieren nur auf einen „mütterlichen Geruch“. Ältere Jungtiere (6-12 Monate) jedoch unterschieden ihre Mutter gegenüber anderen Müttern. Sie zeigten jedoch keine signifikante Wahl zwischen den Duftstimuli zweier Weibchen ohne eigene Junge, von denen ihnen

eines bekannt war und das andere nicht. Sowohl im Alter von 6-12 Wochen als auch im Alter von 6-12 Monaten zeigten die untersuchten Jungtiere eine deutliche Bevorzugung ihrer Geschwister gegenüber Jungtieren einer fremden, nicht verwandten Geschwistergruppe.

Die Mütter bevorzugten signifikant ihren 6-12 Wochen alten Nachwuchs gegenüber fremden, unverwandten Jungtieren. Eine Wiederholung dieses Versuchs zu einem späteren Zeitpunkt ergab jedoch, dass die Mütter diese Präferenz für ihre eigenen Jungen nicht mehr zeigten, als die Jungen 6-12 Monate alt waren.

Damit wurde erstmals nachgewiesen, dass *T. natans* über die Fähigkeit verfügt, Artgenossen anhand deren wasserlöslichen chemischen Signale zu erkennen und verwandte von nicht verwandten sowie bekannte von fremden Tieren zu unterscheiden. Weibchen zeigten eine sehr viel deutlichere Unterscheidung zwischen zwei gebotenen Duftstimuli als die Männchen. Die Männchen sind dagegen weniger wählerisch als Weibchen. Ihnen fehlt entweder die Fähigkeit, Unterschiede zwischen den Gerüchen von Artgenossen wahrzunehmen oder sie waren nicht motiviert, auf Unterschiede zu reagieren.

Die Fähigkeit, Verwandte anhand ihrer chemischen Signale zu erkennen, ermöglicht es *T. natans*, zum einen (den Jungtieren) sich mit Verwandten zusammenzuschließen und von nepotistischen Vorzügen zu profitieren und zum anderen (den Weibchen) eine Verpaarung mit verwandten Männchen und folglich Inzucht und Fitnessverlust zu vermeiden. Diese Fähigkeit kann somit sowohl die individuelle als auch die inklusive Fitness erhöhen. Damit kommt der chemischen Kommunikation im Sozial- und Paarungsverhalten dieser Blindwühlen eine ganz entscheidende Rolle zu, die weit über eine einfache Artgenossen- und Geschlechtererkennung hinaus geht.

6. Danksagung

An diese Stelle möchte ich all denen ganz herzlich bedanken, die mich und meine Arbeit unterstützt haben.

Meinem Anleiter, Herrn Prof. Dr. Jakob Parzefall, danke ich für die langjährige Betreuung meiner Arbeiten. Für die Begutachtung der Dissertation möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Werner Himstedt bedanken. Herrn Prof. Dr. Horst Wilkens danke ich für anregende, wertvolle Diskussionen und ganz viel Tee.

Bei den Angehörigen meiner (und einiger anderer) Arbeitsgruppen bedanke ich mich herzlich für kritische Diskussionen, hilfreiche Anregungen, technische und EDV-Unterstützung und vieles mehr - und den „Mitinsassen“ meines Arbeitsraumes ganz besonders für ihre Toleranz.

Unterstützung bei Tierhaltung und -pflege erhielt ich von Imma Burton, Marilen Böcker, Tomma Dierks, Heike Passenheim, Dorle Schmidt, Detlef Teege, Karin Teege und Frau von Waldenfels. Den Mitarbeitern der Haustechnik des ZIMs, besonders Herbert Teege und Bernd Möller, sei gedankt für schnelle Notreparaturen und (Not-)Stromversorgung meines „Arbeitsbunkers“.

Mein besonderer Dank gilt meiner Familie und Markus Wetzel für ihre liebevolle Unterstützung.

Finanzielle Unterstützung erhielt ich durch ein Promotionsstipendium der Universität Hamburg (HmbNFG), von der DFG (Pa 148-15/1) und von der Universitäts-Gesellschaft Hamburg.

7. Verzeichnisse

7.1 Tabellen

Tabelle 1: Kontrollversuche	36
Tabelle 2: Versuche zum Erkennen von Individuen und sozialen Klassen.....	37
Tabelle 3: Gruppenversuche.....	38
Tabelle 4: Versuche zu Verwandtschafts- und Partnererkennung bei adulten Wühlen	39
Tabelle 5: Versuche zum Erkennen der Mutter bei Jungtieren.....	40
Tabelle 6: Versuche zur Geschwistererkennung bei Jungtieren.....	41
Tabelle 7: Versuche zum Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen.....	41

7.2 Abbildungen

Abbildung 1: Kopf	9
Abbildung 2: <i>T. natans</i>	12
Abbildung 3: Verwandtschaftsverhältnisse der rezenten Amphibien.....	18
Abbildung 4: Phylogenie der Blindwühlen	19
Abbildung 5: Typhlonectidae	19
Abbildung 6: Weibchen mit seinen Jungen.....	23
Abbildung 7: Kloakenscheiben	28
Abbildung 8: Kloake von <i>T. natans</i>	29
Abbildung 9: Wahlkammer	31
Abbildung 10: grafische Darstellung als Boxplot.....	42
Abbildung 11: Kontrollversuche (K1-K4).....	43
Abbildung 12: Erkennen von Individuen bzw. sozialen Klassen bei Weibchen (Exp. I-IV).....	45
Abbildung 13: Erkennen von Individuen bzw. sozialen Klassen bei Männchen (Exp. V-VIII)....	46

Abbildung 14: Gruppenversuche (Exp. IX und X). 47

Abbildung 15: Verwandtschafts- und Partnererkennung reproduktiver Weibchen (Exp. XI-XIII).
..... 48

Abbildung 16: Erkennen verwandter bzw. bekannter Männchen bei trächtigen Weibchen (Exp. XIV-XV). 49

Abbildung 17: Verwandtschafts- und Partnererkennung bei Männchen (Exp. XVI). 50

Abbildung 18: Erkennen der Mutter bei 4-8 Wochen alten Jungtieren (Exp. XVII-XIX). 51

Abbildung 19: Erkennen der Mutter bei 6-12 Monate alten Jungtieren (Exp. XX - XXIII). 53

Abbildung 20: Geschwistererkennung bei Jungtieren (Exp. XXIV und XXV). 54

Abbildung 21: Erkennen der eigenen Jungen bei Weibchen (Exp. XXVI und XXVII). 55

7.3 Abkürzungen

bek.	bekannt
Exp.	Experiment, Versuchsserie
K	Kontrollversuch
M.	Männchen
MHC	major histocompatibility complex (Haupthistokompatibilitätskomplex)
min	Minute
ml	Milliliter
n	Stichprobengröße
n.s.	nicht signifikant
OGC	odor-genes covariance
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
s	Sekunde
T	Prüfgröße des Wilcoxon-Rangzeichentest
verw.	verwandt
VNO	Vomeronasalorgan
W.	Weibchen

8. Literatur

- Adams, D. & Carwardine, M. (1992): Die Letzten ihrer Art. Eine Reise zu den aussterbenden Tieren unserer Erde. Rogner & Bernhard, Hamburg.
- Agosta, W. C. (1994): Dialog der Düfte: chemische Kommunikation. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- Agrawal, A. F. (2001): Kin recognition and the evolution of altruism. Proc. R. Soc. Lond., B 268, 1099-1104.
- Bateson, P. (1983): Optimal outbreeding. In: Mate choice. (Herausg.: Bateson, P.) Cambridge University Press, Cambridge, S. 257-277.
- Beauchamp, G. K., Yamazaki, K. & Boyse, E. A. (1988): Geruchliche Ausprägung von genetischen Unterschieden. In: Biologie des Sozialverhaltens. Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg.
- Billo, R. (1986): Tentacle apparatus of caecilians. Mém. Soc. Zool. Fr. 43, 71-75.
- Billo, R. & Wake, M. H. (1987): Tentacle development in *Dermophis mexicanus* (Amphibia, Gymnophiona) with an hypothesis of tentacle origin. J. Morphol. 192, 101-111.
- Blaustein, A. R., Bekoff, M., Byers, J. A. & Daniels, T. J. (1991): Kin recognition in vertebrates: what do we really know about adaptive value? Anim. Behav. 41, 1079-1083.
- Blaustein, A. R. & O'Hara, R. K. (1986): An investigation of kin recognition in red-legged frog (*Rana aurora*) tadpoles. J. Zool., Lond. (A) 209, 347-353.
- Blaustein, A. R. & Waldman, B. (1992): Kin recognition in anuran amphibians. Anim. Behav. 44, 207-221.
- Blaustein, A. R., Yoshikawa, T., Asoh, K. & Walls, S. C. (1993): Ontogenetic shifts in tadpole kin recognition: Loss of signal and perception. Anim.

Behav. 46, 525-538.

- Breiter, I. (1993): Zum Sozialverhalten der Schwammwühle *Typhlonectes natans* (Amphibia, Gymnophiona). Staatsexamensarbeit, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Brown, R. E., Schellinck, H. M. & West, A. M. (1996): The influence of dietary and genetic cues on the ability of rats to discriminate between the urinary odors of MHC-congenic mice. *Physiol. Behav.* 60, 365-372.
- Brown, R. E., Singh, P. B. & Roser, B. (1987): The major histocompatibility complex and the chemosensory recognition of individuality in rats. *Physiol Behav* 40, 65-73.
- Bull, C. M., Griffin, C. L., Bonnett, M., Gardner, M. G. & Cooper, S. J. B. (2001): Discrimination between related and unrelated individuals in the Australian lizard *Egernia striolata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50, 173-179.
- Bull, C. M., Griffin, C. L., Lanham, E. J. & Johnston, G. R. (2000): Recognition of pheromones from group members in a gregarious lizard, *Egernia stokesii*. *J. Herpetol.* 34, 92-99.
- Carroll, R. L. & Currie, P. J. (1975): Microsaurs as possible apodan ancestors. *Zool. J. Linn. Soc.* 57, 229-247.
- Cooper, W. E., Van Wyk, J. H. & Mouton, P. L. N. (1999): Discrimination between self-produced pheromones and those produced by individuals of the same sex in the lizard *Cordylus cordylus*. *J. Chem. Ecol.* 25, 197-208.
- Coppola, D. M. & Millar, L. C. (1994): Stimulus access to the accessory olfactory system in the prenatal and perinatal rat. *Neuroscience* 60, 463-468.
- Darwin, C. (1859): The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London (Reprint 1985, Penguin Classics, Penguin Books Ltd, London).

- Darwin, C. (1871): The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London (Reprint 1987, Princeton University Press, Princeton).
- Dawley, E. M. (1984): Identification of sex through odors by male red-spotted newts, *Notophthalmus viridescens*. *Herpetologica* 40, 101-105.
- Dawley, E. M. (1992): Sexual dimorphism in a chemosensory system - the role of the vomeronasal organ in salamander reproductive behavior. *Copeia*, 113-120.
- Dawley, E. M. & Bass, A. H. (1989): Chemical access to the vomeronasal organs of a Plethodontid salamander. *J. Morphol.* 200, 163-174.
- Ducey, P. K. & Ritsema, P. (1988): Intraspecific aggression and responses to marked substrates in *Ambystoma maculatum* (Caudata: Ambystomatidae). *Copeia* 1988, 1008-1013.
- Duellman, W. E. & Trueb, L. (1986): Biology of amphibians. McGraw-Hill, New York.
- Duvall, D. & Müller-Schwarze, D. (1986): Chemical Signals in Vertebrates 4. Plenum Press, New York.
- Eggert, F., Hoeller, C., Luszyk, D., Mueller-Ruchholtz, W. & Ferstl, R. (1996): MHC-associated and MHC-independent urinary chemosignals in mice. *Physiol. Behav.* 59, 57-62.
- Endler, J. (1993): Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 340, 215-225.
- Feldhoff, R. C., Rollmann, S. M. & Houck, L. D. (1999): Chemical analysis of courtship pheromones in a plethodontid salamander. In: *Advances in chemical signals in vertebrates*. Vol. 8. (Herausg.: Johnston, R. E., Müller-Schwarze, D. & Sorensen, P. W.) Plenum Press, New York, 117-125.
- Feller, A. E. & Hedges, S. B. (1998): Molecular evidence for the early history of living amphibians. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9, 509-516.

- Ferkin, M. H., Sorokin, E. S., Johnston, R. E. & Lee, C. J. (1997): Attractiveness of scents varies with protein content of the diet in meadow voles. *Anim. Behav.* 53, 133-141.
- Fischer, J. G. (1879) in: Peters, W. C. H.: Über die Eintheilung der Caecilien und insbesondere über die Gattungen *Rhinatrema* und *Gymnopsis*. Monatsb. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1879 (Nov.), 941.
- Forsyth, A. (1987): Die Sexualität in der Natur. Kindler Verlag, München.
- Gardner, M. N., Smits, A. W. & Smatresk, N. J. (2000): The ventilatory responses of the caecilian *Typhlonectes natans* to hypoxia and hypercapnia. *Physiological and Biochemical Zoology* 73, 23-29.
- Grafen, A. (1990): Do animals really recognize kin? *Anim. Behav.* 39, 42-54.
- GraphPad (1993): InStat 2.01. GraphPad Software für Macintosh Computer.
- Griffiths, S. W. & Armstrong, J. D. (2000): Differential responses of kin and nonkin salmon to patterns of water flow: does recirculation influence aggression? *Anim. Behav.* 59, 1019-1023.
- Hall, J. A., Larsen, J. H., Jr., Miller, D. E. & Fitzner, R. E. (1995): Discrimination of kin- and diet-based cues by larval spadefoot toads, *Scaphiopus intermontanus* (Anura: Pelobatidae), under laboratory conditions. *J. Herpetol.* 29, 233-243.
- Halliday, T. R. (1975): An observatorial and experimental study of sexual behaviour in the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia: Salamandridae). *Anim. Behav.* 23, 291-322.
- Hamilton, W. D. (1964a): The genetical evolution of social behaviour. I. *J. theor. Biol.* 7, 1-16.
- Hamilton, W. D. (1964b): The genetical evolution of social behaviour. II. *J. theor. Biol.* 7, 17-52.
- Hauber, M. E. & Sherman, P. W. (2000): The armpit effect in hamster kin recognition. *Trends Ecol. Evol.* 15, 349-350.
- Hedges, S. B., Nussbaum, R. A. & Maxson, L. R. (1993): Caecilian phylogeny

- and biogeography inferred from mitochondrial DNA sequences of the 12S rRNA and 16S rRNA genes (Amphibia: Gymnophiona). *Herpetol. Monogr.* 7, 64-76.
- Heth, G., Todrank, J., Busquet, N. & Baudoin, C. (2001): Odour-genes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex. *Biol. J. Linn. Soc.* 73, 213-220.
- Himstedt, W. (1995): Structure and function of the eyes in the caecilian *Ichthyophis kohtaoensis* (Amphibia, Gymnophiona). *Zoology* 99, 81-94.
- Himstedt, W. (1996): Die Blindwühlen. Die neue Brehm-Bücherei, Bd. 630, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Himstedt, W. & Simon, D. (1995): Sensory basis of foraging behavior in caecilians (Amphibia, Gymnophiona). *Herpetol. J.* 5, 266-270.
- Holmes, W. G. & Sherman, P. W. (1982): The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am. Zool.* 22, 491-517.
- Houck, L. D. (1998): Integrative studies of amphibians: From molecules to mating. *Am. Zool.* 38, 108-117.
- Houck, L. D. & Reagan, N. L. (1990): Male courtship pheromones increase female receptivity in a plethodontid salamander. *Anim. Behav.* 39, 729-734.
- Jaeger, R. G., Goy, J. M., Tarver, M. & Marquez, C. E. (1986): Salamander territoriality: pheromonal markers as advertisement by males. *Anim. Behav.* 34, 860- 864.
- Jared, C., Navas, C. A. & Toledo, R. C. (1999): An appreciation of the physiology and morphology of the Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Comp. Biochem. Physiol. A* 123, 313-328.
- Johnston, R. E., Müller-Schwarze, D. & Sorensen, P. W. (1999): Advances in chemical signals in vertebrates, Vol. 8. Plenum Press, New York.
- Johnston, R. E. J., P. (1994): Golden hamsters recognize individuals, not just

- individual scents. *Anim. Behav.* 48, 129-136.
- Karlson, P. & Lüscher, M. (1959): "Pheromones": A new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183, 55-56.
- Kikuyama, S., Toyoda, F., Iwata, T., Umezawa, K., Takahashi, N., Matsukawa, H. & Miura, S. (1998): Sodefrin, a novel peptide pheromone in the newt cloacal gland. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 839, 60-65.
- Kikuyama, S., Toyoda, F., Ohmiya, Y., Matsuda, K., Tanaka, S. & Hayashi, H. (1995a): Sodefrin - a female-attracting peptide pheromone in newt cloacal glands. *Science* 267, 1643-1645.
- Kikuyama, S., Toyoda, F., Ohmiya, Y., Tanaka, S., Matsuda, K. & Hayashi, H. (1995b): A sex-attractant in the cloacal gland of the newt, *Cynops pyrrhogaster*. *Neth. J. Zool.* 45, 160-162.
- Ladle, R. J. (1992): Parasites and sex: Catching the Red Queen. *Trends Ecol. Evol.* 7, 405-408.
- Lamprecht, J. (1992): *Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation*. Parey, Hamburg, Berlin.
- Léna, J. P. & de Fraipont, M. (1998): Kin recognition in the common lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42, 341-347.
- Linsenmair, K. E. (1972): Die Bedeutung familienspezifischer "Abzeichen" für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel. *Z. Tierpsychol.* 31, 131-162.
- Malacarne, G., Bottoni, L., Massa, R. & Vellano, C. (1984): The abdominal gland of the crested newt: A possible source of courtship pheromones. Preliminary ethological and biochemical data. *Mon. Zool. Ital.* 18, 33-39.
- Malacarne, G. & Giacoma, C. (1986): Chemical signals in European newt courtship. *Boll. Zool.* 53, 79-83.
- Malacarne, G. & Vellano, C. (1987): Behavioral evidence of a courtship pheromone in the crested newt, *Triturus cristatus carnifex* Laurenti.

- Copeia 1987, 245-247.
- Masters, B. S. & Forester, D. C. (1995): Kin Recognition in a Brooding Salamander. Proc. R. Soc. Lond., B 261, 43-48.
- Mateo, J. M. & Johnston, R. E. (2000): Kin recognition and the 'armpit effect': evidence of self-referent phenotype matching. Proc. R. Soc. Lond., B 267, 695-700.
- Müller, M. (1992): Zur Biologie und zum Verhalten der Blindwühlen (Gymnophiona, Typhlonectidae). Staatsexamensarbeit, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg.
- Nussbaum, R. (1998): Caecilians. In: Encyclopedia of Reptiles and Amphibians. (Herausg.: Cogger, H. G. & Zweifel, R. G.) Smithmark, New York, S. 52-59.
- Nussbaum, R. A. (1983): The evolution of a unique dual jaw-closing mechanism in caecilians (Amphibia, Gymnophiona) and its bearing on caecilian ancestry. J. Zool. 199, 545-554.
- Nussbaum, R. A. & Wilkinson, M. (1989): On the classification and phylogeny of caecilians (Amphibia: Gymnophiona), a critical review. Herpetol. Monogr. 3, 1-42.
- Nussbaum, R. A. & Wilkinson, M. (1995): A new genus of lungless tetrapod - a radically divergent caecilian (Amphibia, Gymnophiona). Proc. R. Soc. Lond., B 261, 331-335.
- O'Reilly, J. C., Nussbaum, R. A. & Boone, D. (1996): Vertebrate with protrusible eyes. Nature 382, 33.
- Olsen, K. H., Grahn, M., Lohm, J. & Langefors, A. (1998): MHC and kin discrimination in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Anim. Behav. 56, 319-327.
- Olsen, K. H. & Jarvi, T. (1997): Effects of kinship on aggression and RNA content in juvenile Arctic charr. J. Fish Biol. 51, 422-435.
- Parker, H. W. (1956): Viviparous caecilians and amphibian phylogeny. Nature

168, 250-252.

- Parzefall, J. (1976): Die Rolle der chemischen Information im Verhalten des Grottenolms *Proteus anguinus* Laur. (Proteidae, Urodela). Z. Tierpsychol. 42, 29-49.
- Parzefall, J., Behrens, J., Döbler, M. & Reifenstein, K. (2000): Chemical communication in the Pyrenean salamander *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae). Mém. Biospéol. 27, 123-129.
- Parzefall, J., Durand, J. P. & Richard, B. (1980): Chemical communication in *Necturus maculosus* and his cave-dwelling relative *Proteus anguinus* (Proteidae, Urodela). Z. Tierpsychol. 53, 133-138.
- Pearl, C. A., Cervantes, M., Chan, M., Ho, U., Shoji, R. & Thomas, E. O. (2000): Evidence for a mate-attracting chemosignal in the dwarf african clawed frog *Hymenochirus*. Horm. Behav. 38, 67-74.
- Pfennig, D. W. (1990): "Kin recognition" among spadefoot toad tadpoles: A side-effect of habitat selection? Evolution 44, 785-798.
- Pfennig, D. W. (1999): Cannibalistic tadpoles that pose the greatest threat to kin are most likely to discriminate kin. Proc. R. Soc. Lond., B 266, 57-61.
- Pfennig, D. W., Collins, J. P. & Ziemba, R. E. (1999): A test of alternative hypotheses for kin recognition in cannibalistic tiger salamanders. Behav. Ecol. 10, 436-443.
- Pfennig, D. W., Reeve, H. K. & Sherman, P. W. (1993): Kin recognition and cannibalism in spadefoot toad tadpoles. Anim. Behav. 46, 87-94.
- Pfennig, D. W., Sherman, P. W. & Collins, J. P. (1994): Kin recognition and cannibalism in polyphenic salamanders. Behav. Ecol. 5, 225-232.
- Reifenstein, K. (1995): Chemische Kommunikation beim Pyrenäenmolch *Euproctus asper*. Staatsexamensarbeit, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Reusch, T. B. H., Haeberli, M. A., Aeschlimann, P. B. & Milinski, M. (2001):

- Female sticklebacks count alleles in a strategy of sexual selection explaining MHC polymorphism. *Nature* 414, 300-302.
- Ridley, M. (1993): *The red Queen: sex and the evolution of human nature*. Penguin Books, New York. 405 S.
- Rollmann, S. M., Houck, L. D. & Feldhoff, R. C. (1999): Proteinaceous pheromone affecting female receptivity in a terrestrial salamander. *Science* 285, 1907-1909.
- Saintgirons, P. H. & Zylberberg, L. (1992): Comparative Histology of the Exocrine Cephalic Glands and Nasal Cavities of Lissamphibia. 2. the Epithelia of the Nasal Cavities. *Ann. Sci. Nat.-Zool. Biol. Anim.* 13, 121-145.
- SAS (1999): StatView 5.0.1. SAS-Software für Window and Macintosh.
- Schaal, B., Marlier, L. & Soussignan, R. (1998): Olfactory function in the human fetus: Evidence from selective neonatal responsiveness to the odor of amniotic fluid. *Behav. Neurosci.* 112, 1438-1449.
- Schellinck, H., Rooney, E. & Brown, R. E. (1995): Odors of individuality of germfree mice are not discriminated by rats in a habituation-dishabituation procedure. *Physiol. Behav.* 57, 1005-1008.
- Schmidt, A. & Wake, M. H. (1990): Olfactory and vomeronasal systems of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *J. Morphol.* 205, 255-268.
- Sherman, P. W., Reeve, H. K. & Pfennig, D. W. (1997): Recognition systems. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 4. edn. (Herausg.: Krebs, J. R. & Davies, N. B.) Blackwell Scientific, Oxford, S. 68-77.
- Siegel, S. (1956): *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Singh, P. B., Brown, R. E. & Roser, B. (1987): MHC antigens in urine as olfactory cues. *Nature* 327, 161-164.
- Smits, A. W. & Flanagin, J. I. (1994): Bimodal respiration in aquatic and terrestrial apodan amphibians. *Am. Zool.* 34, 247-263.

- Tang-Martinez, Z. (2001): The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behav. Processes* 53, 21-40.
- Taylor, E. H. (1968): *The caecilians of the world: A taxonomic review*. University of Kansas Press, Lawrence.
- Trivers, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. (Herausg.: Campbell, B.) Aldine-Atherton, Chicago, 136-179.
- Tukey, J. W. (1977): *Exploratory data analysis*. Addison-Wesley, Menlo Park, California.
- Van Valen, L. (1973): A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1, 1-30.
- Verrell, P. A. (1982): The sexual behaviour of the red-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Amphibia: Urodela: Salamandridae). *Anim. Behav.* 30, 1223-1236.
- Wabnitz, P. A., Bowie, J. H., Tyler, M. J., Wallace, J. C. & Smith, B. P. (1999): Aquatic sex pheromone from a male tree frog. *Nature* 401, 444-445.
- Wabnitz, P. A., Bowie, J. H., Tyler, M. J., Wallace, J. C. & Smith, B. P. (2000): Differences in the skin peptides of the male and female Australian tree frog *Litoria splendida*: The discovery of the aquatic male sex pheromone splendipherin. *Eur. J. Biochem.* 267, 269-275.
- Wakahara, M. (1997): Kin recognition among intact and blinded, mixed-sibling larvae of a cannibalistic salamander *Hynobius retardus*. *Zool. Sci.* 14, 893-899.
- Wake, M. H. (1977): Fetal maintenance and its evolutionary significance in Amphibia: Gymnophiona. *J. Herpetol.* 11, 379-386.
- Wake, M. H. (1985): The comparative morphology and evolution of the eyes of caecilians (Amphibia, Gymnophiona). *Zoomorphology* 105, 277-295.
- Wake, M. H. (1992): Reproduction in caecilians. In: *Reproductive Biology of South American Vertebrates*. (Herausg.: Hamlett, W. C.) Springer

- Verlag, New York, Berlin, 113-120.
- Wake, M. H. (1993): Evolution of oviductal gestation in amphibians. *J. Exp. Zool.* 266, 394-413.
- Wake, M. H. & Dickie, R. (1998): Oviduct structure and function and reproductive modes in amphibians. *J. Exp. Zool.* 282, 477-506.
- Waldman, B. (1986): Preference for unfamiliar siblings over familiar non-siblings in American toad (*Bufo americanus*) tadpoles. *Anim. Behav.* 34, 48-53.
- Waldman, B., Rice, J. E. & Honeycutt, R. L. (1992): Kin recognition and incest avoidance in toads. *Am. Zool.* 32, 18-30.
- Walls, S. C. (1991): Ontogenetic shifts in the recognition of siblings and neighbours by juvenile salamanders. *Anim. Behav.* 42, 423-434.
- Warbeck, A. (1996): Verhaltensstudie bei der aquatischen Blindwühle *Typhlonectes natans* (Typhlonectidae, Gymnophiona) unter besonderer Berücksichtigung der chemischen Kommunikation. Diplomarbeit, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Warbeck, A., Breiter, I. & Parzefall, J. (1996): Evidence for chemical communication in the aquatic caecilian *Typhlonectes natans* (Typhlonectidae, Gymnophiona). *Mém. Biospéol.* 23, 37-41.
- Warbeck, A. & Parzefall, J. (1997): Sex-specific pheromones in the caecilian *Typhlonectes natans* (Amphibia: Gymnophiona). In: *Advances in Ethology*. Vol. 32. (Herausg.: Taborsky, M. & Taborsky, B.) Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, Wien, S. 137A.
- Warbeck, A. & Parzefall, J. (in press): Mate recognition via waterborne chemical cues in the viviparous caecilian *Typhlonectes natans* (Amphibia: Gymnophiona). In: *Chemical Signals in Vertebrates 9*. (Herausg.: Marchlewska-Koj, A., Lepri, J. J. & Müller-Schwarze, D.) Plenum/Kluwer Publishers, New York.
- Wedekind, C. (1994): Mate choice and maternal selection for specific parasite

- resistances before, during and after fertilisation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 346, 303-311.
- Wedekind, C. & Furi, S. (1997): Body odour preferences in men and women: Do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 1471-1479.
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F. & Paepke, A. J. (1995): MHC-dependent mate preferences in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260, 245-249.
- Wickler, W. & Seibt, U. (1991): *Das Prinzip Eigennutz. Zur Evolution sozialen Verhaltens*. Piper Verlag, München.
- Wilkinson, M. (1991): Adult tooth crown morphology in the Typhlonectidae (Amphibia: Gymnophiona). A reinterpretation of variation and its significance. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 29, 304-311.
- Wilkinson, M. (1992): The phylogenetic position of the Rhinatrematidae (Amphibia: Gymnophiona): evidence from lateral line system. *Amphibia-Reptilia* 13, 74-79.
- Wilkinson, M. (1996a): Resolution of the taxonomic status of *Nectocaecilia haydee* (Roze) and a revised key to the Genera of the Typhlonectidae (Amphibia: Gymnophiona). *J. Herpetol.* 30, 413-415.
- Wilkinson, M. (1996b): The taxonomic status of *Typhlonectes venezulense* Fuhrmann (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae). *Herpetol. J.* 6, 30-31.
- Wilkinson, M. & Nussbaum, R. A. (1997): Comparative morphology and evolution of the lungless caecilian *Atretochoana eiselti* (Taylor) (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 62, 39-109.
- Wilkinson, M. & Nussbaum, R. A. (1999): Evolutionary relationships of the lungless caecilian *Atretochoana eiselti* (Amphibia : Gymnophiona : Typhlonectidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 126, 191-223.
- Wilkinson, M., Sebben, A., Schwartz, E. N. F. & Schwartz, C. A. (1998): The

- largest lungless tetrapod: report on a second specimen of *Atretochoana eiselti* (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae) from Brazil. *J. Nat. Hist.* 32, 617-627.
- Williams, G. C. (1966): *Adaptation and natural selection - A critique of some current evolutionary thought.* Princeton University Press, Princeton.
- Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology: The new synthesis.* Belknap / Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wilson, E. O. (1992): *The diversity of life.* Harvard University Press / Penguin Books, London.
- Yamamoto, K., Kawai, Y., Hayashi, T., Ohe, Y., Hayashi, H., Toyoda, F., Kawahara, G., Iwata, T. & Kikuyama, S. (2000): Silefrin, a sodefrin-like pheromone in the abdominal gland of the sword-tailed newt, *Cynops ensicauda*. *FEBS Lett.* 472, 267-270.
- Yamazaki, K., Beauchamp, G. K., Curran, M., Bard, J. & Boyse, E. A. (2000): Parent-progeny recognition as a function of MHC odortype identity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 10500-10502.
- Yamazaki, K., Yamaguchi, M., Baranoski, L., Bard, L., Boyse, E. A. & Thomas, L. (1979): Recognition among mice. Evidence from the use of a Y-maze differentially scented by congenic mice of different major histocompatibility types. *J. Exp. Med.* 150, 755-760.
- Zardoya, R. & Meyer, A. (2000): Mitochondrial evidence on the phylogenetic position of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Genetics* 155, 765-775.
- Zardoya, R. & Meyer, A. (2001): On the origin of and phylogenetic relationships among living amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 7380-7383.

Lebenslauf

Andrea Warbeck

geboren am 25. April 1967 in Hamburg

Schulbildung

1973 – 1977

Grundschule Flughafenstraße in Hamburg

1977 - 1986

Gymnasium Hummelsbüttel in Hamburg, Abschluss Abitur

Studium

1986 - 1996

Studium der Biologie an der Universität Hamburg,
Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Naturschutz, Botanik

01/1996 - 10/1996

experimentelle Diplomarbeit „Verhaltensstudie bei der
aquatischen Blindwühle *Typhlonectes natans*
(Typhlonectidae, Gymnophiona) unter besonderer
Berücksichtigung der chemischen Kommunikation“

10/1996

Hochschulabschluss als Diplom-Biologin

Promotion und wissenschaftliche Tätigkeit

04/1998 – 02/2002

Promotion bei Prof. Dr. J. Parzefall, Universität Hamburg

04/1998 - 03/1999

Graduiertenstipendium der Universität Hamburg
(HmbNFG)

04/1999 - 03/2001

Wissenschaftliche Mitarbeiterin bei Prof. Dr. J. Parzefall