

Zur Psychologie und Biologie des Axolotls.

Von Olga Helma Leffler.

Inhaltsangabe.

	Seite		Seite
Einleitung	1	Die Sinne des Axolotls	18
Über die Lebensweise des Axolotls im Aquarium	4	a) Gesicht	18
a) Zahl und Unterbringung der verwendeten Tiere	4	1. Hell und dunkel	18
b) Ruhestellung und Bewegung	5	2. Farbenunterschiede	19
c) Atmung	5	3. Das Gegenstandssehen	20
d) Gähnen	8	b) Gehör	21
e) Schlafen	8	c) Chemischer Sinn	21
f) Töne	12	d) Oralsinn	23
g) Verträglichkeit	12	e) Tastsinn	24
h) Fressen	13	Fressstimmungsversuche	24
i) Krankheit	14	a) Vergleichende Methode	24
k) Fortpflanzung	15	b) Statistische Methode	35
1. Bewerbungsspiele	15	Gefühlsäusserungen beim Axolotl	41
2. Paarung	16	Schluss	45
3. Eiablage	17	Literaturverzeichnis	47
4. Alter	17		

Gelegentlich der Versuche, welche von Haecker über die Lernfähigkeit des Axolotls (*Amblystoma tigrinum*) angestellt worden sind, hat es sich ergeben, dass die Lebenserscheinungen und insbesondere die Reizreaktionen dieses Tieres doch wesentlich komplizierterer Natur sind, als man auf Grund der Beobachtungen anderer Autoren annehmen könnte, insbesondere auf Grund einiger mehr gelegentlicher tierpsychologischer Beobachtungen Edingers. Es schien daher wünschenswert, vor der Ausführung weiterer tierpsychologischer Versuche eine genaue Kenntnis der Biologie und Physiologie des Axolotls zu gewinnen.

Ehe ich nun auf meine eigenen Untersuchungen eingehe, möchte ich mit kurzen Worten das Wichtigste zusammenstellen, was in der Literatur in biologischer Hinsicht überhaupt über den Axolotl existiert.

Die erste Arbeit über den Axolotl veröffentlichte Shaw in *Naturalists Miscellany* im Jahre 1800. Shaw gab ihm den Namen *Siren pisciformis*. Er sah ihn bereits als Larve eines ihm unbekanntes amerikanischen Molches an. Auch Cuvier stimmte ihm im Jahre 1807 bei, kam aber 1827 in seinem *Règne animal*, gestützt auf die von Forschungsreisenden (z. B. de Saussure) gemachte Angabe, dass sich das Tier in seiner Heimat Mexiko niemals verwandle, zu dem Resultate, dass wir es mit einem fertigen Tier zu tun hätten. Von da ab entstand ein grosser Streit über diese Frage. Ich erwähne nur die Namen: Rusconi (1817, 1837), Latreille (1825), A. F. J. C. Mayer (1835), F. Baird (1849). Bis im Jahre 1867 die Arbeit von Duméril über Axolotl im Pariser Pflanzengarten erschien. Seine Tiere pflanzten sich im Larvenzustande fort, und 4 der jungen Larven wandelten sich zu vollkommenen salamanderähnlichen Tieren um. Nach dieser Feststellung, dass sich der Axolotl dennoch verwandle, beschäftigte man sich mit der Frage: Welche Umstände verhindern oder bewirken diese Verwandlung bei *Amblystoma*? Fr. v. Chauvin gelang es 1876, künstliche Umwandlungen zu erzielen, indem sie durch sehr niedrigen Wasserstand die Tiere zum Atmen über Wasser zwang. Gestützt auf die Angaben von Fr. v. Chauvin stellte Weismann seine Theorie auf, dass die Tiere, welche aus den Seen von Mexiko stammten, einst bereits ausgebildete Molche waren, aber durch ungünstige Lebensbedingungen (Sinken des Seespiegels usw.) unter Rückschlag wieder auf das Larvenstadium zurücksanken. Diese u. a. von Eimer bekämpfte Auffassung erhielt neuerdings eine gewisse Stütze in den Angaben amerikanischer Forscher, welche Axolotl in der Natur und zwar in flachen Seen und Tümpeln in allen Verwandlungsstadien fanden und die Vorstellung begründeten, dass die verschiedenen Axolotlformen, mag es sich um Lokalvarietäten oder teilweise um selbständige Arten handeln, je nach den Lebensbedingungen bald in Siredonform, also neotenisch, bald als fertiger Vollmolch (*Amblystoma*) zur Fortpflanzung kommen. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit hat die Annahme Powers', welcher behauptet, dass die Verwandlung hauptsächlich eine Frage der Ernährung sei. Durch Futtermangel resorbieren die Larven ihre Kiemen und den Hautsaum des Schwanzes und werden so gezwungen, sich dem Landleben anzupassen. Dass tatsächlich gewisse Beziehungen zwischen der Power'schen und Chauvin'schen Hypothese bestehen, geht aus der Angabe Fr. v. Chauvin's hervor, dass die Tiere bei der Wasserentziehung die Annahme von Futter verweigerten. Auch ich habe bei meinen Tieren beobachten können, dass Wasserstandsveränderungen die Fresslust beeinträchtigen oder sogar völlig lähmen. Vorläufig sind diese Untersuchungen noch zu keinem abgeschlossenen Ergebnis gelangt.

Weitere Untersuchungen erstrecken sich auf die Fortpflanzungsvorgänge der Axolotl. Nachdem Gasco nach hundertjährigem Literaturstreit 1880 Klarheit über die Begattung der einheimischen urodelen Amphibien gebracht hatte, war es für ihn nur ein kleiner Schritt, diese Beobachtung auch auf den Axolotl auszudehnen. Wir finden gleich bei ihm die richtige Schilderung der Paarung. Diese Arbeit vom Jahre 1881 blieb jedoch unbeachtet, denn z. B. schon ein Jahr darauf schrieb Carbonnier (Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. V. S. 221), ohne auch nur die Arbeit von Gasco zu erwähnen, dass die Spermatozoen einfach ins Wasser abgesetzt würden und direkt in den Ovidukt gelangten. Auch in den Lehrbüchern, z. B. Claus-Grobben, Leunis, wird diese falsche Ansicht vertreten, bis im Jahre 1890 Zeller auf die Gasco'sche Arbeit zurückkam und endgültig dessen Angaben bestätigte. In dem Bericht über die Begleitumstände finden sich jedoch noch kleine Ungenauigkeiten oder wenigstens Abweichungen von meinen Beobachtungen, auf die ich in vorliegender Arbeit ebenfalls eingehen werde.

Die einzige psychologische Arbeit über den Axolotl, welche bisher erschienen ist, ist die schon erwähnte Arbeit von Haecker aus dem Jahre 1912 „über Lernversuche bei Axolotln“. Mit der Physiologie dieses Tieres beschäftigte sich schon Babák (Babák und Kühnová: Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen; Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909, S. 444. Babák und Roček: „Über die Temperaturkoeffizienten bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff.“ Ebenda S. 477.) Sonstige biologische Berichte finden sich nur beiläufig in den Arbeiten von Hartmann (1876), Carlin (1881), Carbonnier (1882), Blumm (1883), Snelleman (1884), Shuffeldt (1885), Kollmann (1885), Call (1887), Hay (1889), Hitchcock (1889), Osborn (1892), Wolterstorff (1896), Werner (1902, 1912), Gadow (1903), B. G. Smith (1906/1911), auf die ich im folgenden noch zurückgreifen werde. Schliesslich sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass ebenfalls im Zusammenhang mit den von Haecker angestellten Lernversuchen Bindewald eine genaue Beschreibung des Vorderhirns von *Amblystoma* gegeben hat.

Material.

Benutzt habe ich die Tiere, welche Herr Professor Haecker aus Stuttgart mitgebracht hat, und die seit Jahren in grosser Zahl im Zoologischen Institut zu Halle gezogen werden. Diese Zucht ist aus der Vermischung von Tieren sehr verschiedener Herkunft hervorgegangen; man wird aber wohl kaum einen

Irrtum begehen, wenn man die Tiere der im Katalog des British Museum und im New Yorker Museumsführer als *Amblystoma tigrinum* bezeichneten Art zurechnet. Synonyma sind nach dem Katalog des British Museum u. a. noch: *Amblystoma ingens*, *mavortium*, *californiense*, *maculatum*, *Weismanni*; die Siredon-Form wird unter der Bezeichnung *pisciformis*, *Humboldtii*, *Dumérillii*, *mexicanus* u. a. zitiert. Jedoch muss gleich hier bemerkt werden, dass in Bezug auf die Nomenklatur der Gattung *Amblystoma* überhaupt eine grosse Unklarheit besteht. Eine endgültige Artbestimmung ist mir umso weniger möglich gewesen, als mir weder verwandelte Tiere noch Vergleichsmaterial zur Verfügung stand und bei den Tieren die oben erwähnten Kreuzungen eine Rolle gespielt haben mögen. Im übrigen dürfte die genaue Bestimmung der Spezies für meine Untersuchung von geringer Bedeutung sein, denn wenn man auch im Naturzustand gewisse Abweichungen vorfindet, hervorgerufen durch äussere Ursachen, wie Jahreszeit, Temperatur, geographische Lage (s. Cope's Werk über die Batrachier von Nordamerika), so dürften im allgemeinen die physiologischen und psychologischen Reaktionen, mit denen wir es in vorliegender Arbeit zu tun haben, dadurch kaum sehr stark beeinflusst werden.

Ehe ich mit meiner Arbeit beginne, möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Haecker, dafür danken, dass er nicht nur die Anregung zu dieser Arbeit gegeben, sondern sie auch mit seinem Interesse dauernd gefördert hat. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. Mertens, sowie Herrn Dr. Harnisch, die mich bei der Korrektur des Druckes freundlichst unterstützt haben.

Im folgenden möchte ich zunächst im ersten Abschnitt meine während zweier Jahre angestellten Beobachtungen über die Lebensweise der Axolotls im Aquarium vorausschicken, um dann zu meinen eigentlichen Untersuchungen überzugehen und schliesslich die Resultate kritisch zusammenzufassen.

Über die Lebensweise des Axolotls im Aquarium.

a) Zahl und Unterbringung der verwendeten Tiere.

Zur Verfügung standen mir 35 Tiere beiderlei Geschlechts im Alter von 1—2 Jahren, zum Teil schwarz, zum Teil weiss. Es sei übrigens bemerkt, dass Farbe und Geschlecht offenbar keinen Einfluss auf die Reaktionen haben, was auch Haecker in seinen Lernversuchen erwähnt. Ausserdem beobachtete ich noch 50 frischgeschlüpfte Larven und in grösserer Anzahl $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ jährige Tiere.

Untergebracht waren die Tiere ebenso wie die von Haecker benutzten in Glasaquarien von $30 \times 20 \times 20$ cm. Die Höhe des Wasserstandes betrug 18 cm.

Der Boden der Aquarien war mit Sand bedeckt, im Wasser befanden sich flottierende Exemplare von *Elodea canadensis*. Um die verschiedenen Tiere unter gleichen Bedingungen zu halten, versah ich jeden Behälter mit dem seiner Grösse entsprechenden Quantum Pflanzen, das sich leicht durch Längenmessung der einzelnen Sprosse feststellen liess. Die Aquarien standen in der Nähe des offenen Fensters in einem nach Norden gelegenen Zimmer. Das Wasser wurde alle acht Tage erneuert. In jedem Behälter waren zwei Tiere untergebracht.

b) Ruhestellung und Bewegung.

In wachem Zustande liegen die Axolotl für gewöhnlich ruhig auf dem Grunde des Beckens. Nur zwei Tiere (V und VI) hatten die Gewohnheit, im Ruhezustand im Wasser leicht auf den Schwanz gestützt zu schweben; es waren, wie aus der Tabelle (S. 26) zu ersehen ist, die besten Fresser, so dass wir in der grösseren Fettansammlung und dem dadurch bedingten geringeren spezifischen Gewicht leicht eine Erklärung für diese Stellung finden können. Ab und zu wandern die Axolotl ohne erkennbaren Grund hin und her, besonders in der Morgen- und Abenddämmerung. Werden sie durch Klopfen an der Gefässwand oder durch unsanftes Berühren erschreckt, so schiessen sie blitzschnell mittels seitlicher Schwanzbewegungen durch das Wasser und suchen sich mit dem Kopfe vorweg in den Grund einzubohren, wobei die Vorderbeine eigentümliche grabende Bewegungen ausführen. Man kann daraus schliessen, dass die Tiere in der Freiheit den Schlamm als Zufluchtsort suchen. Zum Schwimmen dient in erster Linie der Ruderschwanz, wobei die Gliedmassen nach hinten an den Körper angelegt werden.

c) Atmung.

Babák unterscheidet viererlei Atmungsvorgänge:

1. Kiemen-Atmung,
2. Mundboden-Atmungsbewegung oder nach Hay Pharynx-Atmung,
3. Lungen-Atmung,
4. Haut-Atmung.

Was zunächst die Kiemen-Atmung anbelangt, so wird diese bald nach dem Ausschlüpfen unterstützt durch Bewegungen der Kiemen.

Bei $\frac{1}{2}$ jährigen Tieren von etwa 6 cm Länge beträgt die Durchschnittszahl der Kiemenschläge in der Minute 7, bei 1—2 jährigen von etwa 18 cm Länge 11.)*

*) Auch Hay (1889, 1) hat schon Zählungen für 3 Spezies vorgenommen und fand bei *Amblystoma microst.* 5—8 Kiemenschläge in der Minute, bei *A. punct.* 12—15, bei *A. tigr.* 10—12, was mit meinen Beobachtungen übereinstimmt.

Diese Zahlen gelten nur für den Zustand der Ruhe. Bei Erregung verschiebt sich die Zahl nach oben. Ich fand Schwankungen zwischen 0 (wahrscheinlich in schlafartigem Zustand) und 40, die mich veranlasst haben, das wechselseitige Verhältnis zwischen Kiemenschlagen und Erregung näher zu erforschen, worauf später eingegangen wird. In höherem Alter nimmt die Durchschnittszahl der Kiemenschläge ab. Bei mehrjährigen Tieren kann die Durchschnittszahl bis auf 5 sinken, denn eine andere Atmung tritt mehr und mehr in den Vordergrund, die Mundbodenatmungsbewegung, wie sie Babák nennt. Schon bei Hay (1889, 1) finden wir unter der Bezeichnung Pharynxatmung eine kurze Notiz: Wasser wird durch die Nasenlöcher eingeatmet und in kurzen Intervallen wieder durch den Mund ausgestossen. Powers hat 1902 diese Beobachtung experimentell nachgeprüft: Farbige Flüssigkeit vor die Nase mit einer Pipette vorsichtig gebracht, wurde durch die Nasenlöcher langsam eingeatmet, bis eine Bewegung des Mundbodens erfolgte, wodurch die Flüssigkeit wieder durch die Nasenlöcher ausgestossen wurde, ein sehr geringer Teil entwich auch durch die Kiemenspalten. Diese Atembewegung ist nach meinen Beobachtungen durchaus unabhängig vom Schlagen der Kiemenbäumchen. Sie tritt schon bei ganz jungen Larven auf und nimmt bei höherem Alter zu, ja bei ganz alten Tieren verdrängt sie mehr und mehr die Kiemenatmung.

Als dritte Atmung kommt die Lungenatmung in Betracht, die bei älteren Tieren mit einem mehr oder weniger regelmässigen Luftholen an der Oberfläche des Wassers verbunden ist.

Beim Axolotl ist dieses Luftholen unbedingte Notwendigkeit. Larven, welche ich durch Auffüllung des Aquariums mit Wasser und Beschwerung des Deckels oder durch Fesselung in einem grossen Netz unter Wasser verhinderte, an die Oberfläche zu gelangen, würden unfehlbar nach einigen Stunden durch Ersticken zu Grunde gegangen sein, wie aus ihrer sehr bald eintretenden vollständigen Ermattung geschlossen werden kann.

1—2jährige Tiere steigen regelmässig alle 10—20 Minuten an die Oberfläche, doch kommen auch zeitweise geringere und grössere Intervalle vor. So nehmen sie bei Erregung öfter Luft ein. Bei der Ei-Ablage kann man Intervalle von nur einer Minute beobachten. Längere Pausen als 20 Minuten sind seltener. Doch konnte ich sie verschiedentlich bei sehr ruhigen Tieren feststellen. Die längste Zwischenzeit, welche ich beobachtete, betrug 69 Minuten. Jüngere Tiere gehen häufiger an die Luft, alte Tiere seltener. Jedes Luftholen wird einige Minuten vorher mit einem leichten Kopfheben eingeleitet. Allerdings sieht man auch schon ganz junge Larven und zwar schon am dritten Tage nach dem

Ausschlüpfen an die Oberfläche gehen. Manchmal ist dies bei sämtlichen Tieren einer Kulturschale sehr häufig der Fall, manchmal liegen aber fast alle Larven regungslos auf dem Boden. In einzelnen Fällen glaube ich nun mit Bestimmtheit gesehen zu haben, dass auch schon sehr junge Tiere an der Oberfläche Luftblasen aufnehmen.

So schlüpften in einem flachen Becken 50 Larven aus, welche sich die ersten Tage fast bewegungslos am Grunde aufhielten und nur bei Berührung und Erschütterung sich mittels seitlicher Bewegungen des hinteren Körperabschnittes von der Stelle bewegten. Schon am 3. Tage begannen sie von Zeit zu Zeit gegen die Wasseroberfläche emporzustossen und sofort wieder sich herunterzuschlängeln. Bei letzteren konnte ich durch die dünne Haut im Mund deutlich eine Luftblase durchschimmern sehen, und auf dem Wasser schwamm an den Wänden entlang eine ganze Perlenschnur ausgestossener Luftblasen.

Nach freundlicher Mitteilung des Herrn cand. zool. Keitel lässt sich auf Schnittpräparaten nachweisen, dass die Lungen bei frisch geschlüpften 2 Stunden alten Tieren schon vorhanden sind. Bei *Necturus macul.* (Normal plates of the development of *Necturus mac.* A. C. Eycleshymer and J. M. Wilson in Normaltafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. 1910. 11. Heft) werden die Lungen schon am 30. Tage des Embryonallebens angelegt.

Bei grösseren Larven, z. B. 7 cm langen, ergab eine Untersuchung auch wohlentwickelte Lungen, welche bis zur Ansatzstelle der Hinterbeine reichten und beim Präparieren sich als mit Luft gefüllt erwiesen. Hier dürfte sicher das Luftholen an der Wasseroberfläche die Bedeutung haben, die Lungenluft auszuwechseln. Ob schon die dreitägigen Larven die genommene Luftblase in die Lungen herabdrücken, halte ich nicht für wahrscheinlich. Ich glaube vielmehr, dass sie sie mittelst des Oesophagus resorbieren. Denn dass neben der Lungenatmung gleichzeitig die Schleimhaut der Mundhöhle und des Oesophagus Luft resorbieren kann, hält auch Babák nicht für ausgeschlossen.

Wenn wir die bisher genannten Bewegungen, die mit den verschiedenen Atmungstypen zusammenhängen, zusammenfassen, so können wir feststellen: Das Luftholen nimmt bei zunehmendem Alter der Tiere ab, die Pharynxatmung*) nimmt zu, die Kiemenbewegung nimmt anfangs zu, in höherem Alter jedoch wieder ab. Auf die vierte von Babák angeführte Atmungsart, die Hautatmung, kann ich nicht eingehen. Mir selbst fehlt darüber jede Beobachtung. Da sie selbsttätig erfolgt, so gehört sie auch streng genommen nicht in diese Ausführungen, welche sich mit den äusseren Lebenserscheinungen unseres Tieres befassen.

*) Da diese Bezeichnung die Priorität für sich hat, wollen wir sie beibehalten.

d) Gähnen.

Eine Erscheinung, die wahrscheinlich auch mit der Sauerstoffversorgung in Beziehung steht, konnte ich häufig beim Axolotl beobachten. Die Tiere öffneten soweit als möglich ihr Maul, ein Vorgang, den Zeller schon bei den einheimischen Tritonen kurz erwähnt. Er schreibt bei der Schilderung der Begattungsspiele: „während das Weibchen wie gelangweilt gähnt“. Und in der Tat können wir dies Öffnen des Maules so bezeichnen. Lange Zeit war ich mir über die Ursache dieses Gähnens nicht klar. In den natürlichen später zu beschreibenden Zuständen, welche ich als Schlafzustände ansehe, konnte ich es nicht beobachten. Ebenso wenig bei der künstlichen Einschläferung durch Veronal. Zu diesen zu anderen Zwecken unternommenen Versuchen verwandte ich 0,02 g für das erwachsene Tier. Die anfängliche Dosis von 0,01 g erwies sich als zu schwach: Das Tier zeigte keinerlei Ermüdung oder Betäubung. Ich reichte das Veronal den Tieren in folgender Gestalt: Eins der üblichen Fleischstücke wurde mit einem Skalpell aufgeschlitzt. In den Spalt brachte ich das Veronal, drückte die Ränder leicht aneinander und verklebte die Öffnung mit heisser Gelatinelösung, die so konzentriert angesetzt war, dass sie sofort beim Erkalten erhärtete. Nach Verabreichung dieser Dosis traten charakteristische Ermüdungserscheinungen ein, aber kein Gähnen. Am häufigsten trat das Gähnen auf, wenn ich die Tiere in abgekochtem Wasser hielt, ohne Zusatz von Pflanzen, woraus hervorgeht, dass wir diese Mundbewegung als eine Folge von unzureichender Sauerstoffzufuhr anzusehen haben. *) Da auch das Gähnen des Menschen wohl auf unzureichende Sauerstoffaufnahme zurückgeführt wird und auch die Art der Mundbewegung eine sehr ähnliche ist, so können wir auch diese Erscheinung beim Axolotl mit Gähnen bezeichnen.

e) Schlafen.

Die Beobachtung des Gähnens brachte mich darauf, zu untersuchen, ob man auch bei unseren Tieren von Schlafzuständen reden kann. Dass typische Schlafstellungen insbesondere bei Fischen vorkommen, ist eine schon vielfach festgestellte Tatsache. So berichtet Boulenger (zitiert nach Werner 1911, 6), dass bei Labriden eine wirkliche Schlafstellung vorhanden, dass sie sich auf die Seite legen und unbeweglich verharren. Boulenger sah auch Panzerwelse des Nils schlafen. Das gleiche beobachtete Werner an diesen Arten (1911, 6).

*) Babák hat beim Axolotl, welchen er zu anderen Zwecken in ausgekochtem Wasser hielt, auffallenderweise kein Gähnen beobachtet, wohl aber beim Frosch, wenn diesem die Nasenlöcher verklebt wurden.

Über den nordamerikanischen Zwergwels *Amiurus nebulosus*, welchen er im Aquarium hielt, berichtet er folgendes: „Es fiel mir anfangs öfter auf, dass ein oder das andere Exemplar halbmondförmig gekrümmt, unter vollständiger Sistierung der Atembewegungen entweder frei an der Oberfläche schwebte oder an einer Wasserpflanze hing. Im Anfang war ich regelmässig davon überzeugt, dass der Fisch tot sei, doch belehrte mich eine blitzschnelle Bewegung des Tieres, das sofort in der Cabombavegetation des Aquariums verschwand, dass ich mich geirrt hatte. Von einem krankhaften Zustande kann keine Rede sein. Auch dasjenige Exemplar, das ich am häufigsten in dieser Stellung sah, lebt noch heute bei mir in meinem Aquarium und hat niemals irgend welche Krankheitssymptome gezeigt, sondern ist ebenso munter, fresslustig und unversehrt wie die anderen. Die Schlafstellung dieses Welses ist so verblüffend, dass niemand ein derartig zusammengekrümmtes, völlig bewegungsloses Tier für lebend halten würde. Von der Annahme einer besonderen Schutzstellung können wir hier wohl absehen. In dieser Stellung ist gerade die helle Bauchseite sehr deutlich, während der Fisch, in normaler Weise auf dem Schlammgrund ruhend, nicht gleich gesehen werden kann.“ Dann beobachtete Werner bei *Misgurnus fossilis* und bei *Cobitis taenia* im Freien und im Aquarium, dass diese auf dem Rücken fast regungslos und mit geringer Zahl von Kiemendeckenbewegungen verharrten, aber gegen Berührung sehr empfindlich waren. Nach Romeiss (1911, 4) schlafen Maulbrüter in der Nacht auf dem Boden des Behälters, indem sie auf der Bauchseite liegen und nicht die kleinsten Flossenbewegungen machen.

Ganz ähnlich wie der obengenannte *Amiurus* verhalten sich unsere Axolotl. Ich hatte schon früher vermutet, dass es sich um eine Art Schlafstellung handelte, wenn die Tiere in schräger Stellung im Wasser schwebten. Und da die Tiere diese Stellung namentlich häufig in den Abendstunden zeigten und dabei nur eine geringe Zahl von Kiemenschlägen aufwiesen, begann ich die Tiere des Nachts zu beobachten. Ich fand in der Tat, dass bei vorrückender Zeit immer mehr Tiere die schwebende Stellung einnahmen. Wir unterscheiden verschiedene Stellungen. Das wachende Tier steht für gewöhnlich mit allen vier Beinen auf dem Grunde. Das schlafende kann mit dem Vorderkörper schweben, Hinterbeine und der ganze Schwanz berühren noch den Boden, während die Vorderbeine leicht gespreizt sind, wie dies bei zwei früher erwähnten Exemplaren V und VI (oben S. 5) fast immer bei Tag und Nacht der Fall war. Dann finden wir Tiere, die in schräger Stellung im Wasser schweben, den Körper nur ganz leicht auf den hintersten Teil des Schwanzes gestützt oder in den Wasserpflanzen hängend. Und endlich Tiere, welche ganz

frei schweben. Der Körper ist bei dieser Schwebestellung leicht sichelförmig nach oben mit konvexem Rücken gebogen. In den Abendstunden findet sich häufiger die zuerst erwähnte schwebende Haltung des Vorderkörpers. Bei einbrechender Nacht, besonders von 10 Uhr an, hob sich der ganze Körper (Tabelle I Seite 11). Es ist nicht ausgeschlossen, dass wir es mit verschiedenen Stadien des Schlafes zu tun haben¹⁾. Es ist wohl anzunehmen, dass das Alter und geringe Gewichtsunterschiede der Individuen, vielleicht auch der augenblickliche Ernährungszustand eine Rolle spielen. Auf einen Einfluss des Alters weist die Beobachtung hin, dass ich nie halbwüchsige, etwa einjährige Tiere frei schweben sah, dagegen allerdings jüngere, etwa einhalbjährige²⁾. Wenn ich aus dem grossen Aquarium, in dem sich 50 halbjährige Tiere befanden, die Wasserpflanzen herausnahm, so hielten sich die Axolotl die ganze Zeit am Boden auf, während sie sonst nachts in grossen Haufen in den Pflanzen dicht unter der Oberfläche des Wassers hingen. Auch der Umstand, dass wir bei einem Tier beinahe immer dieselbe Schlafstellung finden und fast nie einen Wechsel beobachten, spricht für die Annahme, dass das Aufstützen des Schwanzes hauptsächlich eine Frage des Gewichtes sei. Beifolgende Tabelle gibt eine Übersicht über die verschiedenen Stellungen der Tiere (Tabelle I S. 11). Wir können daraus ersehen, dass um 9 Uhr nachts ungefähr ein Drittel, um 10 Uhr drei Viertel und von 11 Uhr an neun Zehntel aller Tiere schlafen. Wenn die Fütterung morgens erfolgte, fand ich auch an warmen Sommernachmittagen Tiere in schlafendem Zustand. Über die Tiefe des Schlafes kann man, abgesehen von individuellen Unterschieden, sagen, dass ganz junge, etwa einhalbjährige Axolotl fester schlafen als alte. Der Schlafzustand ist nicht nur durch die charakteristische Stellung der Tiere ausgezeichnet, sondern physiologisch auch dadurch, dass die Tiere bei starken Lichtreizen (z. B. bei Beleuchtung mit elektrischer Glühbirne) sowie bei Klopfen an das Aquarium und bei direkter Berührung weniger oder langsamer reagieren als in wachem Zustande. Vor allem haben wir für die Tiefe des Schlafes in der Zahl der Kiemenschläge einen annähernd sicheren Anhalt. Bei einigen Tieren, welche ich an Sommernachmittagen schlafen sah, sank die Zahl der Kiemenschläge bis auf einen in der Minute herab. Nachts konnte ich bei erwachsenen Tieren nicht zählen, da sie durch Licht beunruhigt wurden; dagegen

1) Ob wir auch einen Unterschied machen müssen, wenn das Tier nur auf den Schwanz gestützt verharrt oder in den Pflanzen hängt, oder wenn es frei schwebt, lasse ich dahingestellt sein.

2) Unter „frei“ schweben verstehe ich ein Schweben ohne Zuhilfenahme der Beine. Eine leichte Stütze durch Pflanzen ist immer nötig.

I. Schlaftabelle.

(Für die Zeit von 1/2 7 Uhr abends bis 2 1/4 Uhr nachts.)

Tier Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Zeitangabe:																					
6 1/2 Uhr =	*	*	*	*	*	*	-	-	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
6 3/4 " =	*	*	△	*	*	*	-	*	*	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-	
7 - " =	*	*	*	*	*	*	-	-	-	-	p	p	△	△	-	-	*	*	*	*	
7 1/4 " =	*	*	△	*	*	*	-	-	-	-	p	p	-	-	-	-	*	*	*	*	
7 1/2 " =	/	/	/	/	-	-	p	p	-	-	p	p	-	-	*	-	-	*	*	*	
7 3/4 " =	△	-	/	/	/	/	p	p	-	-	p	p	△	-	/	-	-	*	△	△	
8 - " =	-	△	/	/	-	-	p	p	-	-	p	p	/	△	/	-	-	*	△	△	
8 1/4 " =	-	/	△	-	/	/	p	p	-	-	p	p	/	△	△	/	-	*	△	△	
8 1/2 " =	△	/	/	/	/	*	p	p	-	-	p	p	/	△	△	/	-	*	△	△	
8 3/4 " =	-	/	-	/	/	-	p	p	-	-	p	p	/	△	△	△	-	*	△	△	
9 - " =	*	-	-	/	/	-	-	-	-	-	p	p	△	/	△	△	/	-	*	△	△
9 1/4 " =	/	-	-	-	/	-	-	-	-	p	p	p	△	/	△	△	/	-	*	△	△
9 1/2 " =	/	-	-	-	△	-	p	△	-	-	p	p	△	/	△	△	/	-	*	△	△
9 3/4 " =	/	-	-	/	/	-	p	△	-	-	p	p	△	/	△	△	/	-	*	△	△
10 - " =	△	-	/	/	-	-	p	△	/	/	p	p	△	△	△	△	△	△	△	△	△
10 1/4 " =	△	-	/	/	/	-	△	△	/	/	p	p	△	△	△	△	△	△	△	△	△
10 1/2 " =	-	-	/	/	-	/	△	△	/	/	-	△	△	△	△	/	△	△	△	△	△
10 3/4 " =	-	-	/	-	△	-	△	△	/	/	-	△	△	△	△	p	p	p	△	△	△
11 - " =	/	-	△	△	/	△	△	△	/	/	-	△	△	△	△	p	p	p	△	△	△
11 1/4 " =	△	-	△	△	△	/	-	△	/	/	-	△	△	△	△	p	p	p	△	△	△
11 1/2 " =	△	△	△	△	△	-	△	△	/	/	-	△	△	△	△	p	p	p	△	△	△
11 3/4 " =	-	-	△	△	△	-	△	△	/	△	-	△	△	△	△	p	p	p	△	△	△
12 - " =	△	/	△	△	△	-	△	△	/	-	-	△	△	△	/	p	p	p	△	△	△
12 1/4 " =	△	△	p	△	△	/	△	△	-	-	-	△	△	△	/	p	p	p	△	△	△
12 1/2 " =	△	△	△	△	△	/	△	△	-	-	-	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△
12 3/4 " =	△	△	△	△	△	/	△	△	-	/	/	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△
1 - " =	△	△	△	△	△	/	△	△	-	/	/	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△
1 1/4 " =	△	△	p	△	△	△	-	-	-	-	△	△	△	/	p	p	p	△	△	△	△
1 1/2 " =	△	△	△	△	△	/	-	/	-	p	p	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△
1 3/4 " =	/	△	△	△	△	-	-	-	-	p	p	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△
2 - " =	/	△	△	△	△	/	△	△	-	-	/	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△
2 1/4 " =	/	△	△	△	△	/	△	△	-	-	/	△	△	△	p	p	p	△	△	△	△

Alter der Tiere: 17—20 = 1/2jährige Tiere,
 1—6 = } 2jährige Tiere,
 11—16 = }
 7—10 = 4jährige Tiere.

Erklärung der Zeichen:

- = mit allen 4 Beinen den Boden berührend,
- * = Unruhe,
- p = in den Pflanzen verkrochen,
- / = Vorderkörper schwebend, Hinterbeine und der ganze Schwanz berühren den Boden,
- △ = in schräger Stellung schwebend, Körper nur leicht auf den hintersten Teil des Schwanzes gestützt,
- ^ = unter der Wasseroberfläche schwebend, leicht auf Wasserpflanzen gestützt, sichelförmig gebogen, mit konvexem Rücken.

konnte ich bei neunmonatlichen Tieren, welche nach obigem fester schlafen, beobachten, dass sie minutenlang ohne einen einzigen Kiemenschlag beharrten. Ob beim Schlaf das Sauerstoffbedürfnis herabgesetzt ist oder ob die Hautatmung besonders in Funktion tritt, will ich unentschieden lassen. Das Luftholen geschieht nicht häufiger als am Tage, fällt aber nie fort. Das ist offenbar auch der Grund, weswegen sich die Tiere zum Schlafen dicht unter die Oberfläche des Wassers begeben: Ein leises Kopfhoben genügt, um an die Oberfläche zu gelangen.

f) Töne.

Wenn ich mich des Nachts neben die grossen Becken stellte, in denen sich 100 neun Monate alte Larven befanden, so konnte ich ein ununterbrochenes Glucksen hören, was von beständigem Luftholen zeugte. Öfter hatte dies einen leisen metallisch klingenden Nebenton. Es ist nicht ausgeschlossen, dass dieser von dem Mitschwingen der Glasscheiben herrührte. *) Bei erwachsenen Tieren hörte ich dafür beim Luftholen einen dumpfen leise bellenden Ton. Einen ähnlichen Ton hört man auch zuweilen bei den am Grunde des Aquariums liegenden Tieren. Einmal vernahm ich ihn, als ein Tier ein Stück Fleisch herauswürgte. Das scheinen also alles unwillkürliche rein mechanische Laute zu sein.

Von willkürlichen Lautäusserungen berichtet Hay bei *Ambl. microst.* Gereizt soll das Tier einen Laut hervorbringen, der mit Zähneknirschen Ähnlichkeit hat. Ich kann in dieser Hinsicht nur soviel sagen, dass man beim Axolotl zuweilen eine Art Schmerzenslaut vernimmt, welcher an das Quaken der Frösche erinnert. Mitunter ist es ein mehr quietschender Ton. Ich hörte ihn fast regelmässig, wenn ich die Tiere aus dem Wasser in die Hand nahm, und sie vergebliche Befreiungsversuche machten, oder wenn ich zur Signatur Kerbe in den Schwanz schnitt. Auch vernahm ich ihn zweimal, als ein Tier durch Verschlucken von Wasserpflanzen in grosse Erregung geriet; einmal waren es Algen, das andere Mal ein Stengelchen von *Elodea*. Bei den halbjährigen Tieren ist dieser Ton sehr hoch; man kann ihn fast als „Zirpen“ bezeichnen. Auch ist er vernehmbar, wenn die jungen Tiere gelegentlich nach einander schnappen.

g) Verträglichkeit.

Im allgemeinen sind die Tiere als verträglich zu bezeichnen. Sie liegen ruhig über und neben einander, ohne sich zu beachten. Wenn die Axolotl, wie

*) Hay hat diesen Ton bei *Ambl. microst.* gehört. Er sagt darüber, dass er 3—4 Fuss weit bemerkbar sei und finde statt, wenn das Tier an die Oberfläche käme und Luft aus den Lungen liesse. Es ist also eine nicht willkürliche Lautäusserung.

gesagt, gelegentlich nach einander schnappen, bringen sie sich manchmal ernstliche Verletzungen an Beinen und Kiemen bei. Einen ausgesprochenen „Kannibalismus“, wie ihn Powers beschreibt, wobei die Tiere trotz genügender Fütterung sich gegenseitig aufzufressen beginnen, habe ich nicht beobachten können. Dieser berichtet von den stärker gebauten „Kannibalen“: „While an ordinary larva instinctively avoids close contact with another and beats the most precipitate retreat at the merest touch of cannibalistic jaws, the possessors of these weapons themselves are apparently wholly divested of this innate fear. Unless decided hungry, they lie sluggishly at the bottom either ignoring the chance contacts of other specimens or savagely nabbing the intruder. The violence and instantaneousness of their occasional movements contrast strongly with their sluggish inactivity between whiles. Even complete satiety does not usually check their savage attacks provided that the proper stimulus is offered; the prey is then seized and held some time or half swallowed to be then as quickly rejected by a sudden jerk much like the one by which it was seized . . .“ Ich kann hierzu nur sagen, dass bei meinen Tieren derartige Beobachtungen nicht zu machen waren.

h) Fressen.

Als Futter diente Pferdeherz, das in gleichmässig schmale Streifen von 2 cm Länge geschnitten wurde. Ich bot es mittels eines langen Stabes den Tieren an, indem ich es leicht im Wasser bewegte. Später hielt ich nur das Fleisch an die Schnauze, um bei meinen Fressstimmungsversuchen eine Fehlerquelle zu vermeiden, die durch ungleiche Wasserbewegung leicht hervorgerufen werden kann. Sind die Tiere hungrig, so schnappen sie sofort zu und schlucken das Fleisch ruckweise hinunter; ist es zu gross oder haben sie es quer gefasst, so schütteln sie es hin und her. Oft fressen die Axolotl nicht gleich, erst nach mehrmaligem Anbieten. (Tabelle II S. 26.)

Die verschiedenen Reaktionen, welche Haecker (1912, 2, S. 33) bei seinen Lernversuchen beobachtet hat, gebe ich hier nochmals wieder. Schon bei der gewöhnlichen Fütterung habe ich die nämlichen Begleiterscheinungen beobachtet.

1. Sofortiges festes Zufassen.
2. Schnappen und Zufassen nach längerem Zögern.
3. Zuerst leichtes Schnappen, dann sofort stärkeres Schnappen und Zufassen.
4. Zweimaliges leichtes Schnappen ohne Zufassen.
5. Einmaliges leichtes Schnappen.

6. Nach längerem Zögern leichtes Schnappen.
7. Mehrmaliges Öffnen des Mundes.
8. Leichtes Heben des Kopfes.
9. Überhaupt keine Reaktion.
10. Leichtes Heben des Kopfes. Dann leichtes Schnappen, schliesslich „Abwendung“, d. h. Ausbiegen nach der Seite mit oder ohne Wegkriechen.
11. Mehrmaliges Heben des Kopfes. Dann Abwendung.
12. Leichte Vorwärtsbewegung mit beschleunigtem Kiemenschlag. Dann Abwendung.
13. Ein- oder mehrmaliges Öffnen des Mundes. Dann Abwendung.
14. Leichtes Anstossen, dann rasche Abwendung.
15. Leichtes Anstossen (Beschnuppern, Beriechen), dann Abwendung.
16. Nach einigen unruhigen Bewegungen Abwendung.
17. Nach einigem Zögern Abwendung.
18. Zurückweichen.
19. „Nachziehen“ (langsames Nachkriechen), nachträgliches Zuschnappen.
20. Nachziehen, mehrmaliges Anstossen mit der Schnauze, nach beinahe 2 Minuten leichtes Schnappen.
21. Langsames Nachziehen, Beriechen, später Rückzug.
22. Nachziehen bis 2 Minuten lang. Schliesslich Abwendung.

Neuerdings habe ich etwa halbjährige Axolotl, nachdem sie ganz klein mit Daphniden gefüttert wurden, daran gewöhnt, das Futter vom Boden aufzunehmen, wenn das Fleisch in das Becken hineingeworfen wird. Sie fahren unaufhörlich auf dem Boden entlang, bis sie etwas Fressbares finden.

Die Fresslust der Axolotl ist sehr verschieden. Dasselbe Tier, welches an einem Tage jegliche Nahrung verweigert, frisst am anderen Tage bis 10 Fleischstücke. Um die Ursachen dieser Fressstimmung zu ergründen, habe ich einen mehrmonatlichen Versuch gemacht, auf den ich später eingehe.

i) Krankheit.

Die Fressunlust war natürlich auch vielfach das Anzeichen einer Erkrankung der Tiere. Die häufigste Erkrankung ist eine Verpilzung. Ganz kleine Tiere wurden am ganzen Körper damit befallen. Bei grösseren zeigte sich diese Krankheitserscheinung nur an den Kiemen. Diese Tiere konnte ich meistens noch dadurch retten, dass ich sie mit Salzwasser abwusch oder vorsichtig mit schwacher Sublimatlösung abtupfte. In den letzten Jahren wurden die älteren

Tiere (von ungefähr 4 Jahren an) von einer rasch sich entwickelnden Bauchwassersucht (Ascites) befallen, gegen welche vergeblich Einstiche angewandt wurden. Die Krankheit verlief immer tödlich.

k) Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung der gefangenen Axolotl fällt nach Haecker (s. seine Tabellen und Kurven in 1912, 2) in die Zeit vom Anfang des Winters bis zum Anfang des Sommers, und zwar erreicht sie im März ihr Maximum. Über die näheren Vorgänge liegen ausführliche Berichte von Gasco (1881, 2) und Zeller (1890, 1891) vor, an die ich meine Beobachtungen anschliessen will. Beide Autoren stimmen darin überein, dass der Fortpflanzungszeit eine tagelange, ja wochenlange Periode vorausgeht, in der beide Geschlechter eine ungewöhnliche Unruhe an den Tag legen. Zeller beobachtete auch, dass die albinotischen Individuen in dieser Zeit eine starke Rötung, besonders des Schwanzes, zeigen, der Umfang der weiblichen Tiere infolge der Eireifung zunimmt und die Kloakenränder beider Geschlechter anschwellen. Meine Beobachtungen stimmen mit denjenigen dieser Autoren überein. Nur muss ich hinzufügen, dass die Unruhe und Rötung der albinotischen Individuen kein sicheres Anzeichen für die beginnende Geschlechtstätigkeit lieferte. Rötung der Tiere fand auch bei direkter Sonnenbestrahlung, hohem Wasserdruck und bei Erstickungsgefahr statt. Für Unruhe gibt es sehr viel Ursachen, worüber ich noch wiederholt berichten werde.

1. Bewerbungsspiele.

Das sicherste Zeichen für die bevorstehende Paarung geben die Bewerbungsspiele, welche immer dem Geschlechtsakte vorangehen. Meine Beobachtungen decken sich bis ins einzelne mit denjenigen von Gasco und Zeller, so dass ich sie nicht noch einmal wiederholen will. Nur in einem Falle glaube ich die Bewegung der Tiere von Gasco falsch gedeutet. Männchen und Weibchen kriechen auf einander zu, berühren sich mit der Schnauze und taumeln mit lebhaften Bewegungen zurück. Gasco hält dies für einen Versuch, sich zu beißen. Ich habe dabei nie ein Öffnen des Maules beobachten können, halte dieses schnelle Zurückweichen mehr für ein Erschrecken, worauf ich beim Tastsinn zurückkomme. Nur hinzufügen möchte ich, dass ich mitunter dabei beim Männchen eine eigentümliche wedelnde Bewegung des Schwanzes wahrnehmen konnte, welche ich sonst nie beobachtet habe, und wie sie bei den Männchen von Tritonen bei den Bewerbungsspielen öfters gesehen wird.

Aberration des Geschlechtsinstinktes, wie sie Gasco beschreibt, nämlich dass männliche Tiere miteinander Begattungsspiele treiben, habe auch ich an drei Männchen, die in einem kleinen Behälter zusammengesetzt waren, beobachten können. Es spielten immer abwechselnd zwei Tiere miteinander, und ihr Verhalten ähnelte täuschend demjenigen bei den echten Bewerbungsspielen. Es unterschied sich nur dadurch, dass beide Tiere dabei gleich aktiv betätigt waren, während sonst das Weibchen den passiveren Teil bildet.

2. Paarung.

Den Befruchtungsvorgang zu beobachten, war mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Zwar behauptet Zeller, die Tiere schritten bei jeder Tageszeit sofort zur Paarung, wenn man lange getrennte männliche und weibliche Tiere zur Fortpflanzungszeit zusammensetzte. Ich habe diese Erfahrung nicht machen können, fand vielmehr häufig, dass auch unter der genannten Voraussetzung vielfach die Paarungsspiele verzögert wurden oder ganz ausblieben.

Da es mir darauf ankam, die Paarungsvorgänge zu Gesicht zu bekommen, und da ich nicht Tag und Nacht unausgesetzt beobachten konnte, so musste ich die Tiere seinerzeit durch Dazwischensetzen einer Glasscheibe trennen. Dabei konstatierte ich, dass durch diese Störung die Bewerbungsspiele oft auf Tage unterbrochen wurden oder manchmal auch ganz aussetzten. Ferner stellte ich ebenso wie Gasco fest, dass die Tiere am Tage nicht zur Begattung schreiten. Ob der Axolotl dies stets nur in der Nacht tut oder ob die Geräusche die empfindlichen Tiere am Tage zu sehr stören, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich beobachtete daher die Tiere vom 7. Januar 1912 an Abend für Abend, mindestens bis 1 Uhr nachts, hatte aber nie das Glück, eine Paarung zu sehen. Dagegen musste ich oft am anderen Morgen konstatieren, dass die Männchen in der Zwischenzeit Spermatophoren abgesetzt hatten. Endlich gelang es mir, bei einem Paar Ende März und bei einem zweiten Anfang April den ganzen Vorgang zu beobachten. Was die Spermatophorenablage anbelangt, so behauptet Gasco, dass bis 7 Spermatophoren vom Männchen aufeinander gesetzt würden, während ich in Übereinstimmung mit Zeller beobachtet habe, dass wohl mehrere Spermatophoren abgesetzt werden, aber nicht aufeinander.

Als das Männchen des oben erwähnten ersten Paares die erste Spermatophore abgesetzt hatte, kam das Weibchen und betastete diese mit der Schnauze, kroch jedoch achtlos darüber hinweg. Erst die zweite etwa 20 Minuten nachher in einer Entfernung von 10 cm abgesetzte nahm es mit seiner Kloake auf. Gasco will gesehen haben, dass die Hinterbeine dabei zu Hilfe genommen

wurden. Ich konnte bei meinen Tieren nur feststellen, dass die Beine des Weibchens gespreizt bleiben. Die Kloake fand ich dabei nur wenig geöffnet, im Gegensatz zu der ursprünglichen Angabe von Zeller (1890), wonach beim Axolotl und bei anderen Tritonen sich die Kloake der Länge nach öffnet. In einer späteren Veröffentlichung (1891) korrigiert er jedoch selbst seine Ansicht dahin, dass bei anderen Tritonen bei der Spermätophorenaufnahme nur ein Teil der Kloake geöffnet werde. Beim Axolotl hat er keine weiteren Beobachtungen machen können, gibt aber die Möglichkeit zu, dass es sich bei ihm ebenso verhalte. Das Weibchen kümmert sich dann nicht weiter um das Männchen. Gasco sah zwar, dass kurz vor der Eiablage das Weibchen sich auf das Männchen setzte und mittelst der Hinterbeine dessen Schwanz und Kiemen gegen seine Kloake presste. Ich habe ähnliches nie konstatieren können, und es ist sehr wohl möglich, dass der von Gasco beschriebene Vorfall auf das Fehlen von Wasserpflanzen, an denen nach meinen Erfahrungen stets die Eier abgesetzt werden, zurückzuführen ist. Vielleicht haben die Weibchen von Gasco in Ermangelung anderer Haltepunkte den Körper des Männchens aufgesucht.

3. Eiablage.

Ungefähr 24 Stunden nach der Paarung kann die Eiablage erfolgen. Dabei ändert sich die Lebensweise des Weibchens. Es schwimmt und kriecht vorsichtig zwischen und über den Pflanzen, meistens dicht unter der Oberfläche des Wassers; Lungenatmungen erfolgen alle 1—3 Minuten; es nimmt kein Futter zu sich. Die Eier werden unter Krümmungen des Körpers, aber ohne Hilfe der Hinterbeine, aus der beim Laichen beständig stark geöffneten Kloake herausgepresst und an Pflanzen abgestreift. Selten fallen Eier auf den Boden. Die Ablage von ungefähr 600 Eiern (normale Zahl) kann 1—2 Tage dauern. Das Männchen verhält sich dabei ganz passiv am Boden. Nach 6 Wochen kann nach wieder erfolgter Paarung ein zweiter ebenso starker Laich abgelegt werden.

4. Alter.

Im Zoologischen Institut ist beobachtet worden, dass im allgemeinen der Axolotl nach $1\frac{1}{2}$ bis 2 Jahren geschlechtsreif wird*), und meistens nur 2 Jahre lang Fortpflanzung stattfindet. Kürzlich jedoch hat ein Paar weisser Axolotl, welches aus einem Laich vom 17./18. Februar 1908 stammte, noch am 27./28. Januar 1914, also im Alter von beinahe 6 Jahren nochmals gelaicht. Vielfach

*) Powers gibt für seine Larven die Geschlechtsreife am Ende des 1. Sommers an.

kann man Tiere zusammensetzen, ohne dass sie zur Paarung schreiten, aus ganz unbekanntem Gründen. Powers (1907, 4 — S. 400 —) fand in Tümpeln Larven, deren Alter er auf mindestens 10—15 Jahre schätzte. Ob sie sich noch fortpflanzten, teilt er leider nicht mit.

Die Sinne des Axolotls.

Wir gehen nun zur Beschreibung derjenigen Lebenserscheinungen über, welche nicht der einfachen Beobachtung zugänglich sind. Beginnen wir damit, zuerst die niederen Sinne der Reihe nach zu betrachten. Experimentelle Untersuchungen, wie sie z. B. Yerkes am Frosch unternommen hat, liessen sich beim Axolotl nicht bewerkstelligen, da es mir nicht gelang, das bewegliche muskulöse und schleimige Tier so zu fesseln, wie es für derartige Experimente unbedingt nötig wäre. Zwar habe ich es anfangs versucht, die Tiere auf die verschiedenste Weise zu fesseln, — worauf ich noch zurückkommen werde —. Die Tiere waren aber bei all diesen unnatürlichen Verhältnissen derartig beunruhigt, dass ein Experimentieren mit ihnen zur Unmöglichkeit wurde. Ich musste also von solchen Experimenten absehen und konnte nur mit Versuchen vorgehen, bei denen die Tiere nicht aus ihrer gewohnten Lebensweise herausgerissen wurden.

a) Gesicht.

1. Hell und dunkel.

Ich versuchte zunächst, Gesicht und Sehen beim Axolotl festzustellen und beschäftigte mich zuerst mit der Frage, inwieweit Helligkeit und Dunkel das Verhalten der Tiere überhaupt beeinflussen.

Dazu machte ich folgenden Versuch: In ein Aquarium von $70 \times 30 \times 25$ cm, welches ich mit der Längsseite nach dem Fenster zu stellte, setzte ich parallel zur Längsseite eine schwarze Glasscheibe ein, die das Becken in eine helle Kammer nach dem Fenster zu und in eine dunkle nach dem Zimmer zu teilte. Von der schwarzen Scheibe schnitt ich unten an der Seite ein kleines dreieckiges Stück aus, so dass eine Öffnung entstand, die eben gross genug war, um ein einzelnes Tier durchzulassen. Nun setzte ich 15 Tiere in den vorderen hellen Raum. Nach kaum 10 Minuten hatten sie die Öffnung gefunden und waren alle in dem hinteren dunklen Raum und blieben dort, bis ich sie nach einer Stunde wieder in den hellen brachte. Hierauf trat abermals nach kaum

10 Minuten die gleiche Reaktion ein. Auch wenn ich nachts die Öffnung durch ein Glasstück verschloss und dieses sich durch die Bewegung der Tiere im Sande losgelöst hatte, fand ich sie morgens alle im Dunklen. Dasselbe Resultat war zu verzeichnen, wenn ich weniger Tiere nahm oder nur eins, so dass anzunehmen ist, dass im allgemeinen jedes einzelne Tier die Bewegung ins Dunkle von sich aus vollzieht und nicht etwa Zufälligkeiten, insbesondere gegenseitige Berührung eine Rolle spielen.

Stellte ich das Aquarium statt in einen Raum nach Norden in einen Raum nach Süden, wo strahlendes Sonnenlicht in das Becken fiel, so war die Unruhe im Hellen entschieden grösser, jedoch die Reaktion im allgemeinen kaum rascher.

Wenn ein grösseres Aquarium im hellen Sonnenlichte mit der Längsseite nach dem Fenster zu steht, und man schiebt an der nach der Sonne zu gelegenen Seite zur Hälfte eine schwarze Glasscheibe ein, so sieht man deutlich, dass sich die Tiere in dem dunkleren Raum bei weitem mehr aufhalten als in dem hellen und in ihm sich langsamer und ruhiger bewegen. Steht ein Aquarium von $70 \times 30 \times 25$ cm mit der Schmalseite am Fenster, so halten sich die Tiere immer am andern nach dem Zimmer gelegenen Teile auf.

Aus all diesen Beobachtungen geht mit Sicherheit hervor, dass der Axolotl negativ phototropisch ist, wie die meisten seiner verwandten Arten, z. B. nach Pearse (1910, 4) wie *Necturus mac.*, *Cryptobranchus alleghen.*, *Amblyst. punct.*, *Plethodon cinereus erythronotus.**)

2. Farbenunterschiede.

Auch Versuche über die Wirkung der einzelnen Farben auf den Axolotl habe ich angestellt. Auf Anregung des Herrn Professor Haecker liess ich die Tiere immer zwischen je 2 Farben oder weiss und einer Farbe „wählen“, indem ich alle Seiten des $70 \times 30 \times 25$ cm langen Aquariums zur Hälfte mit je einer farbigen Glasscheibe bedeckte, deren Ränder dicht aufeinander passten. Ich machte diese Versuche immer in den Morgenstunden, wo die Tiere am muntersten sind, teils bei künstlichem, teils bei natürlichem Licht. Da aber die mir zur Verfügung stehende Lichtquelle (Auerbrenner) offenbar für diese Zwecke zu schwach war, so kommen nur die Morgenversuche bei natürlichem Licht in Betracht. Die farbigen Scheiben bedeckten von allen Seiten und von oben das

*) Dagegen sind folgende Batrachier positiv phototropisch: *Diemyctylus viridescens*, *Rana clamata*, *Rana palustris*, *Bufo fowleri*, *Bufo americana*.

Aquarium, so dass je eine Hälfte des Aquariums z. B. rot und die andere Hälfte schwarz war. Beim künstlichen Licht stellte ich die Lampe vor die Mitte der Breitseite. Die Farben, welche zur Verwendung kamen, waren schwarz, rot, dunkelgelb, hellgelb, hellgrün, blau und hellilla. Ehe ich die Wände des Aquariums mit farbigen Scheiben bedeckte, wartete ich, bis sich die Zahl der Tiere zufällig ungefähr gleich auf jede Hälfte verteilt hatte oder ich beunruhigte die Tiere nach dem Einsetzen der Scheiben, so dass sie heftig im Becken herumschwammen und liess sie so „wählen“, in welchem Raum sie sich aufhalten wollten, und zwar wurden bei jeder Kombination 16 Versuche gemacht und 15 Tiere genommen. Nach einer Stunde stellte ich die Zahl der Tiere in jeder Farbe fest. Zu einwandfreien Schlüssen konnte ich bei dieser Versuchsanordnung nicht gelangen, konnte jedoch feststellen, dass die Tiere die dunklen Farben bevorzugten. So wurde Schwarz dem Rot und Gelb vorgezogen, Rot dem Weiss, Dunkelgelb dem Hellgelb. Wahrscheinlich beeinflussen auch hier nur die verschiedenen Lichtintensitäten das Verhalten der Tiere.

3. Das Sehen. *)

Nachdem diese Versuche ergeben hatten, dass die Tiere Helligkeitsunterschiede wahrnehmen, wollte ich feststellen, ob sie imstande sind, Gegenstände zu sehen. Powers (1907, 4. S. 65) behauptet, einige Axolotl erkennen den Fütterer schon auf mehrere Fuss Entfernung. Dies dürfte vielleicht doch nicht auf richtiger Beobachtung beruhen. Möglicherweise spielte hier die Erschütterung des Bodens durch den Schritt eine Rolle. Nach Untersuchungen von Werner (1902) nimmt der ungewandelte Axolotl Gegenstände in der Entfernung seiner eigenen Körperlänge wahr. Ich habe versucht, diese Angaben bei unverwandelten Siredon zu kontrollieren, indem ich den Tieren, und zwar um die Erschütterung des Wassers zu vermeiden, ausserhalb des Aquariums in gewissen Abständen Futter anbot. Um auch eine etwaige Geruchs- oder Geschmackswirkung auszuschliessen, blieben die Aquarien bedeckt. Waren nun die Tiere hungrig, so näherten sie sich in gerader Richtung und schnappten nach dem Fleischstück. Auch konnte ich einigemal beobachten, dass Tiere aus Nachbaraquarien der Fütterung zusahen und, wenn sie hungrig waren, Schnappbewegungen machten; waren sie schon gesättigt, so erfolgten die bereits geschilderten Abwehrbewegungen. Ich kann also die Angabe Werners bestätigen.

*) Das Gegenstandssehen.

b) Gehör.

Über das Gehör des Axolotls habe ich in der Literatur keine einzige Angabe gefunden. Aus bereits erwähnten Gründen ist eine experimentelle Prüfung, wie sie Yerkes beim gefesselten Frosch unter Verbindung von Druck- und Hörreizen (1905, 2) machte, nicht möglich. Bei Tönen in jeder Höhenlage, welche ich mittels Pfeife, Glocke, Geige hervorbrachte, konnte keine Veränderung in dem Wesen meiner Tiere wahrgenommen werden. Auch die Zahl der Kiemenschläge blieb konstant. Das ist allerdings noch kein Beweis, dass die Tiere nicht dennoch hören können, ebensowenig wie ein eventuelles Reagieren der Tiere auf heftige Geräusche ein Beweis für ihr Hören wäre, da im letzteren Falle die Erschütterung allein die Reaktion hervorrufen kann. Ich muss daher die Beantwortung dieser Frage offen lassen.

c) Chemischer Sinn.

Unter dem chemischen Sinn fasse ich Geruchs- und Geschmackssinn zusammen. Sie zu trennen ist deswegen unmöglich, weil mir kein Mittel zu Gebote stand, einen der Sinne auszuschneiden. Ein Verkleben der Nasenlöcher erwies sich bei der schleimigen Haut und dem Wasserleben der Tiere als unmöglich. Ein Verstopfen mit Watte hielt noch am besten, aber auch nicht länger als wenige Stunden, so dass ein sicheres Experimentieren mit solchem Tier nicht möglich war. Ausserdem ist überhaupt bei Wassertieren eine genaue Untersuchung der beiden Sinne kaum durchführbar, da die fein im Wasser verteilten Stoffe ebensowohl die Haut reizen, als auch durch Geruchs- und Geschmackssinn zugleich wahrgenommen werden können, worauf Washburn (1909, 7) hinweist. Eine Trennung der Sinnesfunktion ist auch in einfachen Fällen mit Schwierigkeiten verbunden. Wenn z. B. beim täglichen Füttern an dem dargebotenen Fleische Algen anhafteten, so wurde es von dem Tier unter deutlichen Anzeichen von Unbehagen wieder ausgespieden. Wurde das Fleisch von neuem angeboten, so erfolgte mitunter Abwehrbewegung mit den Vorderbeinen. Ob nun hier der Geschmackssinn oder der Tastsinn in Betracht kommt, lässt sich natürlich nicht entscheiden. Etwas mehr sagen die erwähnten Versuche mit Veronal aus. Bei diesen Veronalversuchen wurde das Fleisch stets zurückgewiesen, wenn das Veronal nicht mit Gelatine gut abgedichtet war. Auch fettes Fleisch wurde von magerem unterschieden und verschmäht. Werner (Brehm's Tierleben Bd. Lurche und Kriechtiere. 1912. S. 70) beobachtete beim umgewandelten Tier, dass es Zauneidechsen frass, Molche jedoch nach einigen

Kaubewegungen wieder ausspie. Aus den zuletzt genannten Beobachtungen geht immerhin mit einiger Wahrscheinlichkeit hervor, dass der Axolotl einen chemischen Sinn nach Art des Geschmackssinnes besitzt. Um zu sehen, inwieweit bei der Nahrungsaufnahme auch der dem Geruchssinn adäquate chemische Sinn orientierend wirke, unternahm ich folgenden Versuch: Ich wählte dazu die 50 jüngeren einhalbjährigen Tiere, welche gewöhnt sind, Fleischstücke vom Boden aufzunehmen. Ich hing in ihren Behälter von der Grösse $70 \times 30 \times 25$ cm einen undurchsichtigen Leinwandbeutel dicht über den Boden und füllte ihn mit Fleisch. Schon nach einigen Sekunden zeigte sich bei den Tieren in der Nähe des Fleisches eine deutliche Unruhe, während die anderen noch unbeweglich blieben. Als sich bei den entferntesten Individuen die ersten Anzeichen der Unruhe einstellten, waren diejenigen in der Nähe bereits so erregt, dass sie heftig um sich schnappten. Sie bissen in alles, was sie zufällig berührten, packten sich gegenseitig an Gliedmassen und Kiemen, ja verbissen sich ineinander an den Unterkiefern. Andere nahmen Sand vom Boden auf, prüften ihn und stiessen ihn wieder aus. Ein Orientieren nach der Richtung fand nicht statt; wohl bissen Tiere, die zufällig in die Nähe des Fleischbeutels kamen, wiederholt in diesen hinein; dass er aber direkt aufgesucht wurde, konnte ich nie beobachten. Auch das Aufhängen des Beutels unter der Wasseroberfläche bewirkte kein Emporsteigen der Tiere. Ein mit Steinchen gefüllter Beutel, den ich zur Kontrolle gleichfalls in das Becken senkte, blieb unbeachtet, soweit die Tiere nicht durch die Bewegung erschreckt wurden.

Also ist doch der chemische Sinn wirksam; allerdings dient dieser, wie der obige Versuch erkennen lässt, scheinbar weniger zum Aufsuchen der Nahrung, sondern mehr zum Unterscheiden des Geniessbaren vom Ungeniessbaren. Dieses Unterscheidungsvermögen ist für die Existenz des Axolotl unbedingt notwendig, da er sehr leicht sich durch bewegte ungeniessbare Gegenstände irreleiten lässt, wie auch aus Haecker's Lernversuchen hervorgeht. Auch Haecker spricht schon (1912, 2, — S. 33 —) von einem möglichen Beriechen der Nahrung. Ferner schliesse ich mich der Ansicht Zeller's an, der bei der Schilderung der Paarungsspiele die Möglichkeit offen lässt, dass der Geruch dabei eine Rolle spiele, wenn die Tiere sich gegenseitig mit der Schnauze abtasten und die Kloakengegend sehr häufig berühren. Auch Bindewald (1913) hält bei seinen anatomischen Befunden am Vorderhirn der Axolotl es nicht für ausgeschlossen, dass diese Amphibien bereits riechen können, wenn auch der Geruchssinn nur schwach entwickelt sein könne.

d) Oralsinn.

Der Sinn, welcher beim Axolotl entschieden am besten entwickelt ist, ist die Fähigkeit zur Wahrnehmung von Erschütterung, also derjenige Sinn, welcher im grossen und ganzen wohl dem von Edinger entdeckten Oralsinn entspricht. Er ist um den Mund herum lokalisiert und hat sein Zentrum im Lobus parolfactorius (Edinger, 1909, 5 — S. 9 —). Dieser Sinn ist es wahrscheinlich, der dem Axolotl alle von aussen erfolgende Schall- oder Erschütterungswellen vermittelt. Dass er bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielt, zeigen die Holzversuche Haecker's. Das Holz, das weder durch Aussehen, noch durch Geruch einen den gewohnten Nahrungsreizen entsprechenden Reiz auf das Tier ausüben konnte, wurde von dem hungrigen Tiere jederzeit, soweit es nicht durch längere Holzversuche „gelernt“ hatte, angenommen. Ja sogar nach einem Glasstab schnappten meine Tiere, bei dem doch jede optische Verwechslung mit Nahrung ausgeschlossen ist. Dass der Oralsinn überhaupt bei den Amphibien stark ausgebildet zu sein scheint, dafür spricht eine Beobachtung Babák's (1912, 1) beim Frosch, nach der schon die feinsten akustischen Reize, wie das Rollen des Wagens auf der Strasse und das Schliessen entlegener Türen, von diesem perzipiert wurden. Ein mit Veronal eingeschläferter Axolotl erwachte bei mir jedesmal, wenn jemand an der Zimmertür vorüberging, wie durch die unmittelbar darauf erfolgenden Bewegungen zu erkennen war. Türeenschlagen, sowie ins Wasser hingeworfene Gegenstände, z. B. kleine Steinkugeln, welche ich vorsichtig und ohne die Tiere zu treffen, hineinfallen liess, beunruhigten die Larven augenblicklich, dass sie wild in ihrem Behälter herumstoben. Nach früheren Erfahrungen, die hier gemacht wurden, ergaben Schläge gegen die Aquarienwand, auch wenn sie in möglichst gleicher Stärke ausgeführt wurden, bei den nämlichen Tieren an verschiedenen Tagen sehr verschiedene Reaktionen. Bald erfolgte überhaupt keine Reaktion, bald reagierten nur die nächstliegenden Tiere durch leichte Bewegung, bald stoben sie auseinander und führten mehrere (etwa 10 sekundenlange) turbulente Bewegungen aus. Ganz ähnliches Verhalten beobachtete ich beim Auf- und Zuziehen eines Vorhangs.

Eine merkwürdige Erscheinung ist die, dass sich eine Beunruhigung auch auf die Tiere im Nachbaraquarium und so schliesslich successiv auf die Bewohner aller übrigen Behälter fortpflanzen kann.

Sehr häufig werden solche scheinbar unmotivierten Bewegungen aus der Ruhelage nach der Berührung eines Tieres durch die Schnauze des anderen plötzlich ausgeführt. Die Insassen eines Aquariums kommen dann durch

mechanische Stimulation alle in Aufruhr. Auf das gleiche hat Parker (1904, 1) bei *Amphioxus* aufmerksam gemacht.

Bei Fischen ist Einfluss von Erschütterung vielfach festgestellt. Ich möchte hier nur das interessante Resultat Lafite-Dupont's (1907, 3) anführen, welcher bei Versuchen mit Stimmgabeln über das Hören bei Knorpelfischen und Knochenfischen fand, dass rhythmische Töne scheinbar nicht wahrgenommen werden, wohl aber, dass die Knochenfische „*sont sensibles aux sensations de bruit et de trépidation*“, die Knorpelfische nicht.

e) Tastsinn.

Auch der Tastsinn spielt beim Axolotl keine untergeordnete Rolle, wie ich häufig beobachten konnte. Zum Beispiel war es eigentümlich zu bemerken, wie ein Tier in einem runden Aquarium mit der Schnauze an der Wand entlang lief, und wenn es dabei an die Stelle, die eines Sprunges wegen gekittet war, kam, so machte es regelmässig Halt, kroch nach einer Pause weiter oder kehrte wiederholt um. Offenbar ist der Tastsinn in der Schnauzengegend lokalisiert. Auf Druckreize auf die übrigen Stellen des Kopfes wie des ganzen Körpers reagieren die Tiere nur in geringer Weise, während ein Berühren der Schnauzengegend die Tiere oft sehr erschreckt (s. das gegenseitige Berühren und Zurückfahren bei Bewerbungsspielen). Wie schon erwähnt, war bei den Schlafzuständen die Tastempfindung eine geringere, und besonders bei den Veronalversuchen ergab sich, dass die Berührungsempfindlichkeit merklich herabgesetzt war.

Fressstimmungsversuche.

Vergleichende Methode.

In der Chauvin'schen Arbeit „Über die Verwandlung der mexikanischen Axolotl“ (1876, 1) lesen wir (S. 525) über die verwandelten Tiere: „Auffallend ist die, man möchte sagen Launenhaftigkeit der Amblystomen bei diesen (Fütterungs-) Versuchen hervorgetreten. Häufig kam es vor, dass sie offenbar gelangweilt durch die verschiedenen Fütterungsversuche sich plötzlich abwandten und dann stundenlang keinen Wurm annehmen wollten, obgleich sie infolge des langen Fastens das Bedürfnis zum Fressen empfinden mussten . . .“

Ganz die gleichen Erfahrungen hat Haecker bei seinen Lernversuchen an den Larven des *Amblystoma* gemacht. So schreibt er (S. 7), dass die Zahl der

Täuschungen und Rückfälle in erster Linie von der wechselnden Fresslust der Tiere beeinflusst sei, und fährt fort:

„Die Fresslust ihrerseits ist in deutlich erkennbarer Weise von zwei Faktoren abhängig: von der Länge der Intervalle zwischen zwei Fütterungen und von einer allgemeinen, an den einzelnen Tagen bei sämtlichen Tieren oder doch bei der grossen Mehrzahl gleichmässig hervortretenden ‚Fressstimmung‘. — Es war uns nämlich sehr bald aufgefallen, dass sich an manchen Tagen bei allen Tieren oder wenigstens bei einer überwiegenden Zahl eine ganz ausserordentliche Fressgier bemerklich machte, während an anderen Tagen in der ganzen Kultur eine merkwürdige Apathie hervortrat. Trotz allen darauf gerichteten Bemühungen ist es uns bisher nicht gelungen, die Faktoren, auf deren Einfluss dieser Wechsel zurückzuführen ist, zu ermitteln, und es handelt sich mehr um einen allgemeinen Eindruck, als um einen streng beweisbaren Zusammenhang, wenn ich sage, dass in den Sommermonaten die Fresslust an schwülen Tagen häufig besonders stark war“ . . . — „Wenn nun auch die Gegenprobe keine vollkommen entsprechenden Ergebnisse geliefert hat — sehr geringe Fresslust ist sowohl an trüben, kühlen, wie an sonnigen, sehr warmen Tagen notiert worden —, so glaube ich doch, dass sich für den obigen Satz bei genauerer Prüfung ein richtiger Kern herausstellen wird, und dass schwüles Wetter, sei es auf Grund eines tieferen Barometerstandes, sei es infolge der elektrischen Spannung in der Atmosphäre, die Fressstimmung begünstigt. Ähnliche Erfahrungen sind ja auch von Angelfischern gemacht worden. — Für die Wintermonate fehlen bis jetzt irgendwelche Anhaltspunkte für eine Erklärung der beträchtlichen Schwankungen, welche auch hier die allgemeine Fressstimmung der Tiere aufwies“.

Diese Beobachtungen und Vermutungen Haecker's gaben zu dem Versuche die Veranlassung, die Faktoren zu ermitteln, welche den Wechsel der Fresslust veranlassen. Es kam darauf an, die Fresslust der Tiere an jedem Tage festzustellen und mit den wetterbeeinflussenden Faktoren zu vergleichen.

Ich fütterte etwa 30 Tiere von 1--3 Jahren täglich, während sie früher alle 3--4 Tage gefüttert wurden. Die Fütterung geschah bei offenem Fenster, um ungefähr die Temperatur der Aussenluft zu haben, ferner zu gleicher Tageszeit von 3 Uhr nachmittags an, und zwar wurde ein Tier nach dem anderen in der Weise behandelt, dass ihm im Zwischenraum von genau einer Minute ein Stück Fleisch angeboten wurde.

Um wechselnde Einflüsse, die eventuell von der fütternden Person ausgehen

könnten,*) zu vermeiden, wurde das Fleisch den Tieren an den Mund gehalten und nicht, wie bei ursprünglichen Versuchen, hin und her bewegt. Es wurden den Tieren so oft Fleischstücke angeboten, bis jedes Tier viermal hintereinander die Annahme verweigerte. Jedes Schnappen oder Nichtschnappen wurde durch folgende Zeichen gebucht:

. = Schnappen, 0 = Nichtschnappen.

Anfänglich notierte ich auch die verschiedenen Arten der Verweigerung, wie sie bei Haecker angegeben sind, unterliess es aber später, da diese genaue Differenzierung für meine Versuche zu wenig in Betracht kam.

Die täglichen Eintragungen gaben also eine Tabelle von folgendem Aussehen:

I.	.	.	.	0	.	0	0	.	0	0	0	0	0	0	0	=	5
II.	.	.	0	.	.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	=	4
III.	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0	=	6
IV.	.	0	.	0	.	.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	=	4
V.	0	0	0	0		=	10
VI.	0	0	0	0	0	=	9
VII.	0	0	.	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	=	2
VIII.	0	.	0	0	0	.	.	0	0	0	0	0	0	0	0	=	3
IX.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	=	5
X.	0	0	0	.	.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	=	2
XI.	.	0	.	0	.	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0	=	4
XII.	.	.	0	0	0	.	0	.	0	0	0	0	0	0	0	=	4
XIII.	.	0	0	0	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	=	2
XIV.	0	0	0	0	0	0	0	.	.	0	0	0	0	0		=	2
XV.	.	.	.	0	0	0	.	0	.	.	0	0	0	0		=	6

Die erste senkrechte Reihe bezeichnet das Tier, und die letzte Reihe gibt die Summe der Fleischstücke für jedes Tier an. Diese trug ich in ein Koordinatensystem ein, indem ich das Datum als Abscisse und die tägliche Summe der Fleischstücke als Ordinate nahm, und stellte so eine Kurve her, die seine „Fressstimmung“ ausdrückte. Von diesen Einzelkurven gebe ich zwei als Beispiel (Kurven IV und V, Tafel II) wieder, welche sich auf zwei gleichaltrige in gleichen Aquarien befindliche Tiere beziehen. Ausserdem bringe ich eine Gesamtkurve, welche die von fünfzehn in verschiedenen Aquarien gehaltenen Tieren gefressenen Stücke für jeden Tag angibt (Kurve III, Tafel II).

*) Nur an wenigen Tagen, am 9.—13. Mai, trat eine andere Person an meine Stelle.

Aus den Einzelkurven ist zunächst die auch sonst fast durchweg bestätigte Tatsache abzuleiten, dass Tiere, welche unter ganz gleichen Bedingungen gehalten werden, eine weitgehende Übereinstimmung in Bezug auf ihre Fresslust erkennen lassen, wie schon aus Haecker's Versuchen hervorgegangen ist. Man vergleiche z. B. in den Kurven IV und V die starken Erhebungen in der Zeit vom 27. Februar bis etwa 15. März, dann wieder vom 3. April bis 9. April, ferner vom 7. Juni bis 12. Juni und so weiter.

Ausserdem ist aus den beiden Einzelkurven, wie aus der Gesamtkurve ohne weiteres eine erhebliche Zunahme der Fresslust für die Monate Februar und März und eine deutlich allmähliche Abnahme im Laufe des Sommers (Juli bis September) zu konstatieren.

Es war nun die Frage, ob und inwieweit für diese Verhältnisse einzelne äussere Faktoren, etwa diejenigen, welche die Witterung zusammensetzen, verantwortlich zu machen sind. Eine solche Beziehung anzunehmen lag um so näher, als auch bei anderen im Wasser lebenden Wirbeltieren deutliche Zusammenhänge zwischen Witterung und Lebensäusserung beobachtet worden sind. So ist es z. B. von Anglern für Fische bestätigt worden. Auch die Fische an den norwegischen Küsten zeigen vor Gewitter eine lebhafte Unruhe und grosse Fresslust, nach dem ersten Donnerschlag jedoch nehmen sie keine Nahrung mehr an und gehen bald in die Tiefe.*)

Auch eine Lebensäusserung bei unserem Axolotl, die sich Powers nicht erklären konnte, scheint Witterungsverhältnisse als Ursache zu haben. Powers schreibt S. 387 folgendes: In einem kleinen Teiche sah er eine Gruppe von etwa 100 Axolotllarven in wohldurchlüftetem Wasser in ungefähr 10 Fuss Tiefe spielen und so oft an die Oberfläche kommen, dass das Wasser aussah, als ob es in grossen Tropfen regnete. Tag für Tag fand er sie gleich lebhaft an derselben Stelle. Plötzlich, während 24 Stunden, hörte das Luftholen vollständig auf. Dennoch waren die Larven vorhanden, denn nach einigen Tagen fischte man sie alle an der gleichen Stelle heraus.

Nun legen die obigen Kurven einen Zusammenhang mit den jahreszeitlichen Witterungsverhältnissen nahe, auch waren insbesondere bei Gewitter deutliche Einflüsse in Bezug auf die Fresslust zu erkennen. An sehr schwülen Tagen zeigten meine Tiere stets eine grössere Erregbarkeit als sonst. Sie wanderten häufig unruhig in ihrem Behälter hin und her und schnappten tastend nach dem dargebotenen Futter, ohne jedoch einen stärkeren Appetit zu haben. Sie

*) Nach einer freundlichen Mitteilung von Professor Bjerkness.

waren so schreckhaft, dass bei der Fütterung Tiere aus dem Wasser empor-schnellten, obwohl sie sich sonst gut an die Fütterung gewöhnt hatten.

Ich habe also zunächst versucht, die bei Wetterveränderung in erster Linie in Betracht kommenden äusseren Faktoren (Temperatur, Luftdruck, Elektrizität*) in ihrer Wirkung zu isolieren. Um zunächst in Erfahrung zu bringen, inwieweit die Luftpoteletrizität evtl. bei Gewitter eine Rolle spielt, schaltete ich den Elektrizitätsfaktor aus auf folgende Weise:

Ein Aquarium von der Grösse $50 \times 30 \times 25$ cm wurde von einem verzinn-ten Drahtgitter (Maschenweite 1 cm) vollständig umhüllt. Dieses Gitter wurde durch einen Kupferdraht (Durchmesser 0,8 mm) mit der Wasserleitung verbunden, um die Luftpoteletrizität vom Aquarium abzuleiten. Das Futter wurde durch das Gitter gereicht und letzteres nur alle 8 Tage abgehoben, um die Reinigung des Beckens zu ermöglichen. Ich beobachtete nun das Verhalten der Tiere im Gitter und dasjenige der Tiere in den anderen Aquarien, welche im gleichen Raum standen. Ich fand, dass sie sich auch bei Gewitter vollkommen gleich verhielten. Es ist also daraus zu schliessen, dass beim Gewitter nicht die Elektrizität der massgebende Faktor ist, sondern andere Einflüsse und zwar höchstwahrscheinlich der rasch wechselnde Barometerdruck.

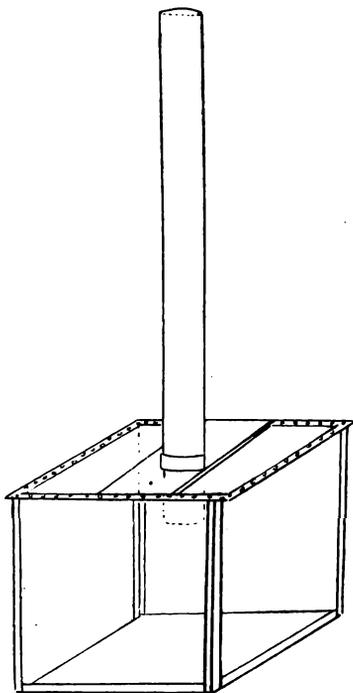
Um nun die Einflüsse des Luftdrucks kennen zu lernen, ohne ein Dazwischenwirken der Temperatur, schaltete ich letzteren Faktor dadurch aus, dass ich Tiere im Keller bei konstanter Temperatur von 15° Cels. hielt. Da die vorhergehenden Versuche erwiesen hatten, dass die Luftpoteletrizität keine oder jedenfalls keine erhebliche Rolle spielt, so wurde bei diesem Versuche das Gitter weggelassen. Das anfangs überraschende Resultat war das, dass die Fresslust der Tiere noch mehr schwankte, als bei den Tieren, die gleichzeitig in den oberen Räumen des Institutes bei rasch wechselnder Temperatur gehalten wurden. Wie diese Verhältnisse zu erklären sind, konnte ich zunächst nicht ermitteln, doch werden die später mitzuteilenden statistischen Beobachtungen einigen Aufschluss über das Verhältnis der Temperatur und des Luftdruckes gewähren.

Ich habe auch versucht, die Wirkung des Luftdruckes unter künstlichen Verhältnissen festzustellen sowie unter künstlichem konstant gehaltenem Luftdruck die Wirkung der Temperaturschwankungen zu ermitteln. Es wurde dazu folgender Apparat konstruiert:

*) Die Veränderung der Luftfeuchtigkeit kann bei wasserlebenden Tieren ausser Betracht bleiben.

Ein Glaskasten $38 \times 38 \times 38$ wurde durch einen aufgeschraubten Deckel luftdicht verschlossen. In dem Deckel war ein langes Glasrohr von 10 cm Durchmesser und 1 Meter Länge luftdicht eingelassen und zwar so, dass sich 90 cm über dem Deckel und 10 cm im Aquarium befanden. Das Wasser wurde nun durch das Rohr eingelassen und konnte im Aquarium wegen des luft-

dichten Abschlusses nur einige Zentimeter über den unteren Rand des Rohres steigen. Die Wassersäule, die in dem Rohre stand, übte je nach der Höhe einen verschiedenen mittelst eines aussen angebrachten Manometers messbaren Druck aus. (Siehe nebenstehende Figur.)



Druckapparat.

Mit diesem Apparat konnte ungefähr ein Zehntel Atmosphäre Druck hergestellt werden. Durch Erhöhen und Erniedrigen des Wasserstandes beabsichtigte ich nun den äusseren Luftdruck zu kompensieren. Zur Ableitung der Lufterlektrizität war der Apparat auch mit dem schon vorher beschriebenen Drahtgitter versehen und, um den Temperaturfaktor ebenfalls auszuschalten, in den Keller gebracht. Der Behälter war eingerichtet wie die anderen Aquarien. Gefüttert wurden die Tiere durch das lange Rohr mittelst eines langen unten gekrümmten Drahtes. Dieser Apparat würde es ermöglichen durch regulierbaren Druck den Barometereinfluss experimentell zu messen. Leider zeigten sich doch sehr viel technische Schwierig-

keiten, unter anderem waren die Scheiben von 6 mm Dicke nicht imstande, den Druck von $\frac{1}{10}$ Atm. auszuhalten, und sprangen der Reihe nach sämtlich, auch die neuen Scheiben von 8 mm Stärke hielten nicht Stand. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch der Umstand an dem Springen der Scheiben schuld war, dass der Kitt wegen der Dringlichkeit der Versuche nicht länger als 3 Wochen trocknen konnte und so den Scheiben nicht genügenden Halt von aussen bot. Diese häufigen und langen Unterbrechungen machen es begreiflich, dass ich die Versuche nach monatelangem Warten mit dem Abschluss dieser Arbeit einstellte, ohne zu ganz befriedigenden eindeutigen Resultaten zu gelangen. Ich glaubte aber doch, die Versuchsanordnung hier anführen zu sollen, da ich das Prinzip für richtig halte und bei Wiederaufnahme derartiger Versuche vielleicht

doch die technischen Schwierigkeiten überwunden werden können. Da es mir leider nicht gelang, auf diesem Wege die wichtigen Einzelfaktoren mit vollkommener Sicherheit festzustellen, da es insbesondere nicht möglich war, den Luftdruck in der beabsichtigten Weise konstant zu halten und so die reine Wirkung der Temperatur herauszuheben, muss ich mich auf Schlüsse beschränken, die ich aus meinen statistischen Beobachtungen ziehen kann.

Ich verschaffte mir die Witterungstabelle der hiesigen meteorologischen Station, für deren regelmässige Mitteilung ich Fräulein Kleemann zu ausserordentlichem Danke verpflichtet bin. In Tabelle II (S. 31—34) sind für jeden Tag meiner Versuchszeit (9. Febr.—8. Sept.) die Thermometer- und Barometerzahlen angegeben, zugleich mit der Summe der an jedem Tag gefressenen Fleischstücke.

Für meine Untersuchungen habe ich stets die Temperatur- und Barometerangaben für 2 Uhr mittags verwertet. Diese Zeit habe ich deswegen zur Fütterung gewählt, weil sie wenigstens im Sommer in unserem Klima den grössten Witterungsschwankungen unterworfen ist. Um nun die Einflüsse der Temperatur und des Luftdruckes auf die Fressstimmung festzustellen, verglich ich die beiden Wetterkurven I und II (Tafel I) mit allen Fress-Stimmungskurven, und kam zunächst bei diesen Untersuchungen zu dem Ergebnis, dass offenbar beide genannte Hauptfaktoren der Witterung eine interferierende Wirkung auf das Verhalten der Tiere ausüben. Es galt also die verschiedenen Einflüsse von einander zu isolieren.

Wohl konnte ich, wie schon erwähnt, im allgemeinen ein Sinken der Fresslust mit der vorrückenden Jahreszeit, also anscheinend mit der Zunahme der Temperatur feststellen, ohne jedoch aus diesem allgemeinen Sinken der Fressstimmungskurven Schlüsse auf direkten Einfluss der Temperatur ziehen zu können. Ich sah davon ab, die Einzelkurven für diese allgemeinen Feststellungen zu verwenden, da sie durch individuelle Disposition der einzelnen Tiere eine Quelle von Beobachtungsfehlern bieten.

II.

Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen	Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen
F e b r u a r						M ä r z					
1	13.	6,1	765,1	48		17	1.	1,4	762,6	120	
2	14.	1,6	764,5	43		18	2.	2,8	761,7	80	
3	15.	1,4	763,8	74		19	3.	9,3	758,3	114	
4	16.	6,3	760,8	23		20	4.	11,4	756,0	83	
5	17.	-1,0	759,7	26		21	5.	12,5	759,1	93	
6	18.	-3,2	762,7	49		22	6.	13,6	759,1	110	
7	19.	-1,4	760,7	50		23	7.	6,3	755,1	87	
8	20.	-0,3	756,2	48		24	8.	1,2	754,7	97	
9	21.	1,6	759,4	56		25	9.	5,0	767,6	78	
10	22.	0,7	764,4	52		26	10.	6,0	760,6	85	
11	23.	1,9	766,2	52		27	11.	11,1	758,2	81	
12	24.	6,2	759,9	53		28	12.	8,2	764,5	119	
13	25.	6,9	757,1	63		29	13.	11,2	754,3	81	
14	26.	8,0	752,0	36		30	14.	10,8	755,1	94	
15	27.	9,0	747,2	84		31	15.	10,8	754,8	87	
16	28.	2,9	753,4	107		32	16.	11,6	751,4	25	
						33	17.	14,4	741,5	42	
						34	18.	6,6	744,2	68	
						35	19.	8,2	738,8	61	
						36	20.	12,9	745,2	49	
						37	21.	14,9	749,8	52	
						38	22.	16,4	750,1	52	
						39	23.	14,1	747,4	92	
						40	24.	11,7	749,9	66	
						41	25.	7,6	761,7	76	
						42	26.	9,7	758,7	57	
						43	27.	7,6	750,8	42	
						44	28.	13,7	750,4	52	
						45	29.	16,2	751,2	112	
						46	30.	18,2	751,0	61	
						47	31.	22,7	747,4	40	

Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen	Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen
A p r i l						M a i					
48	1.	17,7	750,4	40		78	1.	26,4	746,1	38	
49	2.	11,2	757,5	69		79	2.	11,9	750,5	64	
50	3.	14,5	755,4	37		80	3.	13,4	750,1	21	
51	4.	13,8	753,8	58		81	4.	16,2	742,8	24	
52	5.	17,5	748,2	76		82	5.	10,4	740,4	49	
53	6.	14,2	741,8	82		83	6.	5,6	748,1	50	
54	7.	4,8	744,4	107		84	7.	9,2	749,3	82	
55	8.	6,2	752,5	103		85	8.	12,2	753,3	46	
56	9.	7,1	754,7	39		86	9.	12,7	752,9	1	×
57	10.	5,7	746,7	66		87	10.	15,7	751,0	23	×
58	11.	2,9	746,5	58		88	11.	12,3	752,1	11	×
59	12.	3,8	744,5	58		89	12.	15,5	757,2	31	×
60	13.	4,2	752,9	37		90	13.	18,1	758,1	38	×
61	14.	4,0	758,0	48		91	14.	19,2	757,6	45	
62	15.	5,7	757,1	52		92	15.	20,4	755,4	32	
63	16.	10,8	749,7	62		93	16.	22,3	750,9	49	
64	17.	13,9	742,5	65		94	17.	17,8	744,5	46	
65	18.	12,1	750,8	31		95	18.	17,2	743,6	72	
66	19.	12,6	747,4	72		96	19.	11,4	753,0	64	
67	20.	7,6	751,8	71		97	20.	12,8	758,3	59	
68	21.	11,2	757,5	47		98	21.	18,9	759,2	69	
69	22.	12,9	758,9	59		99	22.	20,7	753,1	77	
70	23.	14,4	754,0	52		100	23.	9,2	758,6	50	
71	24.	17,1	748,8	50		101	24.	16,6	760,2	64	
72	25.	19,9	746,9	75		102	25.	19,6	762,1	43	
73	26.	18,9	750,9	45		103	26.	22,8	761,4	68	
74	27.	23,7	746,8	49		104	27.	26,9	754,0	59	
75	28.	24,8	751,7	63		105	28.	17,9	754,3	45	
76	29.	25,1	755,6	60		106	29.	25,7	754,9	89	
77	30.	26,6	751,7	46		107	30.	25,2	751,5	61	
						108	31.	27,7	751,0	67	

× Von einer andern Person gefüttert.

Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen	Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen
J u n i						J u l i					
109	1.	21,4	755,6	57		139	1.	16,6	756,1	45	
110	2.	27,0	755,0	56		140	2.	16,1	753,4	84	
111	3.	26,0	756,0	67		141	3.	18,8	751,4	65	
112	4.	26,8	756,4	59		142	4.	17,8	749,8	23	
113	5.	25,0	752,9	64		143	5.	15,6	749,0	19	
114	6.	22,0	754,4	43		144	6.	15,6	747,2	24	
115	7.	18,8	757,2	44		145	7.	19,8	746,5	59	
116	8.	20,9	756,4	32		146	8.	17,6	751,8	47	
117	9.	18,2	756,3	73		147	9.	17,4	754,0	26	
118	10.	19,2	749,2	79		148	10.	19,7	750,3	23	
119	11.	16,8	752,0	43		149	11.	21,0	749,8	30	
120	12.	8,2	752,3	40		150	12.	21,3	753,2	30	
121	13.	12,1	757,4	50		151	13.	23,4	755,5	31	
122	14.	14,7	764,7	40		152	14.	25,4	752,8	57	
123	15.	19,5	763,9	38		153	15.	23,8	743,7	30	
124	16.	20,8	761,0	73		154	16.	23,0	750,0	24	
125	17.	23,6	756,9	43		155	17.	17,6	755,3	64	
126	18.	27,4	752,8	76		156	18.	21,2	754,6	32	
127	19.	21,5	752,3	33		157	19.	17,1	752,6	26	
128	20.	17,6	755,0	46		158	20.	14,8	751,2	12	
129	21.	18,2	755,3	58		159	21.	13,8	753,6	57	
130	22.	19,0	755,6	71		160	22.	16,9	751,3	20	
131	23.	23,8	756,7	42		161	23.	18,4	749,2	46	
132	24.	14,0	753,4	57		162	24.	20,6	752,9	80	
133	25.	17,3	751,4	26		163	25.	21,5	754,4	22	
134	26.	18,2	755,0	48		164	26.	19,8	756,1	47	
135	27.	16,8	753,1	51		165	27.	23,9	758,0	14	
136	28.	15,0	757,4	32		166	28.	24,2	755,2	15	
137	29.	16,0	752,4	42		167	29.	17,4	752,3	26	
138	30.	15,2	756,6	61		168	30.	21,8	754,6	53	
						169	31.	22,6	754,4	38	

Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen	Ver- such	Da- tum	Tem- pera- tur	Baro- meter	Summe der Fleisch- stücke	Be- mer- kun- gen
A u g u s t						S e p t e m b e r					
170	1.	23,5	755,2	36		201	1.	23,0	753,2	71	
171	2.	19,0	757,8	83		202	2.	22,7	753,0	26	
172	3.	24,7	756,1	22		203	3.	20,4	755,2	24	
173	4.	24,6	751,1	40		204	4.	17,2	757,4	31	
174	5.	17,9	751,4	26		205	5.	18,4	756,3	42	
175	6.	17,6	749,9	32		206	6.	17,5	759,0	31	
176	7.	18,8	752,0	34		207	7.	18,5	761,4	57	
177	8.	12,5	751,9	34		208	8.	18,8	760,9	37	
178	9.	20,6	749,3	39							
179	10.	18,3	750,8	14							
180	11.	18,1	754,4	27							
181	12.	17,8	753,8	43							
182	13.	18,2	755,0	34							
183	14.	14,3	751,2	38							
184	15.	14,2	752,4	27							
185	16.	14,2	750,0	38							
186	17.	16,0	749,7	8							
187	18.	15,7	754,8	49							
188	19.	17,0	755,1	49							
189	20.	18,2	754,1	35							
190	21.	17,0	756,2	11							
191	22.	21,4	756,5	25							
192	23.	25,1	754,6	10							
193	24.	25,6	754,1	23							
194	25.	19,4	758,8	24							
195	26.	19,1	762,1	50							
196	27.	20,5	760,9	25							
197	28.	22,6	757,4	29							
198	29.	23,8	753,4	49							
199	30.	25,6	750,0	29							
200	31.	24,2	752,8	24							

Die statistische Methode.

Ich verwandte daher die statistische Methode und nahm die Summen der von 15 Tieren täglich gefressenen Fleischstücke. Sodann wurden die Daten von sämtlichen Tagen, welche die Temperatur

zwischen 0 und 5° C.

„ 5 „ 10° „

„ 10 „ 15° „

„ 15 „ 20° „

„ 20 „ 25° „

„ 25 „ 30° „

hatten, zusammengestellt und der tägliche Durchschnitt für Tage von dieser Temperaturstufe gezogen. Ich erhielt für diese Temperaturstufen die Daten 66, 64, 54, 46, 40 Fleischstücke, woraus sich als Durchschnittszahl:

Bei Temperatur von 0 — 5° C. = 66 Fleischstücke

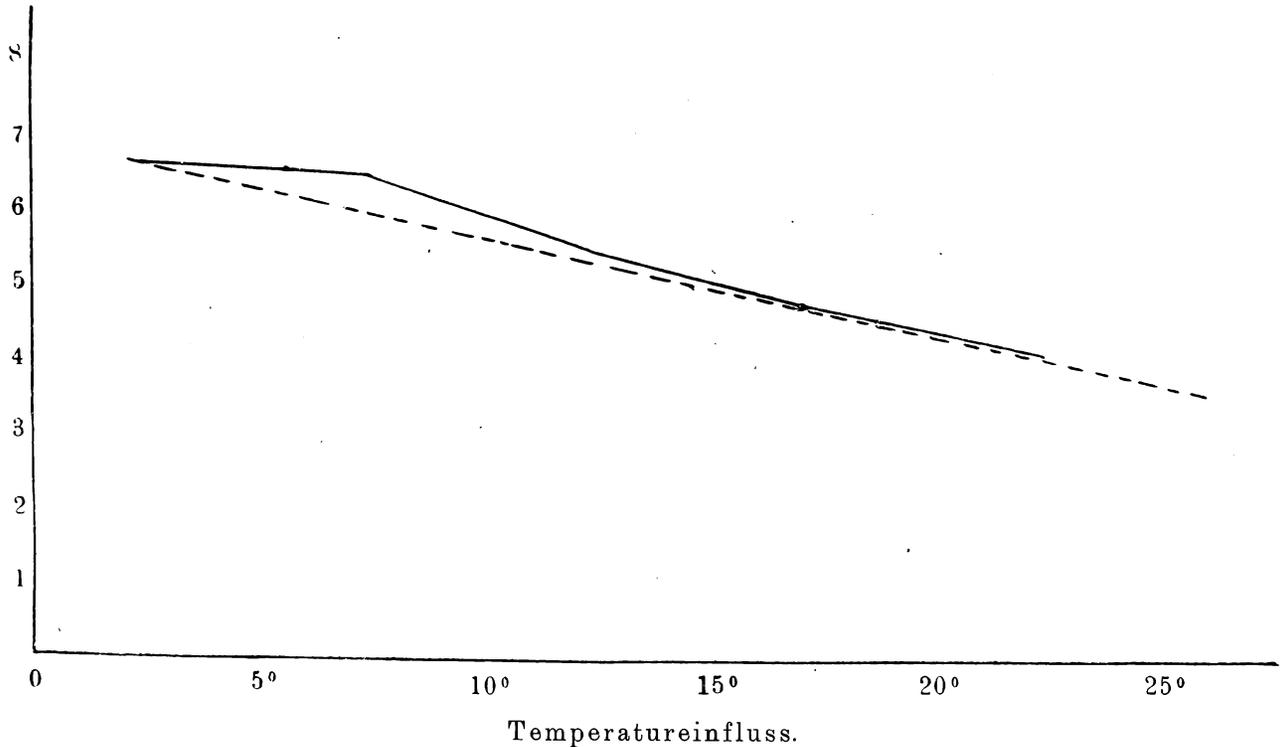
„ „ „ 5 — 10° „ = 64 „

„ „ „ 10 — 15° „ = 54 „

„ „ „ 15 — 20° „ = 46 „

„ „ „ 20 — 25° „ = 40 „

ergab. (Siehe Tabelle für Temperatur S. 36.)



III. Temperaturtabelle.
(Für die Zeit vom 13. Februar bis 8. September 1913.)

Tägliche Summe der Fleischstücke für die Tiere 1—15
bei einer Temperaturhöhe von:

Temperatur in Celsiusgraden

0—5°	5—10°	10—15°		15—20°			20—25°	Bemerkungen
		Übertr. 1864		Übertr. 1629 2935				
46	48	83	52	52	43	26	60	
74	53	93	69	112	33	32	46	
23	63	110	37	40	46	34	38	
50	36	81	58	76	58	14	60	
52	84	81	82	50	71	27	46	
53	114	94	65	75	57	43	38	
107	87	87	31	45	26	34	49	
120	78	25	72	24	48	8	89	
80	85	42	47	112	51	56	61	
97	119	49	59	61	32	49	67	
107	68	64	52	40	42	35	56	
58	61	92	64	76	61	11	67	
58	76	66	21	50	45	24	59	
37	57	52	44	75	84	50	64	
48	42	69	46	45	65	31	76	
107	103	37	1	24	23	42	57	
58	39	58	11	23	19	31	11	
58	66	82	59	31	24	57	23	
37	52	62	50	38	59	40	29	
48	57	65	40	45	47			
	76	31	12	46	26			
	103	72	57	72	23			
	39	71	34	69	64			
	66	47	38	64	26			
	52	52	27	43	20			
	71	52	38	45	40			
	50	64		44	47			
	82	21		73	26			
	50	62		79	83			
	40	<u>1864</u>		<u>1629</u>	<u>2935</u>			
Se. 1323	2017	3030		3559			956	
: 20 = 66	: 30 = 64	: 55 = 54		: 77 = 46			: 19 = 40	

Bei einer Temperatur von 0—5° C. = 66 Fleischstücke,
 „ „ „ „ 5—10° „ = 64 „ „
 „ „ „ „ 10—15° „ = 54 „ „
 „ „ „ „ 15—20° „ = 46 „ „
 „ „ „ „ 20—25° „ = 40 „ „

Diese Tabelle lässt in deutlichster Weise erkennen, dass die Zahl der gefressenen Fleischstücke direkt umgekehrt proportional der Temperaturhöhe ist, sodass wir, wenn wir die Zahlen in ein Koordinatensystem eintragen, eine schräge Linie erhalten. (Siehe Kurve S. 35.) Inwieweit sich daraus ein direktes Kausalverhältnis ableiten lässt, soll später noch erörtert werden.

Wie schon erwähnt, ergab ein blosser Vergleich der Fresskurve mit der Temperaturkurve, dass ein Einfluss von nur einem Witterungsfaktor nicht vorhanden sei, dass vielmehr ausser durch die Temperatur die Fresslust mindestens noch durch einen anderen Faktor und zwar wahrscheinlich durch den des Barometerstands beeinflusst würde. Ich versuchte also auf demselben Wege, wie vorhin, festzustellen, wie weit der Luftdruck tatsächlich in Frage kommt. Es wurden wieder für 15 Tiere die tägliche Summe der angenommenen Fleischstücke berechnet, sodann wurde die Summe der Fleischstücke aller derjenigen Tage addiert, welche den gleichen Barometerstand zeigten, und der Durchschnitt gezogen. Es wurden dabei folgende Barometerstufen zu Grunde gelegt: ¹⁾

von 742,5—747,5 mm
 „ 747,5—752,5 „
 „ 752,5—757,5 „
 „ 757,5—762,5 „

und dann

von 740—745 mm
 „ 745—750 „
 „ 750—755 „
 „ 755—760 „
 „ 760—765 „ ²⁾

Es ergab sich aus dieser Tabelle und der Kurve (S. 40) das Resultat, dass

bei Druck von	740,0—742,5	=	63	Fleischstücke
„ „ „	742,5—745,0	=	59	„
„ „ „	745,0—747,5	=	52	„
„ „ „	747,5—750,0	=	43	„
„ „ „	750,0—752,5	=	46	„
„ „ „	752,5—755,0	=	50	„
„ „ „	755,0—757,5	=	51	„
„ „ „	757,5—760,0	=	57	„
„ „ „	760,0—762,5	=	62	„

¹⁾ Siehe Tabelle IV S. 38.

²⁾ Siehe Tabelle V S. 39.

IV. Barometertabelle.

(Für die Zeit vom 13. Februar bis 8. September 1913.)

Tägliche Summe der Fleischstücke für die Tiere 1—15
bei einem Barometerstand von:

Druck in Millimetern:

742,5—747,5	747,5—752,5	752,5—757,5	757,5—762,5	Bemerkungen
	Übertr. 1605	Übertr. 1866 3369		
84	36 43	48 59 47	23	
68	25 40	63 64 29	26	
49	64 23	107 43 53	57	
92	52 26	83 44 38	56	
40	66 42	87 32 36	53	
107	42 65	97 73 83	80	
66	52 23	81 50 22	114	
58	112 19	94 43 27	93	
58	61 47	87 76 43	110	
65	40 23	69 46 34	85	
72	76 30	37 58 49	81	
75	103 24	58 71 49	76	
49	62 12	39 42 35	57	
38	31 20	37 57 11	48	
24	71 46	52 48 25	59	
46	50 40	47 51 23	38	
72	45 26	52 32 10	59	
24	63 32	60 61 10	69	
59	46 34	46 45 49	50	
30	64 26	31 84 24	64	
	21 34	45 26 70	43	
	50 39	32 30 26	68	
	82 14	64 31 24	73	
	1 38	77 57 31	14	
	23 27	59 64 42	24	
	11 38	45 32	50	
	49 8	89 26	25	
	61 29	57 57	31	
	67	56 80	57	
	79	67 22	40	
	1605	1866 3369		
Se. 1176	2483	4259	1723	
: 20 = 59	: 58 = 43	: 85 = 50	: 30 = 57	

Bei einem Druck von: 742,5—747,5 mm = 59 Fleischstücke,
 " " " " : 747,5—752,5 " = 43 " "
 " " " " : 752,5—757,5 " = 50 " "
 " " " " : 757,5—762,5 " = 57 " "

V. Barometertabelle.

(Für die Zeit vom 13. Februar bis 8. September 1913.)

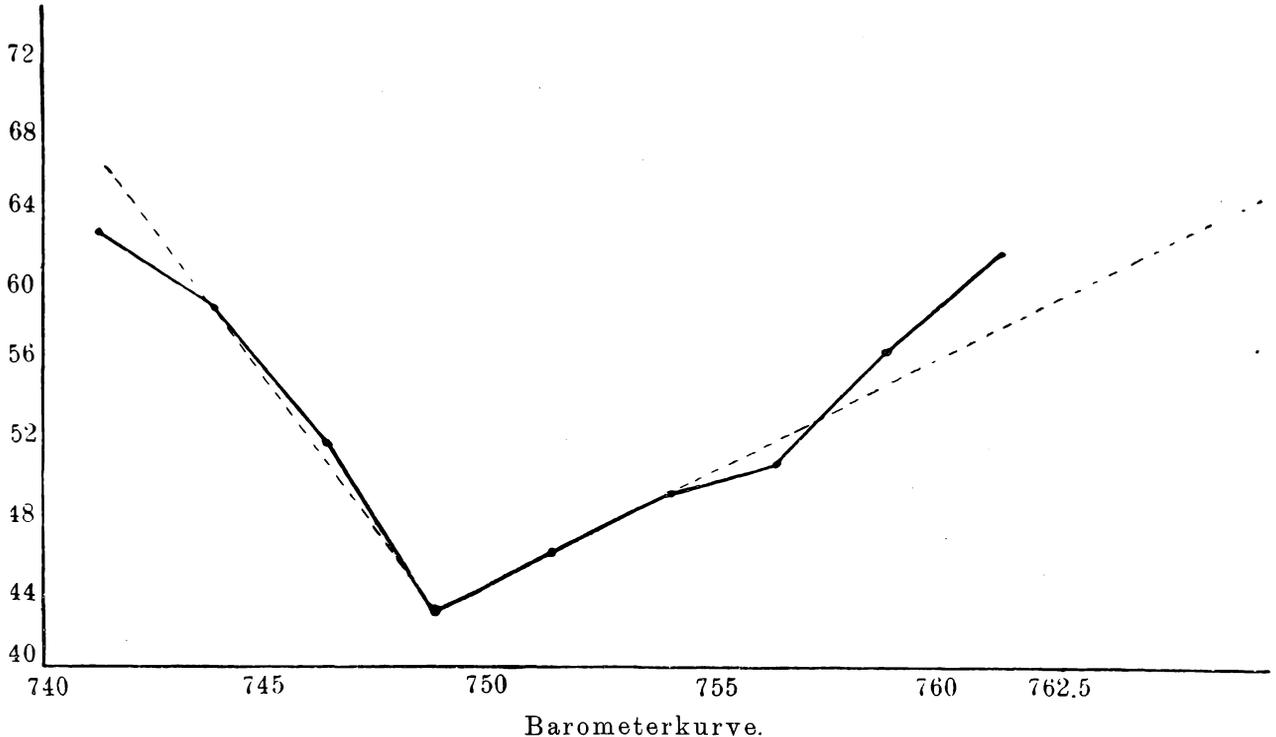
Tägliche Summe der Fleischstücke für die Tiere 1—15 bei einem Barometerstand von:

Druck in Millimetern:

740,— bis 745,—	745,— bis 750,—	750,— bis 755,—	755,— bis 760,—	760,— bis 765,—	765,— bis 770,—
		Übertr. 1499 2813	Übertr. 1731 3003		
42	84	36 64 80	26 56 24	43	48
68	61	107 77 64	48 67 10	74	52
82	49	97 45 22	56 59 24	23	78
107	64	81 89 26	53 44 31	49	
58	92	87 61 53	63 32 31	50	
65	66	25 67 38	114 73 61	52	
49	40	52 43 40	83 50 92	120	
46	76	42 43 26	93 43	80	
72	66	52 40 34	110 46	85	
42	58	112 76 34	87 58	119	
	62	61 33 14	81 71	76	
	72	40 57 27	94 42	63	
	50	58 26 43	57 48	64	
	75	103 51 38	69 32	43	
	49	39 42 27	37 61	68	
	38	37 84 38	48 45	64	
	50	31 65 49	52 31	38	
	82	71 47 35	47 64	73	
	79	52 26 10	59 47	50	
	23	45 23 23	60 14	26	
	19	56 30 49	31 29	40	
	24	64 57 29	38 36		
	59	21 24 25	45 83		
	30	46 32 70	32 22		
	30	1 26 26	59 34		
	46	23 12 59	69 49		
	32	11 57	50 11		
	39	49 20	70 25		
	8				
		1499 2813	1731 3003		
Se. 631	1523	3782	3184	1300	178
: 10 = 63	: 29 = 52	: 82 = 46	: 62 = 51	: 21 = 62	: 3 = 59

Bei einem Druck von: 740 bis 745 mm = 63 Fleischstücke,
 " " " " 745 " 750 " = 52 " "
 " " " " 750 " 755 " = 46 " "
 " " " " 755 " 760 " = 51 " "
 " " " " 760 " 765 " = 62 " "

angenommen werden, d. h. die grösste Fresslust zeigt sich bei den extremsten Barometerständen, während bei einem mittleren Barometerstand die Zahl der Fleischstücke am niedrigsten ist. Im Koordinatensystem eingetragen ergibt sich ungefähr ein Winkel von nicht ganz 90 Grad, dessen Scheitelpunkt bei einem mittleren Barometerstand zwischen 747,5 und 752,5 mm liegt.



Ausser Temperatur und Barometerstand spielen zweifellos noch andere Faktoren eine Rolle, sodass das Phänomen im ganzen ein sehr kompliziertes ist.

Zunächst ergaben Beobachtungen, die von Herrn cand. zool. Keitel gemacht wurden, dass bei unregelmässiger Fütterung die Axolotl und zwar speziell $\frac{1}{2}$ - bis 1jährige Larven in der Abenddämmerung lebhafter fressen als bei Tage. Auch ich konnte wiederholt konstatieren, dass die Axolotl bei Nacht besonders fresslustig sind. Auch habe ich bei all meinen Versuchen auf die Bewölkung geachtet, ohne jedoch zu finden, dass diese bei der Fütterung eine bemerkenswerte Rolle spielt. Da ich nun bei meinen Versuchen daran festhalten musste, die Tiere bei einer konstanten Tageszeit zu füttern, und da ich aus anderen Gründen, u. a. im Hinblick auf den vorhin hervorgehobenen Umstand, dass in den ersten Nachmittagsstunden stärkere Witterungsschwankungen vor-

kommen, die Fütterung bei Tage vorzog, so habe ich keine zu endgültigen Ergebnissen führende Untersuchung in Bezug auf diesen Punkt anstellen können.

Ich glaube weiterhin aus einem Vergleich der Fresslustkurven mit den Daten der Mondphasen behaupten zu können, dass jeweils bei Neumond ein Ansteigen der Fresslust zu beobachten ist. Doch sind die Unterschiede gegenüber den übrigen Mondphasen gering, dass es trotz der zahlreichen Daten nicht ausgeschlossen ist, dass vielleicht doch Zufall in Betracht kommen kann.

Inwieweit bei der Fresslust auch innere Zustände, z. B. die Fortpflanzungstätigkeit, in Betracht kommen, habe ich bei meinen noch nicht fortpflanzungsfähigen Tieren nicht feststellen können. Ich will aber nur darauf hinweisen, dass Haecker bei seinen Lernversuchen feststellen konnte, dass die wenigstens zum Teil von der Fresslust abhängigen „Rückfälle“ am häufigsten in der Fortpflanzungszeit auftraten; ausserdem war eine offenbar ebenfalls von äusseren Faktoren unabhängige kürzere Periodizität in Bezug auf das Auftreten von „Rückfällen“ deutlich erkennbar. Vielleicht steht damit die Periodizität in Zusammenhang, die sich bei den früher genannten und bei manchen anderen Einzelkurven in dem Auftreten von Maximis im ersten, und von Minimis im letzten Drittel jedes Monats bemerkbar macht. (Siehe Kurve III, IV, V.)

Über den möglichen Zusammenhang der Zahl der Kiemen- schläge mit Gefühlen beim Axolotl.

In einem der ersten Abschnitte habe ich bereits gesagt, dass der Axolotl als Zeichen einer heftigen Erregung Töne von sich gibt. Im folgenden Kapitel soll von diesen extremsten Erregungsformen, denen immerhin unnatürliche Verhältnisse wie z. B. ein grosser Schmerz oder zum mindesten eine sehr unangenehme Empfindung zu Grunde liegen, abgesehen werden und die in der gewöhnlichen Lebensweise des Axolotls bedingten Erregungen der Gegenstand unserer Untersuchung sein. Diese sind allerdings nicht ohne weiteres festzustellen. Ein unstetes Hin- und Herkriechen oder hastiges Schwimmen im Becken zeigen wohl Erregung an, sind aber deswegen nicht für unsere Versuche verwendbar, da uns keine Mittel zu Gebote stehen, sie zu messen. Nun hatte sich schon bei den gewöhnlichen Fütterungen vor allem bei den Lernversuchen rein erfahrungsmässig gezeigt, dass die Zahl der Kiemenschläge in einer gewissen Abhängigkeit von dem nervösen Zustand des Tieres steht; so sagt schon Haecker (siehe dort S. 4): „In dem verschiedenen Tempo dieser Bewegungen spielen sich auch Erregungen und Anstrengungen einigermassen regelmässig ab, so dass sie als

ein Index für die physiologischen und psychologischen Zustände angesehen werden können.“ (Vergl. S. 33, unter 12.)

Wir haben schon früher gesehen, dass die Zahl der Kiemenschläge eine nach dem Alter schwankende, aber für jedes Individuum konstant ist, solange das Tier ruhig im Aquarium liegt.

Ich habe nun versucht, die Beschleunigung der Zahl der Kiemenschläge auf verschiedene Weise künstlich zu erhöhen und zu messen. Zunächst wäre es ja denkbar gewesen, die Tiere durch plötzliche Wirkung von Reizen (leichte Nadelstiche, Lichtreize) in Erregung zu bringen, wobei vermieden würde, durch Geräusch und Erschütterung andere Faktoren mitwirken zu lassen. Es stellte sich indessen heraus, dass bei sehr schwachen Wirkungen keine Erregungen nachweisbar waren, bei stärkeren jedoch die Tiere zu lebhaftem Umherschwimmen veranlasst wurden, wobei ein Zählen der Kiemenschläge natürlich unmöglich war. Wenn die Tiere dann wieder in Ruhestellung übergegangen waren, so dauerte allerdings die Beschleunigung noch längere Zeit fort, aber es war selbstverständlich nicht zu entscheiden, inwieweit die Erhöhung der Zahl auf die Anstrengung der vorangegangenen Bewegungen zurückzuführen ist. Es ist immerhin vielleicht von Interesse, an einem Beispiel zu sehen, wie die vorangegangene durch Reizwirkung ausgelöste und mit Erregung verbundene Bewegung die Zahl der Kiemenschläge beeinflusst. Bei einem Tier, welches die normale Kiemenschlagzahl 10 hatte, erhöhte sich diese nach einem Stichreiz um das dreifache, wie man aus folgender Tabelle ersieht:

Schwimmen $3\frac{1}{2}$ Minuten, dann am Grunde

27	21	21
32	22	22
22	23	23
23	24	17
19	21	19
21	27 + L + B	16
20	12	22 + L
3 + L(uftholen) + 8	22	.
21 B(ewegung)	21	.
25	23	.
22	19	.
23	20	.
21	17	.
23	17	.

Es war deutlich zu erkennen, dass die Erregung noch lange Zeit fort dauerte, denn nach einer Stunde war die Durchschnittszahl noch 14. Dabei muss aber nochmals darauf hingewiesen werden, dass diese Erscheinung nur eine indirekte Wirkung des Reizes ist.

Babák hat bereits Kiemenschlagzählungen unternommen, aber nur zur Erforschung der Atemphysiologie. So hat Babák z. B. verändertes Kiemenschlagen in luftarmem Wasser konstatiert. Diese physiologischen Erscheinungen haben nichts mit unseren Erregungserscheinungen zu tun. Derartige physische Faktoren kann man leicht ausscheiden, wenn man stets genaue Kontrollzählungen vor jedem Versuch unternimmt.

Ich habe mir nunmehr Mühe gegeben, die Versuche eindeutiger zu machen, indem ich die Bewegung ausschaltete und den Axolotl zu fesseln versuchte.

Ich steckte einen Axolotl mit dem Kopf nach oben in ein enges Zylinderglas und füllte dann das Glas mit feuchtem Sand auf, sodass nur der Kopf frei blieb. Dieser wurde noch durch einen Korkring besonders fixiert.

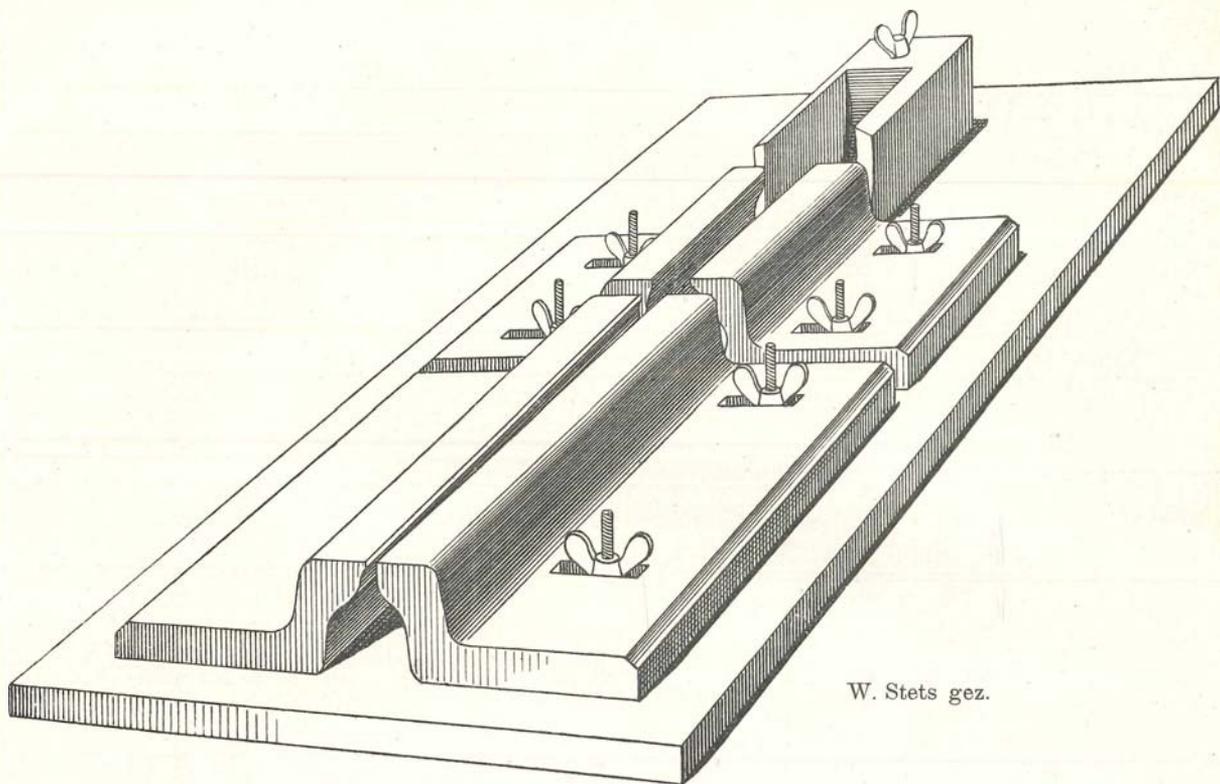
Ein ander Mal versuchte ich den Axolotl mit breiten Bändern zu umwickeln oder ihn in Stoff einzunähen, wobei Kopf und Beine frei blieben.

Statt Stoff verwandte ich auch einmal ein Netz, durch dessen Maschen ich die Beine des Tieres steckte. Das Netz wurde durch gespannte Fäden in gestreckter Lage gehalten, usw.

Alle diese Methoden erwiesen sich als vollkommen unzulänglich, da der muskulöse und glatte Axolotl sich aus allen zu befreien wusste, wenn auch unter grosser Anstrengung.

Ich konstruierte daher einen hölzernen Apparat (Seite 44), in welchen der Axolotl eingespannt wurde, und aus welchem er sich nur schwer befreien konnte.

Auf einem Brettchen (siehe Figur S. 44) war eine zerlegbare Holzform ausgebreitet, deren Hohlraum ungefähr der Form eines Axolotls glich. Die Form bestand aus fünf Einzelteilen, die sich gegeneinander verschieben und durch Flügelschrauben in jeder Stellung fixieren liessen, damit man Tiere in jeder Grösse einspannen konnte. Das Brett mit dem eingespannten Tier legte ich wie auch bei den anderen Fesselungsversuchen schräg ins Wasser, sodass der Axolotl mit einem leichten Kopfheben Luft holen konnte. Es war nun merkwürdig zu beobachten, dass bei dieser Ausschaltung von Bewegungen die Zahl der Kiemenschläge ungemein sank, bedeutend unter die Normalzahl. Diese geringe Zahl war aber nicht etwa ein Zeichen innerer und äusserer Ruhe. Die Tiere machten nach anfänglich unermüdlichen Fluchtversuchen schliesslich einen sehr ermatteten Eindruck, rührten sich auch nach der Befreiung nur schwach. Ja, ein Tier, das



W. Stets gez.

ich im Netz gefesselt hatte, fand ich am nächsten Morgen tot vor. Zum Fressen war selbstverständlich kein Tier zu bringen, und nach all diesen Resultaten musste ich die Ergebnislosigkeit der Versuche mit gefesselten Tieren erkennen.

So bin ich wieder darauf zurückgekommen, die Ausgangsbeobachtungen durch weitere Beobachtungen des freien Tieres zu vervollständigen.

So beobachtete ich z. B. sein Verhalten, wenn ich dicht vor ihm ein Stück Fleisch hinter einem Gitter bewegte oder einen zappelnden Wurm befestigte. Der Axolotl zeigte keine Beschleunigung der Kiemenschläge. Wohl aber war eine Zunahme zu verzeichnen, nachdem der Axolotl gefressen hatte, wie aus folgender Tabelle hervorgeht, welche bei einem Tier aufgenommen wurde mit der Durchschnittszahl von 7—8 Kiemenschlägen in einer Minute:

7	14	8	12 + L	16
11	11	8	10	11 + L
Fressen	16	8	15	.
13	16	12	10	.
11 + L	16	14	10	.
10	13 + L	16	10	.

Eine mässige Erhöhung der Kiemenschlagzahl 7 auf 11 setzt hier, wie man sieht, schon vor der Aufnahme des Fleisches ein. Ebenso wie bei jeder leichten Bewegung der Tiere Erhöhung auf 10 oder 11 wahrgenommen werden kann. Schon kurze Zeit darauf geht die Zahl von 13 auf 16 in die Höhe, und diese Erhöhung liess sich im ganzen etwa 45 Minuten verfolgen. Auch hier kann wohl nur die der Nahrungsaufnahme vorangehende Erhöhung als ein ziemlich reiner Ausdruck einer psychischen Spannung aufgefasst werden, während die Erhöhung nach dem Fressen zunächst mit der Schnappbewegung, dann aber vor allem mit dem Einsetzen der Verdauung zusammenhängen dürfte.

Ganz allgemein wurde festgestellt, dass dem Zuschnappen, wie überhaupt jeder Bewegung einige rasch sich folgende Kiemenschläge vorangehen. Und hierin kann in der Tat ein Beweis dafür gesehen werden, dass beim Axolotl die Zahl der Kiemenschläge durch eine rein psychische Reizung erhöht wird.

Im Zusammenhang damit möchte ich noch das vermehrte Kiemenschlagen bei beiden Geschlechtern bei den Fortpflanzungsgeschäften erwähnen. Ein solches ist auch dann zu erkennen, wenn die Tiere nicht in Bewegung sind, da aber wie oben gezeigt wird, die auf Bewegung erfolgende Erhöhung der Zahl der Kiemenschläge sehr lange fort dauert, so lassen sich auch hier keine genauen Zusammenhänge ermitteln.

Schluss.

Haecker veröffentlicht Seite 5 einen Ausspruch Edingers, „dass der Axolotl auf ganz bestimmte Reize, nämlich auf langsam einfallende Nahrung, eingestellt ist und nach allem schnappt, was gleichmässig langsam in sein Bassin fällt“. Eddinger hat auch folgenden Versuch angestellt:

„Wenn man die Tiere in hohen Akkumulatoren gläsern hält, so schnappen sie nach langsam sinkender Erde, die man hereinfallen lässt. Wenn man gleich danach einen Wurm hineinwirft, so lassen sie diesen, den sie sonst unfehlbar gepackt hätten, aus, weil der Fressreflex eben erst abgelaufen ist. Das alles verläuft so mechanisch, als ob man Blechmodelle vor sich hätte“.

An einer anderen Stelle, nämlich in seinem Vortrage über Tierpsychologie (1909) sagt Eddinger Seite 19: „An den mächtigen Axolotln ist kaum mehr als gelegentliches Fressen zu beobachten.“

Zu Anschauungen, wie die eben angeführten, würde wohl jeder kommen, der sich mit den Tieren im Aquarium in mehr gelegentlicher Weise beschäftigt. Die Vorstellung, die Tiere als Reflexmaschinen mit sehr einfachen und einfach

zu deutenden Reaktionen darzustellen, wird auch durch den Hinblick auf das einfach gebaute Gehirn gestützt, das auf den ersten Anblick noch als rein paläencephal gedeutet werden könnte. Eine Anschauung, die allerdings kürzlich durch die Untersuchungen von Bindewald (1913) über das Vorderhirn von *Amblystoma* auf ihr richtiges Mass zurückgeführt worden ist.

Nun ist aber schon, wie in der Einleitung hervorgehoben wurde, durch die von Haecker ausgeführten Lernversuche der Nachweis geliefert worden, dass nicht bloss die Reizreaktionen der Tiere wesentlich komplizierterer Natur sind, als man zu denken geneigt ist, sondern dass sogar schon neben den rein reflektorischen auch psychische Elemente eine gewisse Rolle spielen. Um nun Untersuchungen wie die von Haecker auf eine festere Basis zu stellen, ist im Vorhergehenden unternommen worden, die Reizreaktion des Axolotls möglichst genau zu analysieren und die neu gewonnenen Anschauungen besser zu begründen, dass auch schon bei diesen niedrig stehenden Wirbeltieren die einzelnen Lebensäusserungen komplexe, in der Regel von komplexen Faktoren abhängige Prozesse sind.

Schon die einfache Wiederholung der Versuche von Edinger zeigt die Schwierigkeit einer eindeutigen Betrachtung. So habe ich Tiere verschiedenen Alters in hohen Gläsern von verschiedener Weite gehalten und Erde, Würmer, Fleisch hineinfallen lassen. Die Reaktionen waren bei jedem Tiere immer wieder anders.

Ähnliches gilt, wenn in einzelnen Fällen beobachtet wurde, dass $\frac{1}{2}$ jährige Tiere im Gegensatz zu der oben mitgeteilten Angabe von Edinger, wonach der Axolotl nur auf bewegtes Futter reagiert, das Fleisch vom Boden aufnahmen oder wenn zahlreiche Tiere, nachdem ihnen längere Zeit Fleischstückchen ruhig vor die Schnauze gehalten waren, diese aufnahmen, obwohl die beim Hinreichen notwendig erfolgenden Bewegungen schon längere Zeit vorübergegangen waren. Auch beobachtete ich einmal, dass ein Axolotl einen lebenden Wurm verfolgte. Er schnappte nicht etwa gleich, sondern folgte dem Wurm, der am Boden längs der Scheibe entlang kroch, die Hälfte des Aquariumumfanges mit leicht geöffnetem Maul und gesenktem Kopf, bis er endlich zufasste.

Dass bei solchen Beobachtungen etwas modifizierte äussere Bedingungen eine Rolle spielen können, ist ja ohne weiteres klar. Aber nach all meinen Beobachtungen kommen in vielen Fällen sicher auch individuelle Unterschiede in Betracht, wie auch Haecker solche bei seinen Lernversuchen aufzuweisen

versucht hat, und Powers berichtet sogar von ganz verschieden ausgeprägten Charakteren und Lebensgewohnheiten der einzelnen Individuen.

Das Hauptresultat scheint mir aber weniger darin zu liegen, dass das Vorhandensein individueller Unterschiede noch wahrscheinlicher gemacht wurde, vielmehr darin, dass gezeigt werden konnte, wie auch bei verhältnismässig einfachen Reaktionen, z. B. bei der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme und bei der Kiemenschlagbewegung wohl fast immer eine ganze Reihe von äusseren und inneren Faktoren zusammenwirken, sodass jede experimentelle Untersuchung auch schon bei diesen niederen Tieren auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten stösst, wenn es sich um die Heraushebung oder Elimination einzelner Ursachen handelt. Diese Komplexität der Faktoren tritt zum Beispiel zu Tage, wenn bei den Verschiedenheiten der Fressstimmung mindestens Temperatur und Luftdruck immer in gleichzeitiger Weise wirken und wenn die Zahl der Kiemenschläge durch erhöhtes Sauerstoffbedürfnis, durch jede auch noch so leichte Bewegung, vielleicht auch schon durch psychische Spannung alteriert werden kann.

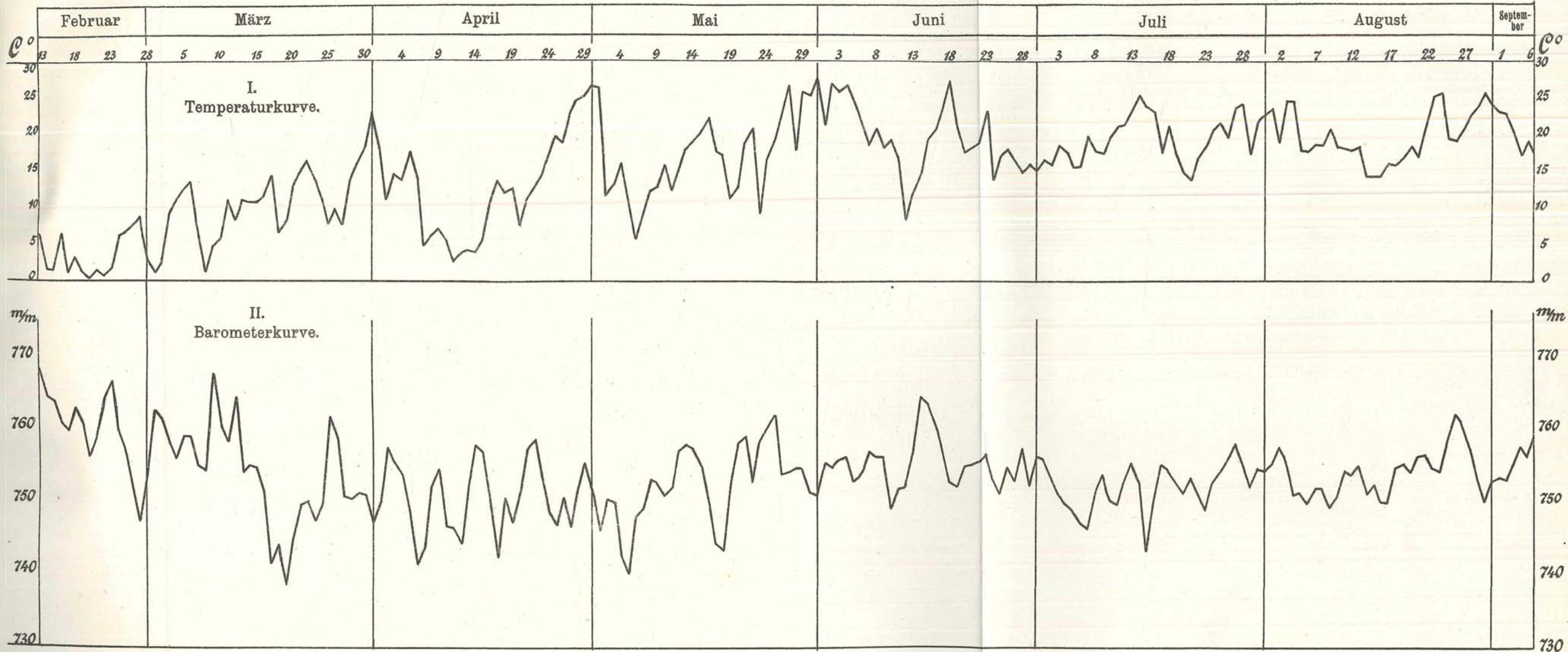
Literaturangabe.

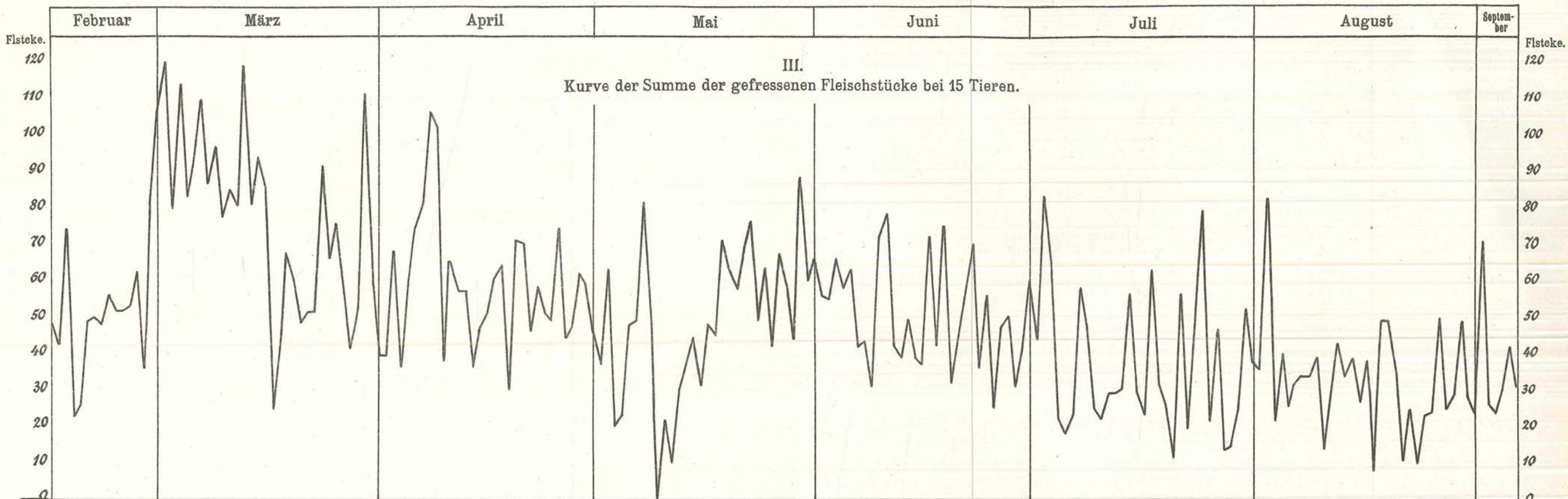
1870. **Tegetmeier**: On *siredon mexicanus*. Proc. Zool. Soc. London.
1872. **Dugès, M. A.**: Note sur une nouvelle espèce d'axolotl (*Le siredon Dumérilii*). Ann. des sc. naturelles. 5. série. Zool.
1876. 1. **Chauvin, M. v.**: Über die Verwandlung der mexikanischen Axolotl in *Amblystoma*. Z. w. Z. Bd. 27 S. 522.
2. **Hartmann**: Über die Umwandlung von *Siredon lichen* in *Amblystoma mexicanum*. Sitz. Ber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin.
3. **Weismann, A.**: Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein *Amblystoma*. Stud. z. Descendenztheorie. Bd. II S. 263.
1881. 1. **Carlin, W. E.**: Observations on *siredon lichen*. Americ. Natur. Bd. 18 S. 810.
2. **Gasco, F.**: Les amours des axolotls. Zool. Anz. 4. Jahrg. S. 313 und 328.
1882. 1. **Bedriaga, J. v.**: Über die Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Bd. 5 S. 265.
2. **Carbonnier, M.**: Note on the habits and the rearing of the axolotl *Ambl. mex.* Proc. U. S. Nat. Mus. Bd. V S. 221.
1883. 1. **Blumm**: Züchtung des mexikanischen Kiememolches Axolotl. 12. Ber. Naturf. Ges. Bamberg 1883.
2. **Chauvin, M. v.**: Über die Fortpflanzung von *Amblystoma*. Zool. Anz. 6. Jahrg. S. 513.
1884. **Snelleman, G. F.**: Spawning of the axolotl. Amer. Natur. Bd. 18 S. 88.

1885. 1. **Chauvin**: Über die Verwandlung der mexikanischen Axolotl in *Amblystoma*. Z. w. Z. Bd. 41.
 2. **Kollmann, J.**: Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonenlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. Verhandlungen der naturforschenden Gesellsch. in Basel. Bd. 7 S. 387
 3. **Shufeldt, R. W.**: The mexican axolotl and its susceptibility to transformations. Bd. 6.
1887. **Call, R. E.**: Amer. Natur. Bd. 21 S. 298.
1889. 1. **Hay, O. P.**: Notes on the habits of some *Amblystomas*. Amer. Natur. Bd. 23 S. 602.
 2. **Hitchcock, F. R.**: Notes on the larvae of *Amblystoma*. Trans. Ac. Sc. New York. Bd. 7.
1890. **Zeller, E. v.**: Über die Befruchtung der Urodelen. Z. w. Z. Bd. 49.
1891. **Zeller, E. v.**: Berichtigung betr. die Samenaufnahme der weiblichen Tritonen. Z. w. Z. Bd. 50 S. 737.
1892. **Osborn**: Some biological notes on *Ambl. tigr.* Science. Bd. 20 S. 51.
1896. 1. **Brunner, H. L.**: Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandrinen. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. S. 395.
 2. **Kingsbury, B. F.**: Spermathecae and fertilisation in american urodela. Trans. Am. Micr. Soc. Bd. 17.
 3. **Wolterstorff, W.**: Über die Neotenie der Tritonen. Zool. Garten. XXXVII.
1899. **Zeller, E. v.**: Zur Neotenie der Tritonen. Z. w. Z. LXV. S. 23.
1902. **Werner, F.**: Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. Bd. 22 S. 737.
1903. 1. **Gadow, H.**: The mexican axolotl. Nature Bd. 67 S. 330.
 2. **Powers, J. H.**: The causes of acceleration and retardation in the metamorphosis of *Ambl. tigr.* Amer. Natur. Bd. 37 S. 385.
1904. 1. **Parker, G. H.**: The sensory reactions of *Amphioxus*. Proc. Am. Ac. Arts and Sc. Bd. 43.
 2. **Yerkes, R. M.**: Inhibition and reinforcement of reactions in the frog. Journ. Cont. Neur. and Psych. Bd. 14 S. 124.
1905. 1. **Ditmars, R. L.**: The Batrachians of the vicinity of New York Cit. Americ. Museum of natural history.
 2. **Yerkes, R. M.**: The sense of hearing in frogs. Journ. Cont. Neur. and Psych. Bd. 15 S. 279.
 3. **Zeller, E. v.**: Untersuchungen über die Samenträger und den Kloakenwulst der Tritonen. Nachgelassene Arbeit. Z. w. Z. 79.
1906. 1. **Guide to the gallery** of Reptilia and Amphibia in the department of zool of the British Museum. London.
 2. **Smith**: Umwandlung des Axolotl in *Amblystoma*. Science News 24.
1907. 1. **Babák, E.**: Zur Frage über das Zustandekommen der Atembewegung bei Fischen. Pflüg. Arch. 119.
 2. **Heß, C.**: Untersuchung über den Lichtsinn und Farbensinn der Tagvögel. Arch. f. Augenheilk. Bd. 57.
 3. **Lafite-Dupont**: Recherches sur l'audition des poissons. C. R. Soc. Biol. Paris. Bd. 63 S. 710.

4. Powers, J. H.: Morphological variation and its causes in *Ambl. tigr.* Univ. Stud. Nebraska Lincoln. Bd. 7 S. 197.
1908. Nicoliades: Die Atembewegung der Amphibien und ihre Registrierung. Zentr. Bl. f. Phys. Bd. 22 S. 753.
1909. 1. Babák u. Künová: Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegung bei den Urodeen. Pflüg. Arch. Bd. 130 S. 444.
 2. Babák u. Roček: Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflüg. Arch. Bd. 130 S. 477.
 3. Babák u. Künová: Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. Pflüg. Arch. Bd. 130 S. 481.
 4. Coghill, G. E.: The reaction to tactile stimuli and the development of the swimming movement in embryos of *Diemyctylus torosus*. Journ. of Comp. Neur. and Psych. S. 83.
 5. Edinger u. Claparède: Über Tierpsychologie. 2 Votr.
 6. Heß, C.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Arch. f. Augenheilkunde. Erg. Heft Bd. 64 S. 1.
 7. Washburn, M. F.: The animal mind. New York.
1910. 1. Heß, C.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Reptilien und Amphibien. Arch. f. Phys. Bd. 132.
 2. Heß, C.: Über den angeblichen Nachweis von Farbensinn bei Fischen. Arch. f. Phys. Bd. 134 S. 1.
 3. Heß, C.: Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Arch. f. Phys. Bd. 136.
 4. Pearce, A. S.: The reactions of amphibians to light. Proc. Am. Ac. Arts Sc. Bd. 45 S. 161.
1911. 1. Babák, E.: Über den provisorischen Atemmechanismus bei Fischembryonen. Science N. S. Bd. 37.
 2. Babák, E.: Über den Nachweis einer wahren (Sauerstoffmangei) Dyspnoë beim Frosche. Folia neurobiol. Bd. 5 Heft 6.
 3. Heß, C.: Untersuchungen über das Sehen und die Papillenreaktion von Tag- und Nachtvögeln. Arch. f. Augenheilk. Bd. 69.
 4. Romeiss: Zur Frage der Schlafstellung bei Fischen. Biol. Zentralbl. Bd. 31 S. 183.
 5. Smith, B. G.: Note on the natural history of *Ambl. jeffers.*, *Ambl. punctat.* and *Ambl. tigr.* Bull. Wisconsin Nat. Hist. Soc. Bd. 9 S. 14.
 6. Werner, F.: Über die Schlafstellung der Fische. Biol. Zentralbl. Bd. 31 S. 41.
1912. 1. Babák, E.: Über die Temperaturempfindlichkeit der Amphibien. Zeitschr. f. Psych. u. Phys. 2. Abt. Zeitschr. f. Sinnesphys. Bd. 47 S. 34.
 2. Haecker, V.: Über Lernversuche bei Axolotln. Arch. f. Psych. Bd. 25.
1913. Bindewald, C.: Das Vorderhirn von *Ambl. mexicanum*. Arch. f. mikr. Anat. Abt. 1. Bd. 84.

Tafel I.





5
4
3
2
1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen und Berichte aus dem Museum für Naturkunde und Vorgeschichte in Magdeburg](#)

Jahr/Year: 1915-1924

Band/Volume: [III](#)

Autor(en)/Author(s): Leffler Olga Helma

Artikel/Article: [Zur Psychologie und Biologie des Axolotls. 1-49](#)