

Die Fortpflanzungsstrategie weiblicher Japanischer Teichfrösche *Rana porosa brevipoda* ITO, 1941 in Kyoto, Japan

(Salientia: Ranidae)

MASAFUMI MATSUI & YASUHIRO KOKURYŌ

mit 7 Abbildungen

Abstract

Reproductive characteristics of female *Rana porosa brevipoda* were studied at Iwakura, Kyoto, Japan. Breeding lasted long between late April and mid July, and some females possessed asynchronous ovaries. Further, relative weights of fat bodies, ovaries and oviducts exhibited high variabilities. These characteristics were supposed to be caused by (1) the multiple spawns by the older females and (2) the participation of young females which got mature during the season. Prolonged breeding in *R. porosa brevipoda* was regarded as a strategy for efficiently utilizing closed environments of rice fields in competition with sympatric anuran species, especially with *Rana nigromaculata*.

Einleitung

Die Fortpflanzungsbiologie paläarktischer Froschlurche zieht schon seit langem die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich, was seinen Niederschlag in einer Sammlung ausführlicher Literatur fand. Insbesondere *Rana temporaria* und *Bufo bufo bufo* sind intensiv aus ökologischem, physiologischem und endokrinologischem Blickwinkel untersucht worden, wie aus den Studien ihres Fortpflanzungszyklus, ihrer Laichmenge und hormoneller Regelmechanismen hervorgeht (zum Beispiel MARCH 1937, LOFTS et al. 1972, KOSKELA & PASANEN 1975, JØRGENSEN et al. 1979). Beide Arten sind Frühlaicher, die sich kurz nach der Überwinterung im zeitigen Frühjahr fortpflanzen. Im Gegensatz dazu gibt es wenige Berichte, über Spätlaicher, also Froschlurche, die erste einige Zeit nach dem Überwintern ablaichen (JUSZCZYK & ZAMACHOWSKI 1973).

Die Japanischen Inseln liegen am östlichen Rand Eurasiens, sie weisen warme Temperaturen und reichlich Niederschläge auf. Da der größere Teil des Tieflandes der Inseln mit Reisfeldern bebaut ist, benutzen verschiedene Arten von Anuren, die dort häufig sind, diese künstlichen Gewässer als Laichplätze. Die Laichchöre verschiedener Arten sind lange zu hören, gewöhnlich zwischen April und August, wenn die Reisfelder unter Wasser stehen. *Rana japonica* und *Bufo japo-*

nicus, die beide Frühlaicher sind und jeweils den europäischen *R. temporaria* und *B. bufo* phylogenetisch und ökologisch nahestehen, sind in den Ebenen der Hauptteile der Japanischen Inseln weniger vorherrschend als die Spätlaicher.

Der Japanische Teichfrosch *Rana porosa* gehört zu den Froschlurchen, die die Reisfelder bewohnen. Er steht phylogenetisch und ökologisch den Formen des europäischen *Rana-esculenta*-Komplexes nahe. Die Art ist lange mit einem anderen Teichfrosch, *R. nigromaculata*, verwechselt worden, hat aber abweichende morphologische und physiologische Merkmale und wird derzeit als gute Art anerkannt, die auf Honshu und Shikoku (Japan) endemisch ist. Die Laichzeit dieser Art ist lang, und es ist charakteristisch, daß geschlechtsreife Weibchen manchmal asynchrone Ovarien haben, die zwei Eisätze enthalten, die nicht gleichweit entwickelt sind. Auch in dieser Hinsicht unterscheidet sich *R. porosa* deutlich von *R. nigromaculata*, die innerhalb kurzer Zeit laicht (TING & BORING 1949, MARUYAMA 1979).

Die vorliegende Arbeit berichtet über Ergebnisse quantitativer und qualitativer Analysen der Fortpflanzungsfähigkeit von *R. porosa* und diskutiert Ursache und ökologische Bedeutung der verlängerten Laichzeit dieser Art.

Material und Methoden

Rana porosa wird derzeit in zwei Unterarten unterteilt. Die hier behandelte Population gehört der Unterart *brevipoda* an. Das Untersuchungsgebiet liegt in Iwakura, Sakyo-ku, nördlichen Vororten von Kyoto (35° 05' N, 135° 48' O, 80—100 m ü. M.). Die Reisfelder werden im Norden und Westen von niedrigen Bergen, im Osten von einem kleinen Fluß und im Süden von Siedlungen umgeben. Die Gesamtfläche beträgt ungefähr 50 ha. Die Reisfelder werden gewöhnlich Ende April von den Bauern künstlich überflutet. Im Untersuchungsgebiet haben wir die Froschlurche *Hyla japonica*, *Rana japonica*, *R. nigromaculata*, *R. rugosa*, *R. limnocharis* und *Rhacophorus schlegelii* gesammelt. Die aktive Jahreszeit von *Rana porosa brevipoda* in dieser Region beginnt Ende April und endet Anfang Oktober. Zwischen April und Oktober in den Jahren 1979 und 1980 haben wir einmal monatlich Stichproben entnommen und im Mai, wenn die Paarungsaktivität am höchsten ist, drei Stichproben in beiden Jahren. Wir gingen gewöhnlich tagsüber (9.00 bis 18.00 Uhr) entlang der Reisfelder und nahegelegener kleiner Fließgewässer und fingen die Frösche von Hand oder mit tiefen Netzen. Innerhalb von sechs Stunden nach dem Fang wurden die Frösche in käuflichem Formalin (10%) abgetötet und darin auch aufbewahrt. Nach Messung der Körperlänge (Schnauzenspitze bis After) (SLV) und des Körpergewichtes (BW) der feuchten Frösche haben wir sie seziiert und das Geschlecht bestimmt. Den Weibchen entnahmen wir Ovarien, Ovidukte und Fettkörper, die wir auf einer Sartorius-Waage wogen, gerundet auf 1 mg. Weibchen, bei denen die Ovulation abgeschlossen war, bezogen wir nicht in die Analysen ein. Den Durchmesser und die Färbung der Eier in den Ovarien haben wir unter einem mit Okularmikrometer ausgestatteten Stereomikroskop festgestellt.

Ergebnisse

Da die Ergebnisse von 1979 und 1980 fast nicht voneinander abwichen, beziehen sich die folgenden Angaben prinzipiell auf Daten von 1980.

Eier und Ovarien: Durch Sektion von Weibchen aus jeder Stichprobe konnten die Eier in den Ovarien in fünf Stadien eingeteilt werden, und zwar nach Durchmesser und Färbung.

- I: Ungefähre Größe bis 300 μ . Transparentes Cytoplasma; prävitellogen.
- II: Größe 300-600 μ . Pigment formiert sich, hellgelb bis gelb; vitellogen.
- III: Größe 600-1 000 μ . Hemisphären differenziert; hellgelber vegetativer, hellgrauer animaler Pol; vitellogen.
- IV: Größe 1 000 μ und mehr. Hemisphären deutlich differenziert, weißer vegetativer, grauer animaler Pol; allgemeines Aussehen nicht von ovulierbaren Eiern zu unterscheiden; spät- bis postvitellogen.

O: Atretische Eier.

Daraufhin wurde der Entwicklungszustand der Ovarien für folgende sechs Typen an Hand der überwiegenden Eistadien bestimmt (Abb. 1).

- A: Überwiegend Eier des Stadiums I.
- B: Überwiegend Eier des Stadiums II.
- C: Überwiegend Eier des Stadiums III.



Abb. 1. Ovarien von *Rana porosa brevipoda* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Erklärung der Typen (A—F) siehe Text.

Ovaries of *Rana porosa brevipoda*, showing different stages of development. For the explanation of each type (A—F), see the text.

- D: Überwiegend Eier des Stadiums IV.
- F: Überwiegend Eier des Stadiums I und II und eine kleine Anzahl corpora atretica des Stadiums O.
- E: Inhalte asynchron: Eier des Stadiums II oder III gemischt mit Stadium IV. Volumen der Ovarien gewöhnlich größer als bei Typ B.

Offensichtlich entwickelt sich ein Ei in der Reihenfolge I — II — III — IV. Das dunkle atretische Ei (Stadium O) degeneriert anscheinend. An Hand der Verteilungsmuster dieser vier Arten von Eiern kann man annehmen, daß sich die Ovarien in der Reihenfolge A — B — C — D — F entwickeln. Der Zustand der Ovarien des Typs F zeigt offenbar die Beendigung der Eiablage an. Demgegenüber kann die Stellung der asynchronen Ovarien des Typs E nicht so einfach bestimmt werden. Zumindest sind sie aber als weiter entwickelt anzusehen als solche der Typen A, B und C. Da den Weibchen von *Rana porosa* offensichtliche sekundäre Geschlechtsmerkmale fehlen, betrachten wir Individuen, die Ovarien des Typs D, E oder F haben, als Adulti und solche mit denen des Typs C als Subadulti.

Wachstum und Geschlechtsreife: Die Individuenzahl, die wir bei jeder Stichprobe gesammelt haben, reichte im allgemeinen nicht aus, um das Wachstum der Körpergröße abzuschätzen. In einigen Fällen konnten jedoch Größengruppen aus der Häufigkeitsverteilung der SVL ausfindig gemacht werden (Abb. 2). So ließen sich zum Beispiel aus der Stichprobe vom April 1980 drei Gruppen mit der von CASSIE (1954) entwickelten Methode differenzieren. Jede dieser drei Größengruppen besaß mittlere SVL von $28,0 \pm 3,3$ ($X \pm S$, in mm), $39,5 \pm 3,0$ und $56,0 \pm 5,0$. Diese drei Gruppen scheinen aber nicht wirkliche „Alters“-Gruppen darzustellen, wie aus der folgenden Beobachtung offenbar wird.

Frisch metamorphosierte Fröschen verließen das Wasser erstmals Ende Juli, aber wir fanden auch im August viele Kaulquappen. So dauerte die Metamorphose bis September. Die mittlere SVL frisch metamorphosierter Frösche war ungefähr 25 mm. Wie die SVL-Häufigkeitsverteilung in Abb. 2 zeigt, konnten metamorphosierte Frösche (0 Jahre = Jahrgang 0), deren SVL kleiner als 40 mm war, Mitte August deutlich von größeren Individuen unterschieden werden, die älter als ein Jahr waren. Die SVL frisch verwandelter Frösche variierte aber beträchtlich, und die Häufigkeitsverteilung deutete darauf hin, daß einige Größengruppen vorhanden waren. Im September war die Variation der SVL von 0-Jahrgangs-Fröschen gleichermaßen groß, und sowohl am Anfang wie am Ende des Monats wurden drei Höhepunkte beobachtet. Es ist offensichtlich, daß Größengruppen, wie sie von diesen Spitzen dargestellt werden, in Beziehung zu den zwei kleineren Größengruppen stehen, die in der Stichprobe vom April gefunden wurden. Der ähnliche SVL-Bereich deutet darauf hin. Folglich betrachten wir die zwei Größengruppen, die sich aus den im April gesammelten Individuen von weniger als 48 mm Körperlänge zusammensetzen, als Vertreter der gleichen Altersgruppe, das heißt, diese Gruppe von Fröschen überwinterte einmal (Jahrgang 1).

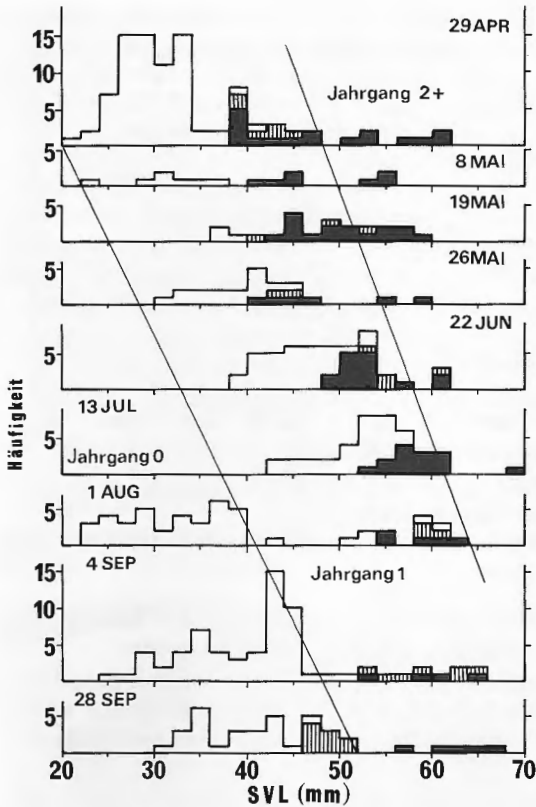


Abb. 2. Häufigkeitsverteilungen der SVL weiblicher *Rana porosa brevipoda* während aufeinander folgender Zeitabschnitte, 1980. Weiß = juvenile Exemplare, gestrichelt = Subadulti, schwarz = Adulti. Frequency distributions of SVL of female *Rana porosa brevipoda* during consecutive time intervals, 1980. Open symbols = immature individuals; hatched symbols = subadults; closed symbols = adults.

Das Wachstumsmuster von *Rana porosa brevipoda* in Kyoto läßt sich wie folgt zusammenfassen: Die Metamorphose ging zwischen Ende Juli und September bei mittlerer SVL von 25 mm vonstatten. Juvenile Weibchen des Jahrgangs 0 begannen die Überwinterung gegen Oktober; die maximale Körperlänge war dann 52 mm. Frösche des Jahrgangs 1, die die Überwinterung im April beendeten, behielten ihr schnelles Wachstum bei. Daher konnten sie im August an der Körperlänge nicht von den zweijährigen oder älteren Individuen (Jahrgang 2+) unterschieden werden.

Unterschied man Erwachsene und Jungtiere (einschließlich Subadulti) am Entwicklungszustand der Ovarien, so waren unter den frisch verwandelten Fröschen des Jahrgangs 0 im August und Anfang September keine Adulti. Größere Individuen (= 44 mm) des Jahrgangs 0, die Ende September gesammelt wurden, hatten jedoch mäßig entwickelte Ovarien und wurden als Subadulti betrachtet; dies waren 33% des Jahrgangs 0. Zwischen April und Juli waren die älteren Frösche des Jahrgangs 2+ alle geschlechtsreif, dagegen aus dem Jahrgang 1 nur die größeren Exemplare. Wie Abb. 2 zeigt, tritt die Geschlechtsreife nicht bei

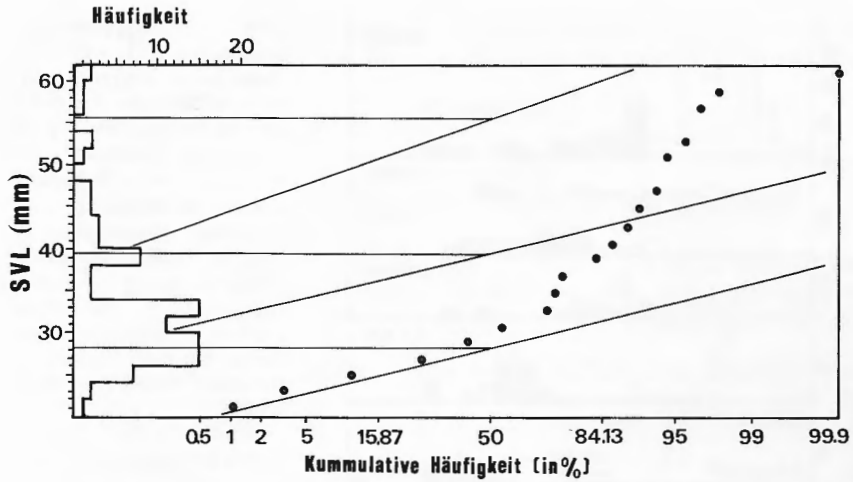


Abb. 3. Populationsstruktur weiblicher *Rana porosa brevipoda*, gesammelt am 29. April 1980. Originaldaten aufgetragen auf Wahrscheinlichkeitspapier.
 Structure of the female *Rana porosa brevipoda* population, collected on 29 April 1980. Original data plotted on a probability paper.

einer bestimmten Körpergröße ein. So war im Jahrgang 1 das kleinste geschlechtsreife Weibchen in der später gesammelten Stichprobe größer.

Der Anteil geschlechtsreif gewordener Individuen betrug im Jahrgang 1 im April nur 10%, stieg aber Anfang Mai auf 36% und erreichte Mitte Mai 67%. Dieser Anteil fiel später etwas, auf 19 bis 36%. Ende September hatten alle die Geschlechtsreife erlangt.

Jahreszyklen der Fortpflanzungsorgane: Wir analysierten bei erwachsenen Weibchen (Ovartypen D, E und F) im Verlauf des Jahres stattfindende Änderungen des Gewichtes der Fettkörper, Ovarien und Ovidukte, ausgedrückt als relative Anteile des Körpergewichtes (BW).

Fettkörperzyklus. Die im Verlauf des Jahres stattfindende Veränderung des relativen Fettkörpergewichtes (FBI) ist in Abb. 4 aufgezeigt. Alle Exemplare, die im April und Mai gesammelt wurden, besaßen extrem niedrige und fast konstante FBI. Bei Individuen mit Ovartyp D lag der mittlere FBI in jeder Stichprobe während dieses Zeitraums im Bereich von 0,04 bis 0,2%; zwischen den Proben bestanden nur geringfügige Unterschiede. Im Juni stieg der mittlere FBI ($X=0,38\%$), und der größte Wert erreichte 2,5%, aber die Variationsbreite war so groß, daß kein Unterschied zwischen April-Mai-Proben gefunden wurde. Der mittlere FBI der Individuen mit Ovarien des Typs E war hoch (1,1%), aber die Variationsbreite überlappte mit denen der Exemplare mit Ovartyp D. Im Juli stieg der FBI weiter an. Die Mittelwerte für Exemplare mit Ovarien des Typs E und F erreichten 2,2 und 3,2%. Der höchste FBI von Weibchen mit Ovartyp F war 5,4%. Das Mittel (3,2%) lag deutlich höher als das von Individuen mit Ovartyp D ($X=1,1\%$).

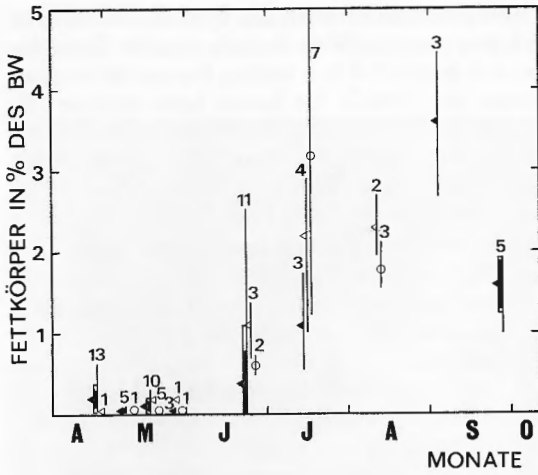


Abb. 4. Jahreszyklus der Größe der Fettkörper von *Rana porosa brevipoda* in % des Körpergewichtes (BW). ▲ = Mittelwerte für Individuen mit Ovarotyp D, △ = Mittelwerte für Ovarotyp E, ○ = Mittelwerte für Ovarotyp F. Waagerechte Linien = Bereiche, Weiße Rechtecke = ± eine Standardabweichung, schwarze Rechtecke = ± zwei Standardabweichungen, darüber stehende Zahlen = Anzahl der Weibchen.

Annual cycle in size of fat bodies, expressed as a percentage of BW in *Rana porosa brevipoda*. ▲ = means for individuals with Type D ovaries, △ = means for Type E, ○ = means for Type F. Vertical lines = ranges, open rectangles = ± one standard deviation, closed rectangles = ± two standard errors, superscript numerals = number of females.

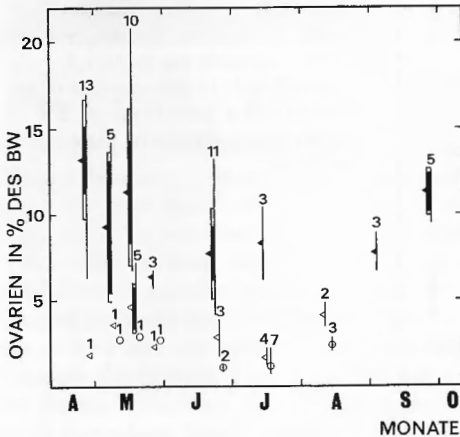


Abb. 5. Jahreszyklus der Größe der Ovarien von *Rana porosa brevipoda* in % des Körpergewichtes (BW). Symbole wie in Abb. 4.

Annual cycle in size of ovaries, expressed as a percentage of BW in *Rana porosa brevipoda*. Notation as in fig. 4.

Im August fanden wir keine Exemplare mit Ovarien des Typs D. Der mittlere FBI von Weibchen mit Ovarotyp E war dem Juli-Wert ähnlich, aber bei Exemplaren mit Ovarotyp F verringerte er sich leicht (1,8%). Anfang September erschienen wieder Weibchen mit Ovarien des Typs D. Sie hatten hohe mittlere FBI (3,6%). Der Maximalwert erreichte 4,5%. Für diese Probe waren die Mittelwerte im Jahreszyklus am höchsten. Sie lagen 19- bis 90mal höher als bei April-Mai-Proben. Ende September ging der mittlere FBI wieder zurück ($\bar{X}=1,6\%$), war aber immer noch deutlich höher als der der April-Probe.

Ovarzyklus. Das relative Gewicht der Ovarien (OVI) änderte sich im Lauf des Jahres auf annähernd umgekehrte Weise wie der FBI-Zyklus (Abb. 5). Bei Weibchen, die vor der Ovulation standen, mit Ovarien des Typs D schwankten die Werte in jeder Probe stark. In einem extremen Fall machte der OVI das Vierfache des kleinsten Wertes aus (Mitte Mai). Im allgemeinen zeigte der mittlere OVI einen hohen Wert zwischen April und Mitte Mai ($\bar{X}=9,3$ bis $13,2\%$); die Exemplare mit den höchsten Werten besaßen jeweils 17,0 und 20,8%. Ende Mai fiel der OVI einmal auf 6,2%; der höchste Wert war dabei nur 6,6%, obwohl die Variationsbreite dieser Probe die von Anfang Mai überlappte. Im Juni war noch einmal ein Weibchen mit einem hohen OVI von 13,2% vorhanden. Das Mittel stieg wieder ($\bar{X}=7,7\%$) und erreichte Werte für April — Mitte Mai. Ein Exemplar mit mehr als 10% OVI wurde im Juli gefunden. Das Mittel dieser Probe (8,3%) wich nicht von dem der Juni-Proben ab. Im August gab es keine Weibchen mit Ovarien des Typs D, aber im September erschienen sie wieder und hatten mittlere OVI von 7,7%. Dieser Wert war nahe denen des Juni und Juli. Der mittlere OVI Ende September (11,2%) (Beginn der Überwinterung) wich nicht bedeutsam von dem der April-Probe mit überwinteren Exemplaren ab (13,2%); die Ovarien erreichten wieder ihr altes Gewicht.

Die Weibchen mit Ovarotyp E hielten den OVI zwischen 2 und 5% in der ganzen Zeit von April bis August. Diese Werte waren deutlich kleiner als die

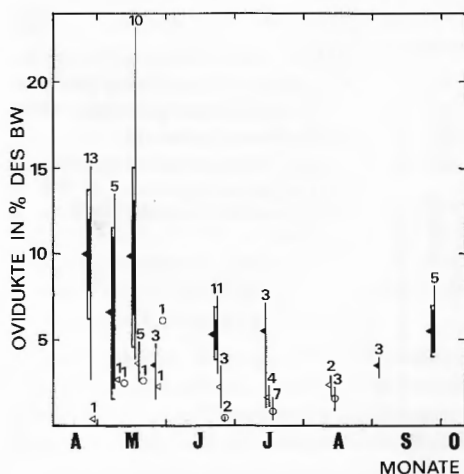


Abb. 6. Jahreszyklus der Größe der Ovidukte von *Rana porosa brevipoda* in % des Körpergewichtes (BW). Symbole wie in Abb. 4. Annual cycle in size of oviducts, expressed as a percentage of BW in *Rana porosa brevipoda*. Notation as in fig. 4.

vergleichbarer Individuen mit Ovarien des Typs D, mit Ausnahme derer der Mitte-Mai-Probe, in der die Variationsbreite der Weibchen beider Typen überlappte. Der OVI von Weibchen mit Ovartyp E war im allgemeinen höher als der der Exemplare, die schon abgelaicht hatten (Typ F), war aber Ende Mai niedriger als der des letzteren Typs. Keine Unterschiede gab es zwischen beiden Typen im Juli. Die geringe Individuenzahl mit Ovartyp F in jeder Probe verhinderte einen exakten Vergleich mit Fröschen mit den anderen Ovartypen. Wir konnten keine große Schwankung des OVI zwischen Mai und August beobachten; die Werte lagen zwischen 1 und 3 %. In der vergleichbaren Probe, die im Juli gesammelt wurde, zeigten Individuen mit Ovartypen D und F keine Überlappung. Die Weibchen mit Ovartyp F hatten deutlich niedrigere OVI ($\bar{X} = 1,2\%$) als die mit Typ D ($\bar{X} = 8,3\%$).

Oviduktzyklus. Der Jahreszyklus des relativen Gewichts der Ovidukte (ODI) war grundsätzlich ähnlich dem des OVI (Abb. 7). Bei Weibchen mit Ovartyp D war der ODI am größten zwischen April und Mitte Mai ($\bar{X} = 6,6$ bis $10,0\%$), nahm einmal Ende Mai ab ($\bar{X} = 3,6\%$), erhöhte sich leicht im Juni ($\bar{X} = 5,6\%$) und hielt einen ähnlichen Wert im Juli ($\bar{X} = 5,6\%$). Im September erreichte der ODI einen ähnlichen Wert wie Ende Mai. Der ODI stieg im September stetig, aber das Mittel blieb am Ende des Monats $5,4\%$; das war ungefähr die Hälfte des April-Wertes ($\bar{X} = 10,0\%$). Die Ovidukte nahmen weniger wieder an Gewicht zu als die Ovarien. Bei Weibchen mit den Ovartypen E und F zeigte der Oviduktzyklus nahezu dieselbe Tendenz wie der Ovarzyklus.

Beziehung zwischen Wachstum und Fortpflanzung: Wie Abb. 7A zeigt, hatten im April größere Weibchen proportional größere Ovarien. Auch war der Zustand der Ovarien in der Abfolge A — C — D, was einen stärkeren Entwicklungszustand bei den größeren Weibchen anzeigte. Um leicht vergleichen zu können, unterschieden wir Altersgruppen (Jahrgänge), die wir — wie oben erwähnt — abschätzten. Unter den Fröschen des Jahrgangs 2+ hatten die mit Ovartyp D zwischen April und Mitte Mai einen OVI höher als 10% , während Ovartypen D mit einem OVI kleiner als 10% Ende Mai auftraten (Abb. 7D). Anfang und Mitte Mai traten im Jahrgang 2+ Exemplare mit den Ovartypen E und F auf. Offensichtlich schlossen Frösche mit Ovartyp F die Eiablage ab, während bei den Fröschen mit Typ E charakteristischerweise einige große Eier nicht ovuliert hatten. Frösche mit diesen beiden Ovartypen besaßen OVI von etwa 5% . Von Ende Mai bis Ende Juni war der OVI von Fröschen aus dem Jahrgang 2+ niedrig und blieb bei 5 bis 10% selbst bei Weibchen mit Ovartyp D. Nach dieser Zeit konnten Frösche aus dem Jahrgang 2+ nicht mehr an der Körperlänge von denen aus dem Jahrgang 1 unterschieden werden.

Die Charakteristika älterer Weibchen des Jahrgangs 2+, das heißt (1) das Auftreten von Individuen mit asynchronen Ovarien und (2) das Vorherrschen relativ niedriger OVI ungeachtet großer SVL im späteren Teil der Laichzeit, scheinen anzudeuten, daß einige Individuen mehrfach ablaichen.

Bei adulten Weibchen des Jahrgangs 1 variierten im April die OVI von Individuen mit dem Ovartyp D in einem weiten Bereich zwischen 5 und 15% ; diese Schwankungen hielten bis Mitte Mai an. Ein Exemplar mit kleineren Ovarien

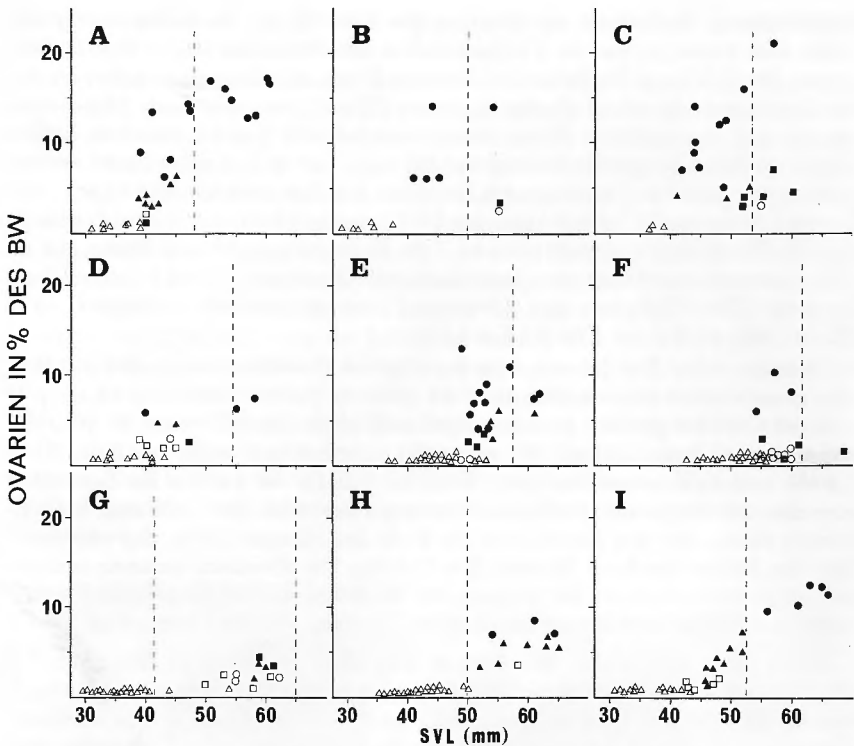


Abb. 7. Saisonaler Wechsel des Verhältnisses von relativem Gewicht der Ovarien zur Kopfrumpflänge (SVL) von *Rana porosa brevipoda*, gesammelt 1980. A=29. April, B=8. Mai, C=19. Mai, D=26. Mai, E=22. Juni, F=13. Juli, G=1. August, H=4. September, I=28. September. Δ = Ovartyp A, \square = Ovartyp B, \blacktriangle = Ovartyp C, \bullet = Ovartyp D, \blacksquare = Ovartyp E, \circ = Ovartyp F. Die gestrichelten Linien geben die Grenzen der Jahrgänge an.

Seasonal change in the relationships of relative weight of ovaries to SVL in *Rana porosa brevipoda* collected in 1980. A=29 April, B=8 May, C=19 May, D=26 May, E=22 June, F=13 July, G=1 August, H=4 September, I=28 September. Δ = Type A ovaries, \square = Type B, \blacktriangle = Type C, \bullet = Type D, \blacksquare = Type E, \circ = Type F. Dashed lines indicate the division of cohorts.

(OVI = 5%) wurde Ende Mai gefangen. Die meisten Exemplare, die wir Ende Juni gesammelt hatten, wiesen Ovarien mit einem OVI von weniger als 10% auf. Die Exemplare mit Ovartyp D hatten im Juli einen kleineren OVI als im April/Mai.

Im Gegensatz zum Jahrgang 2+ hatten viele Individuen des Jahrgangs 1 Ovarien, die im April noch nicht vollständig reif waren (Typ C). Diese Frösche hatten kleinere OVI und SVL als Exemplare mit Ovartyp D (Abb. 7A). Der prozentuale Anteil von Fröschen mit Ovartyp C nahm später ab. Mitte Juli, als die Laichzeit dem Ende zuzuging, waren sie ganz verschwunden (Abb. 7F).

Ein Exemplar mit asynchronen Ovarien vom Typ E wurde schon im April gesammelt. Solche Individuen fanden wir in jeder Probe bis August, außer Anfang Mai. Exemplare mit Ovartyp F, die vollständig abgelaicht hatten, fanden wir zwischen Ende Mai und August. Weibchen des Jahrgangs 1 mit Ovartyp D fehlten im August, zu der Zeit, als sie dieselbe Körperlänge wie die älteren Weibchen erreichten (Abb. 7 G).

Infolgedessen unterschieden sich die Beziehungen zwischen OVI, Entwicklung der Ovarien und SVL bei Weibchen des Jahrgangs 1 ein wenig von denen älterer Weibchen des Jahrgangs 2+: Erstens laichten die jüngeren Weibchen tatsächlich später als die älteren, wie aus dem späteren Auftreten von Exemplaren mit Ovartyp F hervorgeht. Zweitens waren subadulte Weibchen mit fast reifen Eiern des Stadiums III in der ersten Hälfte der Laichzeit zahlreicher; ausgewachsene Frösche mit mäßigem OVI erschienen in der zweiten Hälfte. Letztere Beobachtung läßt darauf schließen, daß gerade geschlechtsreif gewordene junge Adulti an der Fortpflanzungsaktivität während der zweiten Hälfte der Laichzeit teilnehmen. Wir nahmen an, daß die Exemplare mit asynchronen Ovarien (Typ E), die früh während der Laichzeit gesammelt wurden, ein zweites Gelege besaßen, genau wie die älteren Weibchen des Jahrgangs 2+. Denn dieser Ovartyp regenerierte sich zum ovulierbaren Typ D. Demgegenüber schien es nicht möglich zu sein, daß Exemplare mit diesem Typ, die im Juli gefunden wurden, mehrere Gelege absetzten, da Individuen mit fortgeschrittenerem Ovartyp D im August nicht gesammelt wurden. Zu dieser Zeit hörte die Laichzeit des Jahres offenbar auf.

Der OVI von Weibchen des Jahrgangs 1 war im August niedriger als 5%, aber der Wert stieg im September, und zum Ende des Monats hatten alle Exemplare dieses Alters vollständig reife Ovarien (Abb. 7 I), obwohl der OVI immer noch niedriger war als der von geschlechtsreif gewordenen jungen Weibchen im April.

Frisch verwandelte Frösche des Jahres 0 besaßen Ovarien, die im OVI und Entwicklungszustand fast gleich waren, und das ungeachtet der großen Variationsbreite ihrer SVL (Abb. 7 G, H). Ende September entwickelten sich jedoch die Ovarien der größeren Exemplare zusehends und wurden schließlich C-Typen. Der OVI einiger Individuen erreichte 5 bis 10% (Abb. 7 I). Diese gut entwickelten Ovarien kamen offensichtlich denen nahe, die wir bei einigen Exemplaren des Jahrgangs 1 im April gefunden haben.

Diskussion

Einige erwachsene Weibchen von *Rana porosa* hatten vom Frühjahr bis zum Herbst, außer um die Mitte des Sommers, gereifte Eier in ihren Ovarien. Individuen mit abgeschlossener Ovulation (nicht in die Analysen einbezogen) oder solche, die abgelaicht hatten, wiesen darauf hin, daß die tatsächliche Fortpflanzungsaktivität zwischen Ende April und Mitte Juli stattfand. Die Dauer dieser Periode (etwa 2 $\frac{1}{2}$ Monate) im begrenzten Gebiet von Reisfeldern ist nicht nur

wesentlich länger als die, die bei Frühläichern unter paläarktischen Froschlurchen beobachtet wurde, sondern auch länger als die des sympatrischen Spätläichers *Rana nigromaculata* (1 Monat; MATSUI & KOKURYŌ, unveröffentlicht).

Einige Charakteristika, die wir bei den Jahreszyklen des relativen Gewichtes von Fettkörpern, Ovarien und Ovidukten bei *Rana porosa* fanden, decken sich mit denen aus früheren Berichten über paläarktische Froschlurche, andere nicht: Das relative Gewicht der Ovarien war vor und nach der Überwinterung nicht signifikant anders, aber das der Ovidukte stieg während der Überwinterung stark an. Diese Befunde stimmen überein mit denen für *Rana temporaria* (ZEPP 1923, SMITH 1950, KOSKELA & PASANEN 1975). Dagegen unterschied sich der Fettkörperzyklus von dem von *R. esculenta* (VICTOROFF 1908) insofern, als *R. porosa* die Abnahme während der Laichzeit schnell wieder ausglich. Dies liegt offenbar an der Häufigkeit von Futterinsekten im Untersuchungsgebiet; sogar laichende Weibchen hatten gewöhnlich gefüllte Mägen. Am bemerkenswertesten im Jahreszyklus von *R. porosa* ist die Besonderheit, daß sogar in einer Stichprobe das relative Gewicht der Organe sehr verschieden sein konnte. Eine so hohe Variabilität wurde noch für keinen paläarktischen Froschlurch festgestellt.

Wir halten die charakteristisch lange Laichzeit und die große individuelle Variation in der Gonadenausbildung für die Folge zweier Faktoren: Erstens. Einige der Individuen des Jahrgangs 1, die nach der ersten Überwinterung im April noch nicht geschlechtsreif waren, wuchsen schnell, wurden geschlechtsreif und laichten in der zweiten Hälfte der Laichzeit. Zweitens. Einige Weibchen, besonders aus dem Jahrgang 2+, laichten offenbar mehr als einmal in der Laichzeit. Obwohl eine dichte Grasvegetation und das schnelle Wachstum der Reishalme im Juli die tatsächliche Beobachtung mehrfacher Eiablagen unmöglich machten, erscheint es uns höchst einleuchtend, in Betracht zu ziehen, daß ein einzelnes Weibchen mehrfach ablaicht. Nur durch eine solche Annahme kann man die große Vielfalt der Gonadenausbildung zwischen den Individuen erklären.

Man nimmt an, daß mehrfache Eiablagen unter tropischen Anuren nicht ungewöhnlich sind (PORTER 1972: 334). Für Froschlurche aus temperierten Zonen gibt es dafür nur in wenigen Berichten Hinweise (WELLS 1976, PERRILL & DANIEL 1983). Im übrigen wurde der Beweis für mehrfache Eiablagen bei Raniden aus temperierten Zonen erst vor relativ kurzer Zeit erbracht. WELLS (1976) beobachtete erstmals eine zweite Eiablage bei nordamerikanischen *Rana clamitans*. Später machte HOWARD (1978) ähnliche Beobachtungen auch an *R. catesbeiana*. Nach HOWARD laichten Weibchen des Jahrgangs 2+ erstmals am Anfang und ein zweites Mal spät in der Laichzeit, als auch die einjährigen Weibchen zum ersten Mal zum Laichen kamen. Der zweite Laich der älteren Weibchen enthielt weniger und kleinere Eier. Die Bedeutung dieses Fortpflanzungsschemas blieb unklar.

Im Fall der hier untersuchten *R. porosa* kann man eine gewisse ökologische Bedeutung für die zwischenartliche Konkurrenz annehmen. Verschiedene Froschlurch-Arten nutzten die untersuchten Reisfelder als Laichplätze. Vor *R. porosa* legten *R. japonica* und *Rhacophorus schlegelii* ihre Eier im und um das

Untersuchungsgebiet. In der ersten Hälfte der Laichzeit von *R. porosa* begann auch *R. nigromaculata* zu laichen. Unterdessen kam *Hyla japonica* dazu, und später, im Juli, begann *R. limnocharis* zu laichen. Da *R. japonica* sehr früh laichte (Februar — März) und sich die Kaulquappen-Stadien nicht überlappten, ist die direkte Konkurrenz zu *R. porosa* als nicht schwerwiegend anzusehen. *Rhacophorus schlegelii* hat ein spezifisches Verhalten, da er in Löchern am Ufer von Reisfeldern laicht. Auch diese Art scheint wenig in Beziehung zu treten zu *R. porosa*. Dagegen laichen *R. nigromaculata* und *H. japonica* gleichzeitig mit *R. porosa*. Der Wettbewerb zwischen diesen Arten scheint in jeder Beziehung härter zu sein, da die Reisfelder ein weitgehend geschlossenes System darstellen.

Nach KURAMOTO (1978 a) variiert die Toleranz für hohe Temperaturen der Embryonen dieser drei Arten unwesentlich, doch die Verbrauchsrate gelösten Sauerstoffes von *R. nigromaculata* unterscheidet sich ziemlich stark von der von *R. porosa* oder *H. japonica*. Die Embryonen der letzteren beiden Arten ertragen weit niedrigere Sauerstoffraten als die von *R. nigromaculata*. Von diesen drei Arten ist *H. japonica* nach der Metamorphose Baumbewohner. Wenn man die gesamte Lebensweise betrachtet, scheint demzufolge eine stärkere spezifische Beziehung zwischen *R. porosa* und *R. nigromaculata* zu bestehen als zwischen *R. porosa* und *H. japonica*. *R. nigromaculata* legt einen Laichklumpen auf einmal am Grunde des Reisfeldes ab. Die Laichmasse enthält mehr Eier als die von *R. porosa* (KURAMOTO 1978 b). Jedes Ei ist größer, und beim Schlupf sind die Embryonen größer als bei letzterer Art. Deshalb kann man annehmen, daß die frisch geschlüpften Kaulquappen von *R. nigromaculata* wirksamer dazu befähigt sind, Nahrung aufzunehmen als die von *R. porosa*. Andererseits brauchen weibliche *R. porosa* länger, um den Laich abzusetzen. Die Eier werden an Pflanzen angeheftet oder treiben in kleinen Klumpen an der Wasseroberfläche. Ein ähnliches Laichverhalten zeigen *H. japonica* und *R. limnocharis*. Dies wird als Anpassung angesehen, die verhindert, daß der gesamte Laich Freßfeinden zum Opfer fällt und durch hohe Temperaturen Schaden nimmt. Außerdem kann man die wahrscheinliche mehrfache Eiablage und die Teilnahme gerade geschlechtsreif gewordener Weibchen an der Fortpflanzung für eine Fortpflanzungsstrategie halten, um den abgeschlossenen Laichraum zeitlich wirkungsvoll auszunutzen. Eine solche weibliche Fortpflanzungsstrategie wird natürlich ermöglicht durch die Verlängerung der sexuellen Aktivität conspezifischer Männchen. Deren Laichkonzerte sind ständig während der ganzen langen Laichzeit zu hören. Die vierte Art, *R. limnocharis*, laicht im Untersuchungsgebiet sogar noch später; wahrscheinlich weil die Larven dieser Art die extrem hohen Wassertemperaturen im Sommer aushalten können (KURAMOTO 1978 a). Auch von dieser Art nimmt man an, daß sie in einigen Teilen Japans mehrere Eiklumpen besitzt (UTSUNOMIYA 1979). Die Möglichkeit, mehrfach zu laichen, scheint abhängig zu sein von einem gleichmäßig hohen Gonadotropinspiegel und davon, daß in den Ovarien Oocyten in einem Entwicklungsstadium sind, das auf das Hormon anspricht (VIJAYAKUMAR et al. 1971, BILLETER & JØRGENSEN 1976). Daher könnten Weibchen von spät laichenden paläarktischen Froschlurchen, wie *R. porosa* und *R. limnocharis*, unter einer spezifischen hormonellen Kontrolle stehen, die anders ist als die von Frühlaichern.

Danksagung

Wir danken EJI HARADA und YASUHIKO SHIBATA für die Beschaffung wertvoller Literatur und TSUTOMU HIKIDA für die hilfreiche Kritik am Manuskript. Besonders herzlich danken wir Herrn KARLHEINZ JUNGFER für die Übersetzung ins Deutsche.

Zusammenfassung

Wir haben die Fortpflanzungsmerkmale weiblicher *Rana porosa brevipoda* in Iwakura bei Kyoto, Japan, untersucht. Die lange Laichzeit dauerte von Ende April bis Mitte Juli. Einige Weibchen hatten asynchron entwickelte Eierstöcke. Das relative Gewicht von Fettkörpern, Ovarien und Ovidukten variierte stark. Wir vermuten, daß diese Besonderheiten verursacht werden durch 1) mehrfache Eiablage der älteren Weibchen und 2) die Teilnahme junger Weibchen an der Fortpflanzung, die während der Laichzeit geschlechtsreif wurden.

Die verlängerte Laichzeit bei *R. porosa brevipoda* halten wir für eine Strategie, die abgeschlossene Umwelt der Reisfelder im Wettbewerb mit anderen Froschlurch-Arten, besonders mit *R. nigromaculata*, effizient zu nutzen.

Schriften

- BILLETER, E. & C. B. JØRGENSEN (1976): Ovarian development in young toads, *Bufo bufo bufo* (L.): Effects of unilateral ovariectomy, hypophysectomy, treatment with gonadotropin (hCG), growth hormone, and prolactin, and importance of body growth. — Gen. Comp. Endocrinol., New York, **29** : 531-544.
- CASSIE, R. M. (1954): Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. — Aust. J. Mar. Freshwater Res., Melbourne, **5** : 513-522.
- HOWARD, R. D. (1978): The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in Bullfrogs. — Ecology, Brooklyn, **59** : 789-798.
- JØRGENSEN, C. B., L. O. LARSEN & B. LOFTS (1979): Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles in other temperate zone anurans. — Biol. Skr., København, **22** : 1-37.
- JUSZCZYK, W. & W. ZAMACHOWSKI (1973): Morphological changes in the reproductive organs of the female edible frog (*Rana esculenta* L.) in the annual cycle. — Acta biol. cracov, Ser. Zool. Kraków, **16** : 167-178.
- KOSKELA, P. & S. PASANEN (1975): The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. — Aquilo, Ser. Zool., Oulu, **16** : 1-12.
- KURAMOTO, M. (1975): Adaptive significance in oxygen consumption of frog embryos in relation to the environmental temperatures. — Comp. Biochem. Physiol., London, **52A** : 59-62.
- (1978a): Thermal tolerance of frog embryos as a function of developmental stage. — Herpetologica, Provo, Utah, **34** : 417-422.
- (1978b): Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. — Evolution, Lancaster, Pa., **32** : 287-296.
- LOFTS, B., J. J. WELLEN & Th. J. BERNAAD (1972): Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog, *Rana temporaria*. III. The gonads and cholesterol cycles. — Gen. Comp. Endocrinol., New York, **18** : 344-363.

- MARCH, F. (1937): Some hormone effects in amphibia. — Proc. Zool. Soc. London, **107** : 603-665.
- MARUYAMA, K. (1979): Seasonal cycles in organ weights and lipid levels of the frog, *Rana nigromaculata*. — Annotationes Zool. jap., **52** : 18-27. Tokyo.
- PERRILL, S. & R. E. DANIEL (1983): Multiple egg clutches in *Hyla regilla*, *H. cinerea* and *H. gratiosa*. — Copeia, Ann Arbor, **1983** : 513-516.
- PORTER, K. R. (1972): Herpetology. — Philadelphia (Saunders), 524 S.
- SMITH, C. L. (1950): Seasonal changes in blood sugar, fat body, liver glycogen, and gonads in the common frog, *Rana temporaria*. — J. exp. Biol., London, **26** : 412-429.
- TING, H. & A. M. BORING (1939): The seasonal cycle in the reproductive organs of the Chinese toad *Bufo bufo* and the pond frog *Rana nigromaculata*. — Peking nat. Hist. Bull., **14** : 49-80.
- UTSUNOMIYA, T. (1979): *Rana limnocharis*. — In: Sengoku, S. (ed.): Amphibians/Reptiles in color: 154-155. Tokyo (Ienohikari-kyokai).
- VICTOROFF, K. (1908): Zur Kenntnis der Veränderungen des Fettgewebes beim Frosch während des Winterschlafes. — Pflügers Arch. ges. Physiol., Berlin, **125** : 230-236.
- VIJAYAKUMAR, S., C. B. JØRGENSEN & K. KJAER (1971): Regulation of ovarian cycle in the toad *Bufo bufo bufo* (L.). Effects of autografting pars distalis of the hypophysis, of extirpating gonadotropic hypothalamic region, and of partial ovariectomy. — Gen. Comp. Endocrinol., New York, **17** : 432-443.
- WELLS, K. D. (1976): Multiple egg clutches in the green frog (*Rana clamitans*). — Herpetologica, Provo, Utah, **32** : 85-87.
- ZEPP, P. (1923): Beiträge zu vergleichenden Untersuchungen der heimischen Froscharten. — Z. anat. EntwGesch., Berlin, **69** : 84-180.

Eingangsdatum: 11. Januar 1984

Verfasser: Dr. MASAFUMI MATSUI, Biological Laboratory, Yoshida College, Kyoto University, Sakyo, Kyoto 606, Japan; YASUHIRO KOKURYŌ, Department of Zoology, Faculty of Science, Kyoto University, Sakyo, Kyoto 606, Japan.