

Experimentelle Säuretoleranzanalysen von Laich und Larven heimischer Amphibien

SUSANNE HAIDACHER & GÜNTER FACHBACH

Mit 1 Abbildung

Abstract

The ongoing acidification of fresh-water systems exerts a harmful influence on amphibians especially in regions with weak buffering soils. Amphibian embryos and larvae of seven European species are tested in the laboratory to determine the effects of low pH on stages of development and the interspecific variation in acid tolerance.

Key words: European amphibians; embryos; larvae; acid tolerance; pH-effects; development.

Einleitung

Das Problem der fortschreitenden Gewässerversauerung in Folge anthropogener Luftverschmutzung hat im letzten Jahrzehnt zu einer intensiveren Auseinandersetzung mit der Frage nach der Säuretoleranz von Amphibien geführt. Neben zahlreichen Arbeiten aus dem amerikanischen Sprachraum (Literaturübersicht siehe GEBHARDT et al. 1987) sind Publikationen im deutschsprachigen und angelsächsischen Raum, die sich mit den pH-Ansprüchen mitteleuropäischer Amphibienarten befassen, noch spärlich gesät (BRANDT & FREYTAG 1950, COOKE & FRAZER 1976, CLAUSNITZER 1979, ARNOLD 1983, BEEBEE 1983, CUMINS 1986, GEBHARDT et al. 1987, LINNENBACH & GEBHARDT 1987, STEVENS 1987, ANDRÉN et al. 1988, BÖHMER et al. 1988). Die pH-Empfindlichkeit von Laich und Larven ausgewählter mitteleuropäischer Amphibienarten sollte daher in Laboruntersuchungen getestet werden.

Material und Methodik

In Anlehnung an die bei GEBHARDT et al. (1987) beschriebene Methodik wurden im Labor während zweier Saisonen Eier und Larven folgender Amphibienarten auf ihre pH-Toleranz im sauren Bereich untersucht:

<i>Rana temporaria</i>	Grasfrosch
<i>Rana ridibunda</i> *	Seefrosch
<i>Bufo bufo</i>	Erdkröte
<i>Bombina variegata</i> *	Gelbbauchunke
<i>Hyla arborea</i> *	Laubfrosch
<i>Triturus vulgaris</i>	Teichmolch
<i>Triturus cristatus carnifex</i> *	Alpenkammolch

Von den mit * bezeichneten Arten lagen bisher keine Daten über ihre pH-Sensibilität vor.

Die zu testenden Entwicklungsstadien (aus Tümpeln mit pH-Werten zwischen 7,0 und 9,5 stammend) wurden in Versuchsgefäße mit pH-Stufen zwischen 3,6 und 7,4 eingebracht. Die Herstellung der Ansätze erfolgte mit hochverdünnter Schwefelsäure (H₂SO₄). Ausgangsmedium war Leitungswasser, Tümpel- oder destilliertes Wasser, als Kontrollmedium diente Leitungswasser (pH 7,4) beziehungsweise Tümpelwasser (pH 7,0-7,4). Verwendet wurde Laich in frühen Entwicklungsstadien (GOSNER 7-8, mittlere Furchungsstadien). Nach jeweils 24, 48, 72, 96 und 120 h kam es zur regelmäßigen Überprüfung und Korrektur der pH-Werte. Die Registrierung der aufgetretenen Fehlentwicklungen und Abnormitäten erfolgte auch weiterhin bis zum Schlüpfen der Larven; die Schlüpfphase setzte, je nach Art, zwischen dem siebenten und zehnten Tag nach Versuchsbeginn ein und dauerte im Extremfall bis zum 17. Versuchstag.

Angaben der Mortalitäts- und Schlüpfraten sowie die Schäden im jeweiligen Ontogeniestadium wurden beschrieben und daraus die Toleranzgrenzen und kritischen Stadien der einzelnen Arten im sauren pH-Bereich abgeleitet. Die Stadieneinteilung erfolgte in Anlehnung an GLAESNER (1925) für Urodelen und GOSNER (1960) für Anuren.

Ergebnisse

a) Vergleich mit bereits untersuchten Arten

GEBHARDT et al. (1987) haben die pH-Toleranz von *Rana temporaria* und *Bufo bufo* (neben *Rana dalmatina* und *Salamandra salamandra*) schon näher beschrieben und die Toleranzgrenzen von Laich und Larven im sauren Milieu angegeben. Ihre Ergebnisse stimmen bezüglich der Grenzwerte mit den nun vorliegenden Labordaten überein. Leider haben die Autoren Laich von *B. bufo* nur im Freiland beobachtet und nicht zusätzlich im Labor bei verschiedenen pH-Stufen und unterschiedlicher Einwirkungsdauer getestet, auch machen sie weder Angaben über Schlüpfraten (*R. temporaria*), noch geben sie eine genaue Beschreibung der Schädigungen in den diversen pH-Stufen im jeweiligen Embryonalentwicklungsstadium. Tabelle 1 enthält eine vergleichende Übersicht der letalen pH-Stufen für Laich und Larven von *R. temporaria* und *B. bufo*.

Typische Schadbilder bei *R. temporaria* (auch bei anderen Arten zu beobachten) sind die auch schon von GEBHARDT et al. (1987) dokumentierte Trübung und Weißfärbung der Eihüllen im extrem sauren Milieu, wobei die an der Peripherie

Species	Eigendaten letale pH-Stufe (100% Mortalität)		GEBHARDT et al. (1987) letale pH-Stufe (100% Mortalität)	
	Laich (G, N, SK)	Larven	Laich	Larven
<i>R. temporaria</i>	3,6–3,9	3,6	4,0	3,4 (90% Mortalität)
<i>B. bufo</i>	3,6–4,0	3,6–4,0	4,2–5,2	3,4–3,6 (Freilandbeobachtungen!)

Tab. 1. Letale pH-Stufen für *Rana temporaria* und *Bufo bufo*. G=Gastrula, N=Neurula, SK=Schwanzknospenstadium.

Letal pH-ranges for *Rana temporaria* and *Bufo bufo*. G=Gastrula, N=Neurula, SK=Tail bud.

des Laichballens befindlichen, also unmittelbar der sauren Umgebung ausgesetzten Eier besonders betroffen sind. In unseren Untersuchungen traten bei *R. temporaria* bis pH 4,4 teils schwere subletale Schäden auf, wie zum Beispiel starke Verkrümmung der Wirbelsäule. Dies war auf den Platzmangel innerhalb der durch H^+ -Ionen-Einwirkung geschrumpften Eihüllen zurückzuführen. Wie Messungen zeigten, nahm der Durchmesser des perivitellinen Raumes proportional zum sinkenden pH-Wert ab, so daß die Differenz zwischen pH 4,0 und pH 7,4 (Kontrolle) 0,8 mm betrug, was beinahe einem Drittel des Gesamtdurchmessers im pH 4,4 entsprach.

ARNOLD (1983) führte unter anderem Versuche mit Larven von *B. bufo* durch. Die 10-15 mm großen, aus einem gekalkten Fischteich stammenden Kaulquappen starben in seinem Laborversuch bei pH 4,4 nach völliger Apathie innerhalb von sieben Tagen. In eigenen Versuchen betrug die Mortalität von 10 mm großen Erdkrötenlarven bei pH 4,4 40% (nach 5tägiger Versuchsdauer).

BÖHMER et al. (1988) beschreiben erstmals den Einfluß niedriger pH-Werte auf die Entwicklungsstadien von drei Molcharten, *Triturus vulgaris*, *T. helveticus* und *T. alpestris*, wobei sie sich auf Freiland- und Labordaten stützen. Für den Laich von *T. vulgaris* konstatierten die Autoren 100% Mortalität bei pH <4,5, Berg- und Fadenmolch zeigten eine etwas größere Toleranz. Unsere Labortests ergaben für *T. vulgaris*-Laich letale Schäden bei pH 4,0-4,4 (50-100% Mortalität), bis pH 4,6 waren die Eihüllen opak, die Schlüpfraten unter pH 5,0 lagen bei höchstens 50%. Für *T. vulgaris*-Larven lag der kritische pH-Wert bei pH 4,0 (100% Mortalität), aber noch bis pH 4,5 starben etwa 20% der Larven bei einer Expositionsdauer von 120 h.

b) Ergebnisse bisher noch unberücksichtigter Arten

Hyla arborea:

Die Eier befanden sich zu Versuchsbeginn in den Stadien GOSNER 4-7 (4-32-Zellstadium). Letale Schädigungen (nach 120 h Versuchsdauer) traten in den pH-

Stufen 3,8 (100 % Mortalität) bis 4,4 (15 % Mortalität) auf. Im pH 3,8 starben die Eier bereits nach dem zweiten Versuchstag auf Stadium 11 (mittlere Gastrula) ab; ähnlich wie bei *R. temporaria* war auch beim Laubfroschlaich eine Trübung der Eihüllen zu beobachten. Im pH 4,0-4,2 waren die späte Gastrula und der Übergang Gastrula — Neurula als kritische Entwicklungsstadien anzusprechen. Ab pH 4,6 waren zwar keine letalen Schädigungen zu verzeichnen, allerdings waren alle Embryonen unter pH 5,0 leicht (pH 4,8) oder völlig gekrümmt und ringförmig eingerollt (pH 4,2-4,6), wodurch auch in weiterer Folge das Schlüpfen erschwert oder überhaupt unmöglich war. Zudem verzögerte sich in den tiefen pH-Stufen 4,2-4,4 die Entwicklung gegenüber den Kontrolltieren. Auch die Schlüpfphase, die im Kontrollansatz nur zwei Tage in Anspruch nahm (Schlüpftrate ab pH 4,6 100 %), zog sich im pH 4,2-4,4 über 9 (!) Tage hin. Im pH 4,2 schlüpfen nur 20 %, im pH 4,4 immerhin 75 %, jedoch starb ein Großteil der Larven bald nach dem Schlüpfen. Alle Larven (pH 4,2-4,4) hatten stark verkrümmte Wirbelsäulen, es traten Schwellungen in der Thorakalregion auf. Diese Deformationen gestatteten nur ein unkoordiniertes Schwimmen.

1-2 Tage alte Laubfroschlarven, die schockartig saurem Milieu ausgesetzt wurden, starben zu 100 % im pH 3,8-4,0. Hautverätzungen und Schwellungen im Thorakalbereich waren zu bemerken. Ab pH 4,2 traten nach 5 Versuchstagen zwar keine letalen Schäden auf, jedoch schwammen die Larven (pH 4,2-4,4) in leichter Seitenlage und hatten (pH 4,2) gegenüber den Kontrolltieren ein vermindertes Längenwachstum. Um die pH-Toleranz von Laubfroschlarven im sauren Bereich über einen längeren Zeitraum zu ermitteln, wurde der Versuch auf insgesamt 13 Tage ausgedehnt. Im pH 4,2-4,4 lag die Mortalitätsrate zu Versuchsende bei 45-60 %, ab pH 4,6 konnten keine Schäden festgestellt werden.

Rana ridibunda:

Zu Versuchsbeginn befanden sich die aus einem ehemaligen Grazer Ziegelteich (FACHBACH & HAIDACHER 1986) stammenden Seefroscheier auf dem Stadium GOSNER 3 (2-Zellstadium). Nach 24 h Versuchsdauer waren alle Eier im pH 3,8 abgestorben, sie hatten sich im Höchstfall bis zur späten Gastrula (Stadium 12) entwickeln können. Nach 120 h betrug auch im pH 4,0 die Mortalität 100 %, die Entwicklung war im Extremfall (10 % der Embryonen) bis zum Schwanzknospenstadium fortgeschritten, ein Großteil war jedoch schon in der Gastrula beziehungsweise Neurula abgestorben. Ab pH 4,5 überlebten alle Embryonen die 5 Versuchstage; die Schlüpftrate der stark U-förmig gekrümmten Embryonen im pH 4,5 betrug nur 5 %, im pH 5,0 30 %, im pH 6,0 und im Kontrollansatz 100 %.

Bombina variegata:

Der für die Versuche benötigte Unkenlaich stammte aus temporären Tümpeln rund um einen ehemaligen Ziegelteich (FACHBACH & HAIDACHER 1986) und befand sich zu Versuchsbeginn schon in einem weiter fortgeschrittenen Entwick-

lungsstadium als der *Hyla*- und *R. ridibunda*-Laich, nämlich auf Stadium GOSNER 11-13 (Gastrula-Neuralplattenbildung). Nach 120 h Versuchsdauer lag die Mortalitätsrate im pH 4,2-4,4 nur bei 10-35 %, die Entwicklung bis zum Schwanzknospenstadium (GOSNER 21) verlief ohne Beeinträchtigungen, bis auf die auffallend starke Krümmung der Embryonen unterhalb von pH 4,4. Nach Erreichen der Stadien 21-22 (im Normalfall Übergang zur freischwimmenden Larve) kam es zum Entwicklungsstopp. Die Schlüpftrate im pH 4,0-4,4 betrug 0 %, die Embryonen konnten die Eihüllen nicht spontan aus eigener Kraft verlassen. Im Kontrollansatz schlüpften 100 %, im pH 4,6-4,8 zwischen 60 und 90 %. Schon frühere Beobachtungen an *Bombina-variegata*-Embryonen, bei denen kein spontanes Schlüpfen in einem pH < 4,5 stattfand, legen die Vermutung nahe, daß bei dieser Amphibienart die Schlüpfphase ein besonders kritisches Stadium darstellt. Die Embryonen im pH 4,2-4,4, die völlig eingerollt in ihre Eihüllen gezwängt waren, bewegten sich noch ganz schwach bis etwa zum 10. Versuchstag, konnten sich aber nicht selbständig befreien. *B. variegata* ist im Vergleich zu *H. arborea*, einer etwa gleichzeitig ablaichenden Species, als relativ säureempfindliche Art anzusehen.

1-2 Tage alte Unkenlarven wurden 10 Tage lang in einem pH-Bereich zwischen 4,0 und 4,6 getestet. Im pH 4,0 starben alle Larven innerhalb der ersten 48 h, die Mortalitätsraten nach 10 Tagen betrugen im pH 4,0-4,6 6-25 %. Die toten Larven hatten Schwellungen im Thorakalbereich, bei zwei Larven waren die Eingeweide herausgequollen. Trotz vernachlässigbar kleiner Mortalitätsraten während der ersten 120 h zeigten die Larven im sauren pH (4,2-4,4) eine deutlich reduzierte Wachstumsrate gegenüber den Kontrolltieren. Dieses Phänomen war auch bei *R. temporaria*, *B. bufo*, *H. arborea* und *T. cristatus carnifex* beobachtet worden.

Triturus cristatus carnifex:

Laich und Larven von *T. cristatus carnifex* wurden im Labor neben *T. vulgaris* im stark sauren pH-Bereich untersucht.

Die dafür verwendeten Eier wurden von Kammolch-Weibchen (FACHBACH & HAIDACHER 1986) in Laboraquarien abgelegt und befanden sich zu Versuchsbeginn auf frühen Entwicklungsstadien (frühe Furchung bis Morula). Die Larven stammten teils aus dem Ziegelteich, teils schlüpften sie im Labor.

Im Vergleich zum parallel laufenden *T.-vulgaris*-Versuch war die Mortalitätsrate von *T. cristatus*-Embryonen nach 120 h Versuchsdauer im Schnitt etwas geringer. Sie betrug im pH 4,2-4,6 etwa 10-20 %, bei *T. vulgaris* im gleichen pH-Bereich 10-50 %. Die Eier hatten sich in diesem Zeitraum im pH 4,2-4,4 nur bis zur Neurula (GLAESNER-Stadium 18), ab pH 4,6 bis zum Schwanzknospenstadium (GLAESNER 19-20) entwickelt.

Die Schlüpfphase, die nach 10tägiger Exposition einsetzte, zog sich über mehrere Tage hin; die Schlüpfraten waren im Vergleich zu *T. vulgaris* wesentlich geringer. Sie lagen im pH 4,2-4,6 bei 10-40 % (*T. vulgaris*: 30-60 %), im pH 4,8 schlüpften knapp $\frac{2}{3}$ der Tiere. Bei den geschlüpften Kammolch-Larven waren

beträchtliche Größenunterschiede festzustellen: Die durchschnittliche Länge der im pH 4,2 geschlüpften Larven betrug 6,5 mm, jene der Kontrolltiere (pH 7,4) 8,5 mm.

Larven von *T. cristatus carnifex* zeigten eine etwas größere pH-Toleranz als Teichmolch-Larven. Oberhalb von pH 4,5 überlebten alle Larven eine 120stündige Exposition, im pH 4,0-4,2 lag die Mortalität bei 60-80 % (*T. vulgaris*: Mortalität im pH 4,0 bei 100 %, im pH 4,5 noch bei 20 %).

c) Interspezifischer Artenvergleich der Säuretoleranz

Abbildung 1 zeigt einen zwischenartlichen Vergleich von „kritischen“ Stadien in der Embryonalentwicklung. Den jeweiligen pH-Werten sind jene Stadien

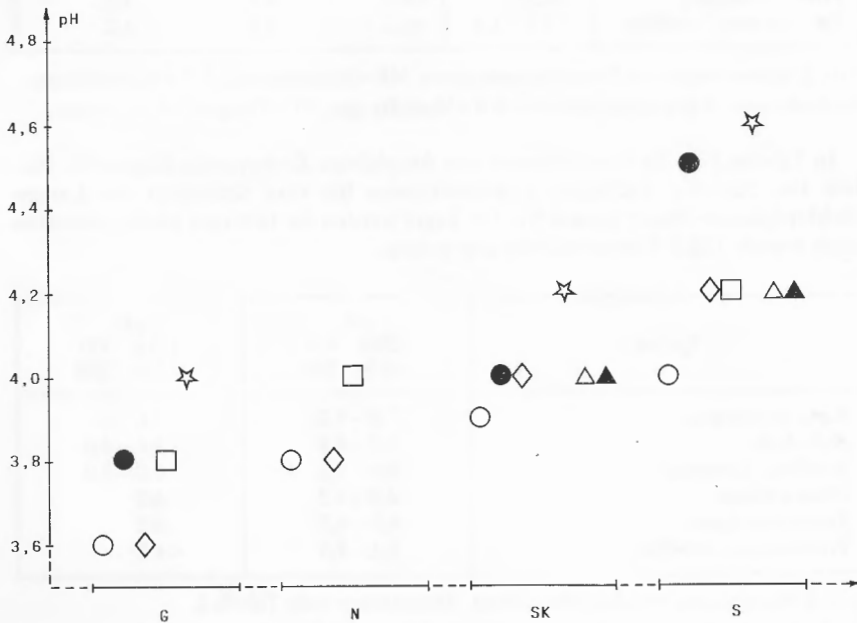


Abb. 1. „Kritische“ Stadien in der Embryonalentwicklung; Entwicklungsstopp bei den bezeichneten Stadien: G=Gastrula, N=Neurula, SK=Schwanzknospentadium, S=Schlüpfphase.

○ = *Rana temporaria*
 ● = *Rana ridibunda*
 ◇ = *Bufo bufo*
 □ = *Hyla arborea*

☆ = *Bombina variegata*
 △ = *Triturus vulgaris*
 ▲ = *Triturus cristatus carnifex*

Fehlendes Symbol bei diversen Entwicklungsstadien bedeutet kein eindeutiges Ergebnis.

„Critical“ stages in embryonic development; developmental arrest at specified stages: G=Gastrula, N=Neurula, SK=Tail bud, S=Hatching.

Stages of development without symbol showed no specified results.

(Gastrula, Neurula, Schwanzknospenstadium, Schlüpfphase) zugeordnet, in denen die Entwicklung zum Stillstand kommt beziehungsweise gerade noch ablaufen kann.

Species	pH		pH		
	120 h 10 %	VD MR	bis zum Schlüpfen der Larven		
			10 %	50 %	100 % MR
<i>Rana temporaria</i>	4,2		4,4	4,2–4,4	3,8–4,0
<i>Bufo bufo</i>	4,4		4,6–5,0	4,4–4,6	4,0
<i>Bombina variegata</i>	4,6		4,8	4,6	4,4
<i>Hyla arborea</i>	>4,4		4,6	4,4	4,0
<i>Rana ridibunda</i>	>4,2		>4,2 (?)	5,0 (?)	4,0–4,5
<i>Triturus vulgaris</i>	4,7		>5,0	4,4	4,0
<i>Triturus crist. carnifex</i>	4,5–4,8		>5,0	4,8	4,0

Tab. 2. Säuretoleranz von Amphibienembryonen. MR=Mortalitätsrate, VD=Versuchsdauer.
Acid tolerance of amphibian embryos. MR=Mortality rate, VD=Duration of experiment.

In Tabelle 2 ist die Säuretoleranz von Amphibien-Embryonen dargestellt. Neben 10-, 50- und 100%igen Mortalitätsraten bis zum Schlüpfen der Larven (Schlüpfphasen-Dauer je nach Art 1-9 Tage) werden die 10%igen Mortalitätsraten nach jeweils 120 h Versuchsdauer angegeben.

Species	pH		pH	
	120 h 10 %	VD MR	120 h 100 %	VD MR
<i>Rana temporaria</i>		3,8–4,0		3,6
<i>Bufo bufo</i>		4,2–4,4		3,6–4,0
<i>Bombina variegata</i>		4,4–5,0		4,0–5,0
<i>Hyla arborea</i>		4,0–4,2		4,0
<i>Triturus vulgaris</i>		4,5–4,7		4,0
<i>Triturus crist. carnifex</i>		4,2–4,5		<4,0

Tab. 3. Säuretoleranz von Amphibienlarven. Abkürzungen siehe Tabelle 2.
Acid tolerance of amphibian larvae. Abbreviations see table 2.

Tabelle 3 zeigt einen Vergleich der pH-Toleranz der Larven. Angeführt sind die pH-Werte bei 10- beziehungsweise 100%igen Mortalitätsraten nach 120 h Versuchsdauer.

Diskussion

Die letalen und subletalen Schäden, die niedriger pH bei der Embryonal- und Larvalentwicklung von Amphibien hervorruft, sind vielfach beschrieben. CLARK & LAZERTE (1985) bezeichnen das „Eistadium“ als das sensibelste Lebensstadium

in Bezug auf Säurestreß. Im sehr niedrigen pH kommt es bereits frühzeitig zum Entwicklungsstopp (PIERCE et al. 1984, POUGH & WILSON 1977, und andere), meist noch vor der Gastrulation. Typische Schadbilder sind milchig-weiße Trübungen der Eihüllen (GOSNER & BLACK 1957, GEBHARDT et al. 1987).

In der Embryonalentwicklung lassen sich bestimmte „kritische“ Phasen beobachten, auf denen die Ontogenie „steckenbleibt“ beziehungsweise über die hinaus keine Normalentwicklung erfolgen kann. Es sind dies die Gastrulation, die Neurulation, das frühe Schwanzknospenstadium und die Schlüpfphase. In der Gastrulation ließ sich bei einigen Arten (*Bufo bufo*, *Bombina variegata*) feststellen, daß ein Rückziehen des Dotterpfropfes unmöglich war, wodurch die Eier becherförmig eingedellt und deformiert wirkten. Die auffälligste Embryonalschädigung ist zweifelsohne das in der Literatur vielfach zitierte „tight curling“ beziehungsweise „tight coiling“, also das spiralförmige Einrollen des Embryos innerhalb der geschrumpften Eihüllen. Gravierende Wachstumsschäden wie verkrümmte, S-förmig gebogene Wirbelsäulen und eingerollte, verkümmerte Schwänze sind die Folge des mechanischen Drucks auf den Embryo (siehe auch GOSNER & BLACK 1957). Dies konnte in unseren Versuchen bei nahezu allen Arten bei einem pH-Wert unterhalb 4,6 beobachtet werden, besonders deutlich bei *Rana temporaria*. Ein sehr sensibles Stadium ist der Schlüpfvorgang, also der Übergang zur freischwimmenden Larve; so werden alle drei von CARROLL & HEDRICK (1974) unterschiedenen Schlüpfphasen durch niedrige pH-Werte negativ beeinflusst. Das durch H⁺-Ionen hervorgerufene Schrumpfen des perivitellinen Raumes (SALTHER 1965) behindert den Embryo in seinen Eigenbewegungen, darüberhinaus ist die Schlüpfenzymsekretion selbst gestört. Nach DUNSON & CONNELL (1982) ist die Aktivität von *Xenopus-laevis*-Schlüpfenzym nahe pH 4,0 völlig lahmgelegt. Extrem auffallend war diese Schlüpfbehinderung bei *Bombina variegata*: Trotz normaler Entwicklung bis zum Stadium kurz vor dem Verlassen der Eihüllen erfolgte unter pH 4,5 kein spontanes Schlüpfen, die Embryonen blieben in ihren Eihüllen gefangen.

Die Untersuchungsergebnisse lassen vermuten, daß neben mehreren anderen Faktoren auch der Zeitpunkt der Eiablage und die Form des Eigeleges Einfluß auf die pH-Toleranz der einzelnen Arten haben. So erscheint die relativ höhere pH-Toleranz der Frühläicher (*R. temporaria*, *B. bufo*), die oft unter extremen pH-Bedingungen unmittelbar nach der Schneeschmelze ablaichen, als eine sinnvolle und notwendige Voraussetzung, um negativen Einflüssen von saurem Wasser zumindest in gewissen Grenzen entgegenzuwirken. Spätläicher (*Triturus* sp., *B. variegata*, *H. arborea*, *R. ridibunda*) zeigen in der Tendenz eine gegenüber den Frühläichern erhöhte pH-Sensibilität, die unter anderem wahrscheinlich durch die im großen und ganzen günstigeren pH-Verhältnisse (Pufferwirkung durch sich entwickelnde Wasserpflanzen, teilweise Neutralisation des Regenwassers durch die Vegetation rund um das Gewässer) während der später einsetzenden Laichphase bedingt ist. *T. cristatus carnifex* stellt einen Spezialfall dar, wie aus einer Studie von HORNER & MACGREGOR (1985) hervorgeht. Unbeeinflusst von äußeren Faktoren spielen bei dieser Unterart nämlich genetische Phänomene eine entscheidende Rolle in der Überlebensrate der Embryonen. Jedoch können sich auch für

Spätlaicher Probleme abzeichnen, wenn zum Beispiel niedrige pH-Werte die Mobilisation von Metallen (Al, Zn, Cu, Cd) aus dem Sediment bewirken. Ein hoher Al-level, gekoppelt mit saurem Wasser, wirkt toxisch auf Amphibieneier (CLARK & LAZERTE 1985) beziehungsweise -larven (ANDRÉN et al. 1988), beeinträchtigt den Schlüpfertag und verzögert an *Rana-temporaria*-Larven Wachstum und Entwicklung (CUMMINS 1986). Derartige Effekte von niedrigem pH sind über einen längeren Zeitraum hin wirksam und können somit sämtliche später laichende Arten gefährden. GEBHARDT et al. (1987) weisen eindringlich auf schon erhebliche Bestandsrückgänge in Gebieten mit nur schwach pufferungsfähigen Böden hin. Deshalb sollte vor allem jenen Gewässern in Gegenden mit quarzhaltigen, kalkarmen Böden geringer Pufferkapazität vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt und durch Maßnahmen wie leichtes Kalken der Tümpel den negativen pH-Wirkungen entgegengesteuert werden. Speziell gefährdet erscheinen auch Arten, die ihre Eier nicht in Form von Ballen (Ranidae) beziehungsweise Schnüren (Bufonidae) ablegen, wodurch eine gewisse gegenseitige Abschirmwirkung (vor allem bei den großen Laichballen von *R. temporaria*) erzielt wird, sondern, wie die Molche, die Eier einzeln an Wasserpflanzen heften. Dadurch sind die Eier der Einwirkung von H^+ -Ionen direkt ausgesetzt, höchstens das Laichsubstrat selbst (umgeknickte Halme, Sprosse und Blätter von Wasserpflanzen) kann einen gewissen Schutz bieten. *Bombina variegata* befestigt ähnlich „schutzlos“ wie die heimischen Molcharten ihre Eier einzeln, wodurch den H^+ -Ionen in extremen pH-Verhältnissen große Angriffsflächen geboten sind.

Larven haben meist eine höhere Säuretoleranz als Embryonen (FREDA & DUNSON 1985, PIERCE 1985), wobei Larven auch je nach Altersstufe unterschiedlich empfindlich auf Säure reagieren (PIERCE et al. 1984). PIERCE (1985) spricht in diesem Zusammenhang von „ontogenetic change in acid tolerance“. CUMMINS (1986) stellte für *Rana-temporaria*-Larven eine reduzierte maximale Körpergröße und eine verzögerte Metamorphose im niedrigen pH fest, was unabsehbare ökologische Folgen für säurebeeinflusste Populationen haben kann. Todesursache im sauren Wasser ist in erster Linie der Zusammenbruch der Ionenregulation (FREDA & DUNSON 1984, 1985, MC DONALD et al. 1984).

Zusammenfassung

Inhalt der vorliegenden Studie ist der Einfluß von saurem Wasser auf die Embryonal- und Larvalentwicklung von sieben mitteleuropäischen Amphibienarten (*Rana temporaria*, *Rana ridibunda*, *Bufo bufo*, *Hyla arborea*, *Bombina variegata*, *Triturus vulgaris*, *Triturus cristatus carni-fex*), ermittelt in Laborexperimenten. Neben der Bestimmung von Mortalitäts- beziehungsweise Schlüpfzeiten bei niedrigen pH-Werten wird besonderes Augenmerk auf die kritischen Stadien in der Embryonalentwicklung gelegt und ein interspezifischer Vergleich der Säuretoleranz angestellt. Auffällige Schäden, die für Embryonen und Larven im sauren Wasser typisch sind, werden beschrieben.

Schriften

ANDRÉN C., L. HENRIKSON, M. OLSSON & G. NILSON (1988): Effects of pH and aluminium on embryonic and early larval stages of Swedish brown frogs *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *R. dalmatina*. — *Holarctic Ecology*, Copenhagen, 11: 127-135.

- ARNOLD, A. (1983): Zur Veränderung des pH-Wertes der Laichgewässer einheimischer Amphibien. — Arch. Nat. schutz u. Landsch. forsch., Berlin, **23**: 35-40.
- BEEBEE, T. J. C. (1983): Habitat selection by amphibians across an agricultural Land-Heathland transect in Britain. — Biol. Conservation, Barking, **27**: 111-124.
- BÖHMER, J., A. BAUSER-ECKSTEIN & H. RAHMANN (1988): Biologische und chemische Untersuchungen zur Auswirkung der Gewässerversäuerung auf Molche im Schwarzwald. — Verh. dt. zool. Ges., Stuttgart-New York, **81**: 320.
- BRANDT, H.-J. & G. E. FREYTAG (1950): Die tödlichen pH-Werte für den Axolotl (*Siredon mexicanum*). — Mitt. Mus. Naturk. Arbeitskreis Magdeburg, **2**: 129-132.
- CARROLL, E. J. & J. L. HEDRICK (1974): Hatching in the toad *Xenopus laevis*: Morphological events and evidence for a hatching enzyme. — Dev. Biol., New York, **38**: 1-13.
- CLARK, K. L. & B. D. LAZERTE (1985): A laboratory study of the effects of aluminiums and pH on amphibian eggs and tadpoles. — Can. J. Fish. Aquat. Sci., Toronto, **42**: 1544-1551.
- CLAUSNITZER, H. J. (1979): Durch Umwelteinflüsse gestörte Entwicklung beim Laich des Moor-frosches (*Rana arvalis* L.). — Beitr. Naturk. Niedersachsens, Hannover, **32**: 68-78.
- COOKE, A. S. & J. F. D. FRAZER (1976): Characteristics of newt breeding sites. — J. Zool., London, **178**: 223-236.
- CUMMINS, C. P. (1986): Effects of aluminium and low pH on growth and development in *Rana temporaria* tadpoles. — Oecologia, Berlin, **69**: 248-252.
- DUNSON, W. A. & J. CONNELL (1982). Specific inhibition of hatching in amphibian embryos by low pH. — J. Herpetol., Kansas, **16**: 314-316.
- FACHBACH, G. & S. HAIDACHER (1986): Die Bedeutung der letzten Wienerberger Ziegelteiche als Lebensraum und Fortpflanzungsbiotop für Amphibien. — Steir. Nat. schutzber., Graz, **26**: 17-23.
- FREDA, J. & W. A. DUNSON (1984): Sodium balance of amphibian larvae exposed to low environmental pH. — Physiol. Zool., Chicago, **57**: 435-443.
- (1985): Field and laboratory studies of ion balance and growth rates of ranid tadpoles chronically exposed to low pH. — Copeia, New Hampshire, **2**: 415-423.
- GEHARDT, H., K. KREIMES & M. LINNENBACH (1987): Untersuchungen zur Beeinträchtigung der Ei- und Larvalstadien von Amphibien in sauren Gewässern. — Natur Landschaft, Stuttgart, **60**: 20-23.
- GLAESNER, L. (1925): Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*). — In KEIBEL, F. (1925): Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena, **14**: 1-49.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — Herpetologica, Chicago, **16**: 183-190.
- GOSNER, K. L. & I. H. BLACK (1957): The effects of acidity on the development and hatching of the New Jersey frogs. — Ecology, Lancaster, **38**: 256-262.
- HORNER, H. A. & H. C. MACGREGOR (1985): Normal Development in Newts (*Triturus*) and its Arrest as a Consequence of an Unusual Chromosomal Situation. — J. Herpetol., Kansas, **19**: 261-270.
- LINNENBACH, M. & H. GEHARDT (1987): Untersuchungen zu den Auswirkungen der Gewässerversäuerung auf die Ei- und Larvalstadien von *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758. — Salamandra, Bonn, **23**: 153-158.
- MC DONALD, D. G., J. L. OZOG & B. P. SIMONS (1984): The influence of low pH environments on ion regulation in the larval stages of the anuran amphibian, *Rana clamitans*. — Can. J. Zool., Ottawa, **62**: 2171-2177.
- PIERCE, B. A. (1985): Acid tolerance in amphibians. — BioScience, Philadelphia, **35**: 239-243.
- PIERCE, B. A., J. P. HOSKINS & E. EPSTEIN (1984): Acid tolerance in Connecticut wood frogs (*Rana sylvatica*). — J. Herpetol., Kansas, **18**: 159-167.

- POUGH, F. H. & R. E. WILSON (1977): Acid precipitation and reproductive success of *Ambystoma* salamanders. — *Water, Air and Soil Pollution*, Dordrecht — Holland, 7: 307-316.
- SALTHER, S. N. (1965): Increase in volume of the perivitelline chamber during development of *Rana pipiens* SCHREBER. — *Physiol. Zool.*, Chicago, 38: 80-98.
- STEVENS, M. J. (1987): Hydrochemische Untersuchungen an einigen Laichplätzen der echten Wassermolche (Gattung *Triturus* RAFINESQUE, 1815) im Kreis Viersen. — *Salamandra*, Bonn, 23: 166-172.

Eingangsdatum: 12. Januar 1990

Verfasser: Mag. Dr. SUSANNE HADACHER & A. Prof. Dr. GÜNTER FACHBACH, Institut für Zoologie der Karl-Franzens-Universität Graz, Abteilung für Entwicklungsbiologie und Histologie, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Österreich.