

Beobachtungen zur ökologischen Adaptation bei der Ontogenese der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und der Wechselkröte (*Bufo viridis*)

HELMUT HEMMER & KARL KADEL

Mit 2 Abbildungen

Beim Studium von Eizahlen und Eigrößen bei den beiden nahe verwandten europäischen Krötenarten *Bufo calamita* und *Bufo viridis* fanden die Verfaßer, daß Kreuzkröten im allgemeinen weniger, aber größere Eier produzieren als Wechselkröten gleicher Größe (HEMMER & KADEL 1971). Ferner ließ sich hierbei ein statistisch signifikanter allometrischer Zusammenhang der Körpergröße und dieser Laichparameter für die Kreuzkröte, nicht aber für die Wechselkröte belegen, bei der die Variabilität von Eizahl und Eigröße höher als bei ersterer ist. Einen ähnlichen Befund unterschiedlicher Eizahl und Eigröße erhielten PETTUS & ANGLETON (1967) bei zwei verschiedenen Populationen des Chorfrosches *Pseudacris triseriata* in Nord-Colorado. Tiere einer in etwa 1500 m Höhe lebenden Population legen kleinere, aber zahlreichere Eier als solche aus einem etwa 2800 m hoch liegenden Gebiet. Die aus den größeren Eiern letzterer stammenden Larven waren bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens signifikant größer als diejenigen aus den kleineren Eiern der Vergleichspopulation, während keine derartigen Unterschiede hinsichtlich der Entwicklungszeit bis zum Schlüpfen zu finden waren. In der Gattung *Bufo* scheint die im Mittel größten Eier die den hier behandelten Arten *Bufo calamita* und *Bufo viridis* nahe verwandte (FLINDT & HEMMER 1972), in Höhen von etwa 2000 bis 3400 m vorkommende Hochgebirgs-Reliktform *Bufo canorus* aus der zentralen kalifornischen Sierra Nevada zu besitzen (KARLSTROM 1962). Im Vergleich zu der dort in tieferen Zonen lebenden Art *Bufo boreas*, deren Eier kleiner sind, stellte KARLSTROM (1962) eine größere Larvenlänge zu Beginn der Nahrungsaufnahme bei *Bufo canorus* fest. Mit in abnormer Weise stark unterschiedlichen Eigrößen gehen bei *Rana esculenta* nach Experimenten von BERGER (1967) große Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit bis zu bestimmten Larvenstadien und in der Larvengröße in diesen Stadien einher, wobei sich die aus den großen Eiern stammenden Larven rascher entwickeln und größer sind.

Durch Aussortieren von entsprechenden Stücken aus den Laichschnüren mehrerer Krötenpaare, die unter Kontrolle im Labor abgelaicht hatten, wurden vier Zuchten mit verschiedenen Eigrößen der Kreuzkröte (mittlere Eidurchmesser 1,30, 1,38, 1,38, 1,55 mm) und drei derartige Zuchten der Wechselkröte (mittlere Eidurchmesser 1,20, 1,38, 1,52

mm) angesetzt. Diese Zuchten, die anfangs (bis zum 10. Tag) je 25 Eier beziehungsweise Larven enthielten, wurden unter gleichen Außenbedingungen bei einer für beide Arten optimal erscheinenden Wassertemperatur von 28-29°C (WETZEL 1971) gehalten. Die mittleren Gesamtlängen der Kreuz- und Wechselkrötenlarven bewegten sich in den ersten beiden Entwicklungswochen hierbei in (zu einigen Kontrollzeitpunkten statistisch zu sichernder) Abhängigkeit von der Eigröße. Zum gleichen Zeitpunkt sind demnach die Larven um so größer, je größer die Eier waren, aus denen sie sich entwickelten. Bis zu Längen um 10 mm (das heißt, bei der gewählten Zuchttemperatur bis zum fünften Tag nach der Eiablage) weisen beide Arten identischen Abhängigkeitsverlauf auf; danach kommt offensichtlich ein von der Eigröße unabhängiger Wachstumsfaktor zum Tragen, der nun die Wechselkrötenlarven rascher und größer heranwachsen läßt als die Kreuzkrötenlarven (Abb. 1).

Die Larvalentwicklung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* unterscheidet sich also in zwei voneinander unabhängige erscheinenden Punkten. Die im Mittel bei gleicher Größe des ♀ deutlich größeren Eier der Kreuzkröte (mittlerer Durchmesser 1,41 mm bei einer mittleren Körperlänge der ♀ von 60 mm, n = 28; demgegenüber mittlerer Ei-Durchmesser bei größeren Wechselkröten — mittlere Körperlänge 66 mm — 1,35 mm) lassen die Larven bis zum Beginn eigener Nahrungsaufnahme kräftiger heranwachsen als dies gewöhnlich bei der Wechselkröte der Fall ist. Für dieses Entwicklungsstadium fanden sich Larvenlängen von 6 bis höchstens 7 mm bei *Bufo viridis* und von 6 bis 8 mm bei *Bufo calamita* (KÜNSTLER, mündl. Mitt.; WETZEL 1971; eigene Befunde). *Bufo canorus*-Larven messen im gleichen Stadium 9 bis 10 mm, wobei Eier dieser Art einen mittleren Durchmesser von 2,1 mm besitzen (KARLSTROM 1962). Während also die Eigröße die Anfangsphase der Larvalentwicklung mitbestimmt, werden anschließend in der zur Metamorphose führenden zweiten Entwicklungsphase vor allem artspezifische Wachstumsfaktoren maßgeblich. Wechselkrötenlarven werden hierbei etwa 1,5mal größer als Kreuzkrötenlarven und metamorphosieren entsprechende Zeit später (FLINDT & HEMMER 1970, WETZEL 1971).

Der Übergang von der ersten (Embryonalentwicklung) zur zweiten Phase der Entwicklung ist am Ende der biochemischen Differenzierung des energieliefernden Systems anzusetzen (JAEGER 1969), von dem an die Herzfrequenz nach vorheriger stetiger Zunahme den Gesetzmäßigkeiten der Stoffwechselreduktion zu folgen (JAEGER 1969) und Thyroxin das Wachstum zu beeinflussen beginnt (KÜNSTLER 1970), es zu erhöhter Mortalitätsrate bei ungünstigen Umweltverhältnissen kommt (KADEL 1970), und das bei *Bufo calamita* im Mittel bei einer Körperlänge um 11 mm (JAEGER 1969, KÜNSTLER 1970), bei *Bufo viridis* um 9 mm (KÜNSTLER 1970) liegt.

Beides zusammen hat zum Ergebnis, daß Kreuzkrötenlarven vor Beginn der Nahrungsaufnahme bereits über $\frac{1}{4}$ ihrer Endlänge erreicht haben, während Wechselkrötenlarven dann erst $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{6}$ ihrer Endlänge besitzen. Bis zur Metamorphose können erstere daher mit einem absolut weit geringeren Nahrungsangebot auskommen als letztere. Nach KARLSTROM (1962) ist dieses Verhältnis bei *Bufo canorus* noch günstiger, da die Larven in dem betreffenden Stadium bereits etwa $\frac{1}{3}$ ihrer Endlänge haben.

Die ökologische Anpassungsfunktion einer Steigerung der Eigröße auf Kosten der Eizahl suchen PETTUS & ANGLETON (1967) für *Pseudacris triseriata* in einer Verkürzung der Entwicklungszeit, da der von ihnen untersuchten, größere

Eier besitzenden Gebirgspopulation nur viereinhalb Monate gegenüber sieben-einhalb Monaten in der tieferen Zone als gesamte Jahresaktivitätszeit zur Verfügung stehen. Höhere Eizahl entspricht demgegenüber höherem Reproduktionspotential der unter günstigeren klimatischen Bedingungen lebenden Population. In entsprechende Richtung klimatischer Adaptation diskutiert KARLSTROM (1962) die diesbezüglichen Unterschiede in der Eigröße und der Entwicklungszeit zwischen *Bufo canorus* und *Bufo boreas*. Diese Autoren schließen damit an Arbeiten von MOORE (z. B. 1939) an, der allgemein feststellte, daß raschere Entwicklung bei Amphibien möglicherweise als Anpassung an die relativ kurzen Zeitspannen zu deuten ist, die zur Entwicklung bei ungünstigen Temperaturverhältnissen in

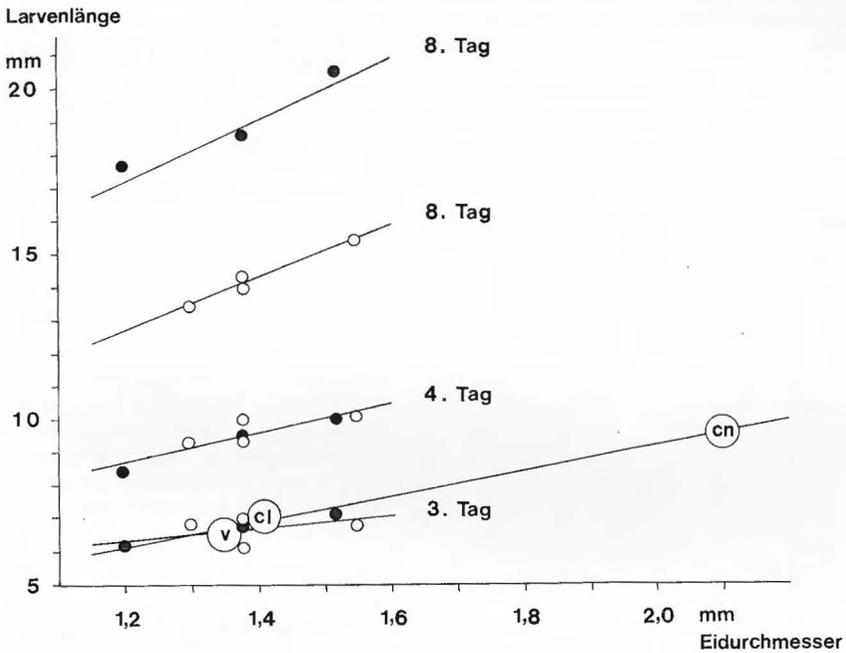


Abb. 1. Diagramm zur Abhängigkeit der Larvenlänge vom Ei-Durchmesser bei Kreuzkröten (○) und Wechselkröten (●) (Zuchttemperatur 28-29°C). Große Kreise: Mittlere Werte vor Beginn der Nahrungsaufnahme bei *Bufo calamita* (cl), *Bufo viridis* (v) und *Bufo canorus* (cn, nach KARLSTROM 1962), Regressionsgerade von der Geraden für die betreffende Entwicklungsstufe bei *Bufo calamita* und *Bufo viridis* allein (3. Tag) nicht signifikant verschieden.

Diagram showing dependence of larva length on egg diameter in natterjacks (○) and green toads (●) (breeding temperature 28-29°C). Large circles: mean values prior to larval feeding for *Bufo calamita* (cl), *Bufo viridis* (v) and *Bufo canorus* (cn, according to KARLSTROM 1962); regression line not significantly different from the line for the relevant developmental level (3rd day) for *Bufo calamita* and *Bufo viridis* alone.

höheren geographischen Breiten, beim Laichen in temporären Tümpeln und bei unter semi-ariden Bedingungen lebenden Arten zur Verfügung stehen. Demgegenüber fand RUBAL (1955) bei auf verschiedenen Höhenstufen lebenden *Rana pipiens*-Populationen eine Steigerung der Entwicklungsgeschwindigkeit in umgekehrter Richtung vom Hoch- zum Tiefland. ZWEIFEL (1968) weist für *Scaphiopus* darauf hin, daß ein durch größere und damit dotterreichere Eier gesteigerter Nahrungsvorrat für in neu gebildeten und anfangs oligotrophen Tümpeln schlüpfende Larven von Vorteil sein könne. Die Geschwindigkeit der Larvalentwicklung korreliert nach seinen Befunden an verschiedenen Anuren in Arizona und Neu-Mexiko mit der Beständigkeit der Laichgewässer, wobei sich die Larven der in temporären Wasserstellen in ariden Regionen laichenden *Scaphiopus*-Arten am raschesten entwickeln.

Bei *Bufo calamita* und *Bufo viridis* wird die Länge der Entwicklungszeit hauptsächlich während der zweiten Larvalphase bestimmt, wobei für *Bufo calamita* sowohl bei länger anhaltenden geringeren Temperaturen und beschränkter

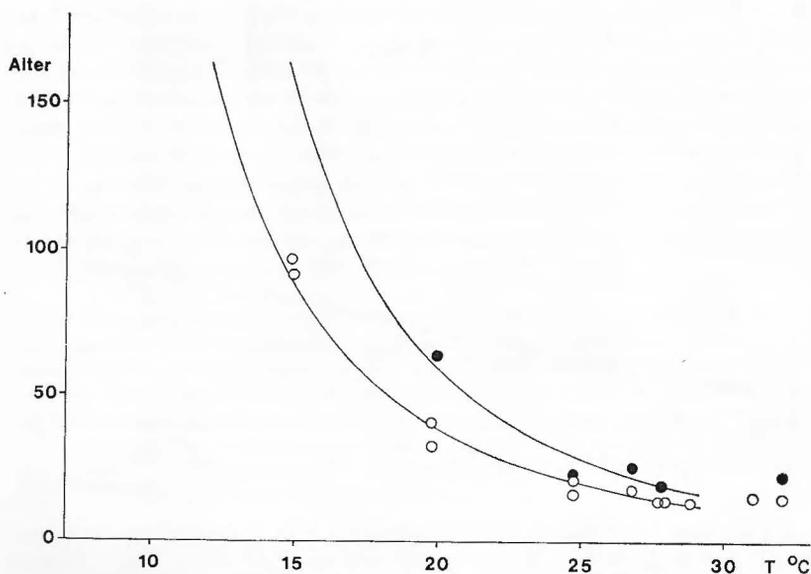


Abb. 2. Diagramm zur Abhängigkeit der Dauer der Larvenentwicklung bis zur Metamorphose von der Wassertemperatur. Kurven für Kreuzkröten (O) und Wechselkröten (●) über logarithmische Transformation nach Werten von WETZEL (1971) berechnet. Bei Temperaturen über 30° C ist wieder eine Zunahme der Entwicklungszeit zu verzeichnen.

Diagram showing dependence of length of premetamorphic development on water temperature. Curves for natterjacks (O) and green toads (●) over logarithmic transformation calculated according to figures given by WETZEL (1971). An increase in developmental period is to be registered again at temperatures over 30° C.

Gesamtentwicklungszeit als auch bei raschem Austrocknen des Laichgewässers bei höheren Temperaturen größere Metamorphose-Wahrscheinlichkeit als für *Bufo viridis* besteht (Abb. 2). Der Ontogenesetyp der Kreuzkröte kann so als unter Selektionsdruck auf raschen Abschluß der Larvalperiode in temporären beziehungsweise relativ nahrungsarmen Gewässern mit geringer Feinddichte entstanden interpretiert werden. Infolge ihres höheren Reproduktionspotentials scheint die Wechselkröte hingegen in länger bestehenden Gewässern mit größerer Feinddichte im Vorteil zu sein.

Zusammenfassung

Die Ontogenese der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und der Wechselkröte (*Bufo viridis*) unterscheidet sich durch die mittlere Eigröße beider Arten und das hiermit korrelierte primäre Größenwachstum der Larven, durch einen Wachstumsfaktor in der zweiten Entwicklungsphase, der Unterschiede in der Endgröße, der Entwicklungszeit und der Temperaturabhängigkeit umfaßt und schließlich durch das Verhältnis der Larvengröße zu Beginn der Nahrungsaufnahme zur erreichten Maximalgröße. Die ökologische Adaptation dieser Merkmale wird diskutiert.

Summary

The ontogenesis of the natterjack (*Bufo calamita*) and the green toad (*Bufo viridis*) differs in the medium egg size of the two species and, correlated with this, the primary growth of the larvae; in a growth factor in the second phase of development which includes differences in the final size, the developmental period and the temperature dependence; and in the relation of the length reached before the larva begins to feed to the maximum length attained. The ecological adaptation of these characteristics is discussed.

Schriften

- BERGER, L. (1967): Embryonal and larval development of F₁ generation of green frogs different combinations. — Acta zool. cracov., **12**: 123-159. Krakow.
- FLINDT, R. & HEMMER, H. (1970): Vergleichende Untersuchungen über das Larval- und Postmetamorphose-Wachstum von *Bufo calamita* LAUR., *Bufo viridis* LAUR. und deren Bastarden. — Z. wiss. Zool., **181**: 317-330.
- — — (1972): Paarungsrufe und das Verwandtschaftsproblem paläarktischer und nearktischer Anurenarten. — Biol. Zbl., **91**: 699-706.
- HEMMER, H. & KADEL, K. (1971): Untersuchungen zur Laichgröße nebst Bemerkungen zur Populationsdynamik der Kreuzkröte (*Bufo calamita* LAUR.) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* LAUR.). — Zool. Beitr., N. F., **17**: 327-336.

- JAEGER, R. (1969): Zur Altersabhängigkeit der Herzfrequenz bei Anurenlarven. — Verh. dtsh. zool. Ges., 1968: 463-471.
- KADEL, K. (1970): Untersuchungen zur Larvalentwicklung und Mortalitätsrate bei *Bufo calamita* (LAUR.) und *Bufo viridis* (LAUR.) unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. — Staatsexamensarbeit Univ. Mainz (maschinenschriftl. Manusk.).
- KARLSTROM, E. L. (1962): The toad genus *Bufo* in the Sierra Nevada of California. — Univ. Calif. Publ. Zool., 62: 1-104.
- KÜNSTLER, B. (1970): Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Thyroxin auf die Larvenentwicklung von *Bufo calamita* (LAUR.) und *Bufo viridis* (LAUR.). — Staatsexamensarbeit Univ. Mainz (maschinenschriftl. Manusk.).
- MOORE, J. A. (1939): Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia. — Ecology, 20: 459-478.
- PETTUS, D. & ANGLETON, G. M. (1967): Comparative reproductive biology of montane and piedmont chorus frogs. — Evolution, 21: 500-507.
- RUIBAL, R. (1955): A study of altitudinal races in *Rana pipiens*. — Evolution, 9: 322-338.
- WETZEL, M. (1971): Vergleichende Untersuchungen über die Abhängigkeit der Larvalentwicklung bei *Bufo calamita* und *Bufo viridis* von Temperatureinflüssen. — Staatsexamensarbeit Univ. Mainz (maschinenschriftl. Manusk.).
- ZWEIFEL, R. G. (1968): Reproductive biology of anurans of the arid Southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. — Bull. amer. Mus. natur. Hist., 140: 1-64.

Verfasser: Dr. HELMUT HEMMER, cand. zool. KARL KADEL, Institut für Physiologische Zoologie, 6500 Mainz, Saarstraße 21.