

Daten zur Larvalentwicklung der Geburtshelferkröte *Alytes o. obstetricans* (LAURENTI, 1768) im Freiland

Burkhard Thiesmeier

Mit 3 Abbildungen

Abstract

The larval development of the midwife toad (*Alytes o. obstetricans*) was studied in the field over 5 seasons of reproduction.

If water temperatures in the spawning pond are above 20 °C during the summer months, the larvae deposited from May to early July metamorphose in the same year. After a larval period of 9 to 11 weeks, they have an average total length of 61 mm (58–64 mm) and an average mass of 2.08 g (1.67–2.48 g). When average water temperatures are below 20 °C, all larvae from the actual reproduction period hibernate. After 11 to 15 months, they metamorphose at an average length of 68 mm (65–71 mm) and at an average mass of 3.16 g (2.46–3.85 g).

During winter, development is retarded. The mass of summer and winter larvae of equal length differs significantly: this indicates that hibernating larvae draw on their substance.

Further factors possibly affecting the larval development are mentioned. Discussing the variable larval development and parental care, it is suggested that *Alytes* is a primary colonizer of running waters changing to stagnant waters only during increasing cultivation of the landscape.

Key words: Anura: Discoglossidae: *Alytes o. obstetricans*; larval development; field observations.

Einleitung und Problemstellung

Die Fortpflanzungsbiologie der Geburtshelferkröte ist unter den Froschlurchen einzigartig, da durch die Brutfürsorge des Männchens die Embryonalentwicklung außerhalb des Wassers in den um die Hinterbeine der Tiere geschlungenen Eischnüren sichergestellt wird. Trotz dieser auffälligen Entwicklungsbiologie, die im wesentlichen schon von DE L'ISLE (1876) aufgeklärt wurde, gibt es aber über die folgende aquatische Larvalphase kaum verlässliche Angaben. Bei der Durchsicht entsprechender Literatur stößt man regelmäßig auf Widersprüche bezüglich der Larvaldauer von Geburtshelferkröten. Besonders die Frage, ob eine regelmäßige Überwinterung der Larven in unserem Raum stattfindet oder nicht, konnte bisher wegen fehlender systematischer Untersuchungen nicht eindeutig beantwortet werden. So nimmt HEINZMANN (1970) an, daß *Alytes*-Larven obligatorisch überwintern, und auch FELDMANN (1981) mutmaßt, daß die Überwinterung der Larven zumindest im westfälischen Verbreitungsgebiet die Regel sein könnte.

Die vorliegenden Untersuchungen am Südwestrand Bochums (Nordrhein-Westfalen) erstreckten sich über 5 Fortpflanzungsperioden und hatten zum Ziel, die postembryonale Entwicklung der Larven im Freiland vor allem in Abhängigkeit von der Wassertemperatur zu verfolgen. Nach zwei Beobachtungsjahren, in denen es im Winter jeweils zu einem Verlust fast aller überwinternder Larven kam, wurde das Gewässer stellenweise vertieft und damit das Temperaturregime grundlegend verändert. Die Auswirkungen dieser Maßnahme auf die Larvalentwicklung sollen Schwerpunkt der nachfolgenden Betrachtungen sein.

Das Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden an einem perennierenden Tümpel im Bochumer Südwesten durchgeführt. Die Stadt Bochum liegt genau im Übergangsfeld zwischen dem Süderbergland und der Westfälischen Bucht. Demnach liegt in diesem Bereich für mittelgebirgsbewohnende Amphibienarten die nördliche Grenze ihres geschlossenen Verbreitungsgebietes. Das betrifft sowohl *Triturus helveticus* und *Salamandra salamandra* als auch *Alytes obstetricans* (KORDGES et al. 1989).

Die nähere Umgebung des Gewässers, ein ehemaliges Zechengelände, ist heute in ein Naherholungsgebiet mit verschiedenen Freizeiteinrichtungen umgewandelt. Der betonierte Tümpel wurde ursprünglich als Auffangbecken für abgepumptes Grubenwasser benutzt. Er wurde in der Folgezeit zugeschoben, doch blieben die Betoneinfassungen im Untergrund erhalten, so daß das Gewässer selbst in sehr trockenen Perioden besteht. Die Population dürfte diesen Standort schon seit vielen Jahrzehnten besiedeln. Sie ist eingebunden in weitere zahlreiche *Alytes*-Vorkommen, die sich in der näheren Umgebung in den Ruhrhängen befinden (THIESMEIER 1984).

Der Landlebensraum der Geburtshelferkröten liegt vornehmlich in den umliegenden, südwestexponierten Hängen, die früher teilweise als Steinbrüche benutzt und heute weitgehend verbuscht oder sogar waldbestanden sind. Einige wenige vegetationsfreie Hänge existieren noch.

Das Gewässer ist annähernd rund, und die Wasserfläche beträgt ungefähr 25 bis 30 m². Der Bodengrund besteht aus lehmigem und tonigem Feinsubstrat, durchsetzt mit einzelnen größeren Steinen. Bis Dezember 1986 war der Tümpel ausgesprochen flach (bis maximal 40 cm tief), so daß in kälteren Wintern, wie 1984/85 und 1985/86 der gesamte Wasserkörper bis zum Bodengrund durchfror und annähernd alle überwinternden Larven starben. Am 18. Dezember 1986 wurde mit Hilfe eines Baggers eine Vertiefung von 0,8 bis 1,2 m ausgehoben, die ungefähr ein Viertel der Gewässerfläche ausmachte. Dadurch wurden den überwinternden Tieren bessere Überlebenschancen geboten, doch änderten sich gleichzeitig mit dieser Maßnahme deutlich die sommerlichen Höchsttemperaturen des Gewässers. Lagen in den Jahren 1985 und 1986 die durchschnittlichen Temperaturen in dem flachen Tümpel von Juni bis August meist über 20 °C, sanken sie in dem ausgebaggerten Bereich in den folgenden Jahren deutlich ab (siehe Abb. 1). Selbst in dem außergewöhnlich warmen Sommer 1989 erreichten sie

im Durchschnitt keine 20 °C. Zusätzlich begünstigt wurde diese Entwicklung durch eine zunehmende Beschattung durch die umgebende Vegetation, die im Zuge der Ausbaumaßnahmen zur Freizeiterholung angepflanzt worden war. Durch die Vertiefung entstanden Wasserzonen mit sehr unterschiedlichen Temperaturen. Die oft nur wenige Zentimeter tiefen Flachbereiche konnten in extremen Fällen um annähernd 10 °C wärmer sein als der vertiefte Bereich. Diese Situation änderte sich aber im Laufe des Jahres 1988, da die fortschreitende Ausbreitung von *Glyceria maxima* (Wasserschwaden) ein fast völliges Austrocknen der Flachwasserzonen im Sommer hervorrief, so daß die Tiere sich überwiegend in den tieferen und kälteren Wasserzonen aufhalten mußten.

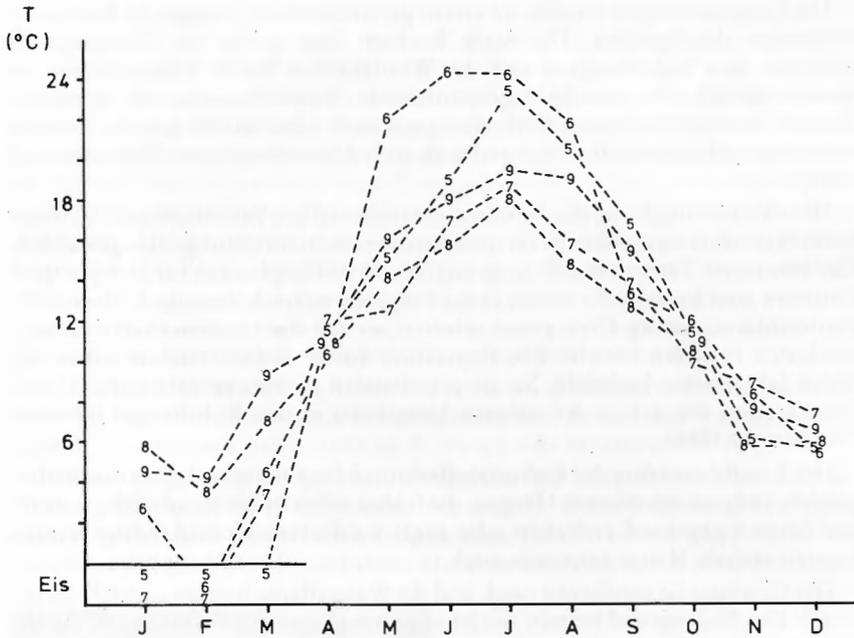


Abb. 1. Mittlere monatliche Wassertemperaturen des untersuchten Gewässers.
 Monthly mean water temperatures of the study pond.
 5=1985, 6=1986, 7=1987, 8=1988, 9=1989.

Im Wasser befinden sich verschiedene Laichkräuter (*Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *Myriophyllum spicatum*, *Callitriche spec.*), die stellenweise dichte Bestände bilden. Auf der Wasseroberfläche breitet sich in den Sommermonaten die Wasserlinse (*Lemna minor*) aus. Neben der erwähnten *Glyceria maxima* finden sich noch *Iris pseudacorus* und *Juncus effusus* als Röhrichtpflanzen.

Die Fauna ist für einen Tümpel solch geringer Größe relativ artenreich. Neben *A. obstetricans* kommen vor allem *Triturus alpestris* und *T. vulgaris* als weitere

Amphibienarten vor, deren Bestände zwischen 200 und 300 adulten Tieren während der Laichzeit liegen. Hinzu kommen regelmäßig vereinzelte Larven von *Salamandra salamandra*. 1986 wurden die flachen Randbereiche auch von *Bufo calamita* als Laichplatz genutzt.

Auffallende Evertrebraten sind Posthornschnucken (*Planorbarius corneus*), Kugelmuscheln (*Sphaerium corneum*), Libellenlarven (vor allem *Aeshna cyanea*), Wasserasseln (*Asellus aquaticus*), Rückenschwimmer (*Notonecta glauca*) und Ruderwanzen (Corixidae). Hinzu kommen verschiedene Schwimmkäfer und ihre Larven, sowie jahreszeitlich bedingte Massenentwicklungen von Cladoceren oder auch Larven verschiedener Ephemeroptera und Diptera. Fische befinden sich nicht im Gewässer.

Methoden

Von Januar 1985 bis Dezember 1989 wurde der Tümpel regelmäßig kontrolliert und in einem Abstand von 3 bis 6 Wochen Larven der Geburtshelferkröte gefangen, im Durchschnitt pro Aufsammlung 27 Tiere. Besonders in den Herbstmonaten fiel auf, daß große Larven nicht repräsentativ in den Stichproben vertreten waren. Sie entzogen sich auf nicht geklärte Weise (Einwühlen in den Bodengrund oder unter überhängenden Uferpartien?) den Proben. Trotz intensiver Suche und Aufwühlen des Bodengrundes mit dem Kescher war es schwierig, große Larven zu erbeuten.

Die Tiere wurden direkt nach dem Fang ins Labor transportiert und die Gesamtlänge in einer flachen, weißen Wasserschale mit Hilfe von Stechzirkel und Lineal mit einer Genauigkeit von 1 mm ermittelt. Es wurden nur, soweit erkennbar, äußerlich unversehrte Tiere verwendet; eine Betäubung war nicht notwendig. Für die Gewichtsbestimmung wurden die Larven auf einer saugfähigen Unterlage von anhaftenden Wassertropfen befreit und anschließend auf einer Sauter-Waage (KM 200, Genauigkeit: 0,01 g) gewogen. Der Rücktransport der Tiere in das Gewässer geschah noch am selben Tag.

Die Ermittlung der Wassertemperatur erfolgte in der Regel wöchentlich und zwar im wärmsten Flachwasserbereich sowie in der Tiefenzone (20-30 cm unter der Wasseroberfläche). Die Klimadaten (siehe Tab. 1) stellte freundlicherweise die Deutsche Montan Technologie (DMT) in Bochum zur Verfügung. Sie beziehen sich auf einen innenstadtnahen Standort, der ungefähr 10 km Luftlinie von dem Untersuchungsort entfernt liegt.

Die statistischen Berechnungen erfolgten nach BORTZ (1985) und SACHS (1984).

	1985	1986	1987	1988	1989
J	-3,1 69,5	2,9 130,9	-3,1 57,8	6,8 78,9	5,6 33,8
F	-0,7 16,3	-3,8 7,8	2,9 43,9	4,6 80,1	5,7 66,3
M	5,0 62,1	5,4 96,2	2,7 99,2	5,0 138,1	9,2 90,2
A	9,6 82,4	7,2 112,3	12,1 36,2	9,9 17,7	8,3 74,5
M	14,9 67,4	15,4 65,4	11,5 87,1	16,1 37,8	16,3 10,5
J	14,9 145,8	17,7 93,1	15,5 122,2	16,1 46,5	17,1 69,2
J	19,4 132,2	18,9 49,5	18,3 83,7	17,7 110,0	19,4 72,7
A	17,3 95,1	17,6 39,9	17,1 62,0	18,3 59,0	18,8 33,1
S	15,0 56,1	12,3 53,3	16,2 104,1	14,7 104,3	16,3 46,8
O	11,0 16,5	12,5 94,9	12,0 56,3	11,8 54,8	13,3 62,6
N	3,0 62,1	8,8 57,0	6,8 102,4	6,4 67,2	5,8 30,2
D	6,7 83,7	5,2 120,9	4,6 53,4	6,6 93,6	5,7 94,5
A-S	579,3	413,5	495,3	375,3	306,8

Tab. 1. Klimadaten des Untersuchungsgebietes.

Obere Zeile: Monatliche Durchschnittstemperatur der Luft.

Untere Zeile: Niederschlagssumme.

In der untersten Spalte (A-S) sind die Niederschlagssummen für die Monate April bis September aufgeführt, der Hauptaktivitätsperiode der Geburtshelferkröten.

Climatic data of the study area.

Upper line: monthly mean air temperature.

Lower line: sum of precipitation.

In the lowest line (A-S), the sum of precipitation from April to September, the mean activity period of the midwife toads, is indicated.

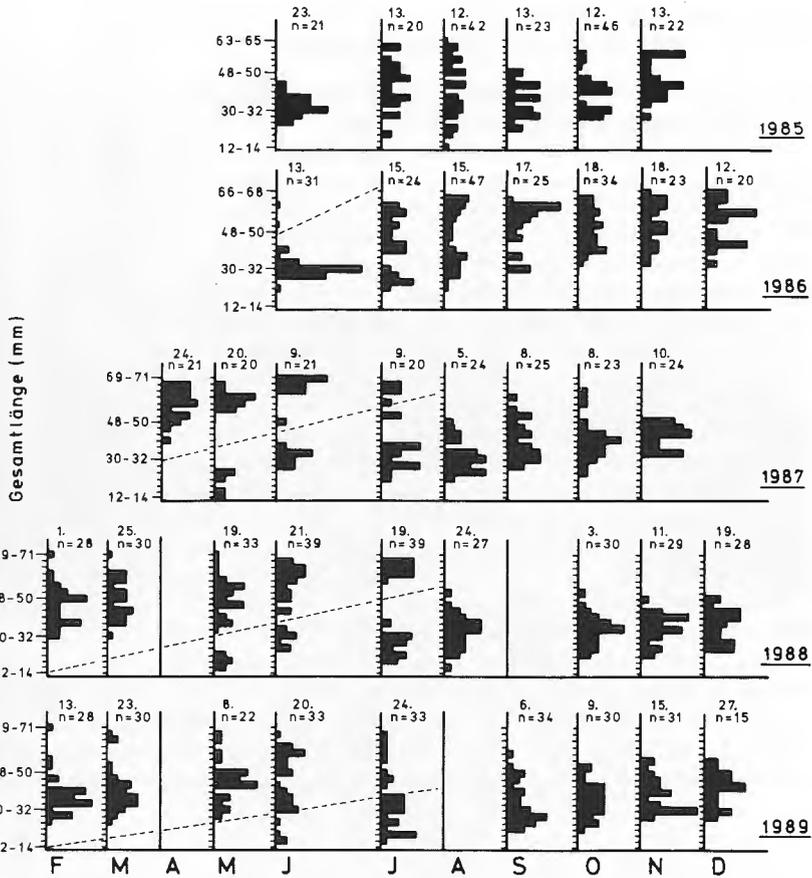


Abb. 2. Längen-Frequenz-Verteilung der untersuchten *Alytes*-Larven. Die obere Zahl gibt den Untersuchungstag im jeweiligen Monat an. Die gestrichelte Linie kennzeichnet eine ungefähre Abgrenzung der aus verschiedenen Fortpflanzungsperioden stammenden Larven. Die Längen der schwarzen Balken sind ein Maß für den prozentualen Anteil der jeweiligen Larvengruppe an der Gesamtanzahl (0,3 cm = 10 %).

Size-frequency distribution of the studied *Alytes*-larvae. The upper number in the diagram indicates the sample day of the respective month. The broken line divides approximately the larvae from different reproductive periods. The length of the black columns indicates the percentage of the respective larval group within the total number (0.3 cm = 10 %).

Ergebnisse und Diskussion

Wachstum und Dauer der Larvalentwicklung

In den fünf Untersuchungsjahren wurden für die *Alytes*-Larven charakteristische Wachstumsunterschiede in Abhängigkeit von der Wassertemperatur beobachtet. Sowohl im Winter 1984/85 als auch 1985/86 frohr der Tümpel über eine längere Zeit bis zum Bodengrund zu. Dabei verendeten fast alle Larven. Nur 1986 überlebten einzelne Tiere, wie sich aus der Längen-Frequenz-Verteilung ersehen läßt (Abb. 2); sie waren aber für die weitere Populationsentwicklung unbedeutend. Diese Ausgangssituation erlaubte es, alle metamorphosierten Tiere der Jahre 1985 und 1986 der laufenden Fortpflanzungsperiode zuordnen zu können. Die Wassertemperatur als entscheidender abiotischer Faktor, der die Dauer der Larvalentwicklung ektothermer Tiere beschleunigt oder verzögert, lag in den Monaten Juni bis August im Durchschnitt deutlich über 20 °C (siehe Tab. 2). Die ersten Larven wurden in beiden Jahren in der zweiten Maihälfte abgesetzt und in beiden Jahren wurden Mitte Juli bereits Tiere zwischen 60 und 63 mm Gesamtlänge gefangen, die kurz vor der Metamorphose standen. Anfang August konnten dann verstärkt metamorphosierende *Alytes*-Larven gefunden werden. Die Dauer der Larvalentwicklung betrug für diese Tiere zwischen 9 und 11 Wochen. Die Umwandlung erfolgte bei einer Gesamtlänge von durchschnittlich 61 mm (Extremwerte: 58 mm bis 64 mm) und einem durchschnittlichen Gewicht von 2,08 g (Extremwerte: 1,67 g bis 2,48 g). Metamorphosierte Tiere fanden sich 1985 und 1986 von Ende Juli/Anfang August bis in den Oktober hinein.

Nach der Ausbaggerung eines Teilbereiches änderten sich die Temperaturverhältnisse in dem Gewässer grundlegend. Die durchschnittlichen Sommertemperaturen (Juni bis August) lagen in den Jahren 1987 bis 1989 zwischen 16,3 und 19,2 °C (siehe Tab. 2 und Abb. 1). In allen drei Jahren wurden keine Larven gefunden, die sich noch innerhalb desselben Jahres umwandelten. Einzelne Tiere

Jahr	°C
1985	21,0
1986	23,4
1987	17,1
1988	16,3
1989	19,2

Tab. 2. Durchschnittliche Wassertemperaturen in den Monaten Juni bis August in den fünf Untersuchungsjahren.

Average water temperature from June to August in the five years of investigation.

erreichten zwar, wie zum Beispiel 1987, im September schon Gesamtlängen von über 60 mm (siehe Abb. 2), doch erfolgte die Umwandlung erst im darauffolgenden Jahr. Zum Zeitpunkt der einsetzenden Metamorphose besaßen sie eine Gesamtlänge von durchschnittlich 68 mm (65 mm bis 71 mm) und ein durchschnittliches Gewicht von 3,16 g (2,46 g bis 3,85 g). Aus Abbildung 2 ist zu ersehen, daß die Umwandlung der Überwinterer wahrscheinlich schon ab April einsetzte. Bei den regelmäßigen Kontrollen wurden allerdings erst ab Juli metamorphosierende Tiere aus der vorherigen Fortpflanzungsperiode gefunden. Im August waren alle vorjährigen Larven umgewandelt. Die Dauer der Larvalentwicklung beträgt somit für die Überwinterer ungefähr 11 bis 15 Monate.

Die vorliegenden Ergebnisse zur Larvaldauer lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Die kritische Temperaturschwelle liegt bei circa 20 °C. Liegen die Wassertemperaturen während der Sommermonate (Juni bis September) deutlich unter dieser Schwelle, überwintern alle abgesetzten Larven.
- Liegt die Durchschnittstemperatur während dieses Zeitraumes deutlich über 20 °C, erreicht ein großer Teil der Larven noch im selben Jahr die Metamorphose. Nur die spät abgesetzten Larven (Ende Juli, August) überwintern.
- Die Überwinterer sind signifikant länger und schwerer als die Nicht-Überwinterer.

In der Arbeit von BUCHHOLZ (1989), die eine *Alytes*-Population in Unterfranken untersuchte, werden Wachstumskurven von Larven aufgezeigt, die ohne Überwinterung die Metamorphose erreichten. Die Larvaldauer betrug bei diesen Tieren 60 bis 65 Tage, was sehr gut mit den eigenen Ergebnissen übereinstimmt. Auch die Angabe von MEISTERHANS (1969), daß die kürzeste Larvaldauer nach seinen Beobachtungen ungefähr 2 Monate beträgt, wird durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt. Allerdings werden in beiden Untersuchungen keine Angaben zur Wassertemperatur gemacht.

Wachstum im Jahresverlauf

Eine wichtige Frage betrifft das Wachstum im Jahresverlauf. Der mittlere Zuwachs der Larven über ein Jahr, jeweils aus einer Fortpflanzungsperiode, ist in Abbildung 3 wiedergegeben. Schon ab September verringert sich das Wachstum der Larven deutlich. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß vor allem größere Larven sich durch Einwühlen in den Bodengrund (?) verbergen können und demnach nicht repräsentativ in den Stichproben vertreten sind (siehe auch Kapitel Methoden). So wurden noch am 3. 10. 1988 Larven gefunden, die deutlich über 1 g schwer waren. In den nachfolgenden Stichproben (11. 11. und 19. 12.) konnten dann keine derartig schweren Larven mehr nachgewiesen werden. Erst in der Februartkontrolle wurden wieder große und schwere Larven gefunden. Ähnliches konnte auch im Winter 1986/1987 und 1987/1988 beobachtet werden. Hier gingen die durchschnittlichen Gewichte der Larven während der Herbstmessungen

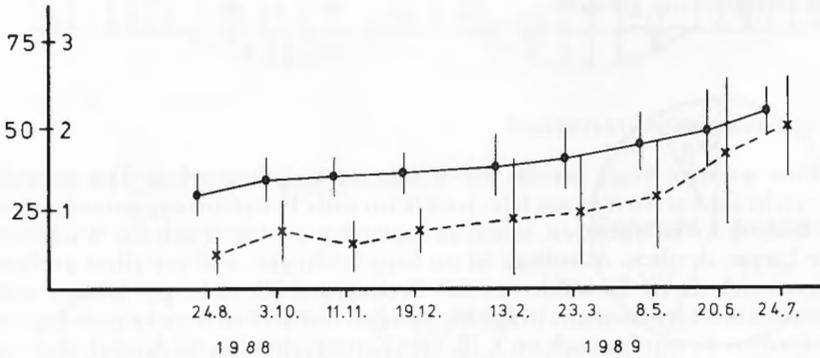
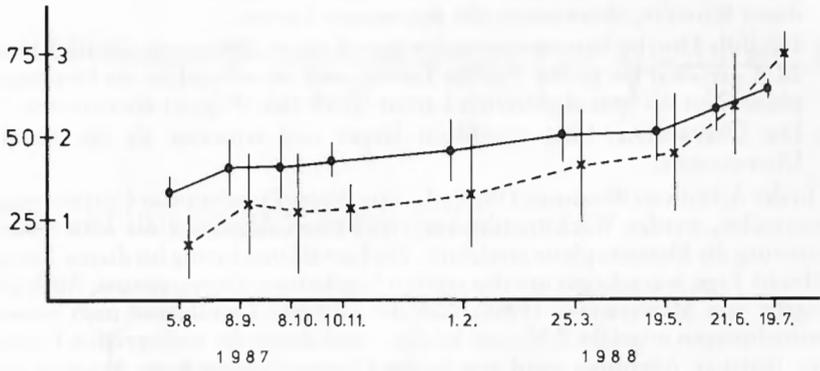
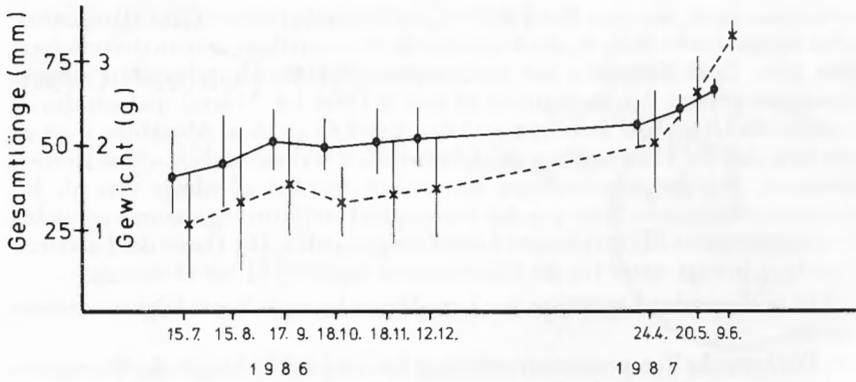


Abb. 3. Entwicklung der Larvenpopulationen in drei verschiedenen Fortpflanzungsperioden.
 Development of larval populations in three different reproductive periods.
 ●—● Gesamtlänge. Total length (mm).
 x—x—x Masse. Mass (g).

ebenfalls zurück. Erst im April 1987 und im Januar 1988 wurden wieder große und schwere Tiere gefangen. Trotz dieser Einschränkungen bleibt aber festzuhalten, daß während der Herbst- und Wintermonate die Entwicklung der *Alytes*-Larven verzögert verläuft, was auch durch die weiter unten besprochenen Ergebnisse gleichgroßer Sommer- und Winterlarven belegt wird. Erst ab April/Mai zeigen sich wieder deutliche Entwicklungsfortschritte, die sich auch in Zahlen ausdrücken lassen. Aus den der Abbildung 3 zu Grunde liegenden Daten lassen sich die tägliche mittlere Gewichtszunahme einmal für den Herbst/Winterzeitraum und zum anderen für die nachfolgende Periode bis zur Metamorphose im Sommer berechnen. Für den Herbst/Winterzeitraum ergeben sich tägliche Gewichtszunahmen von 2,2 mg (1986/87), 2,6 mg (1987/88) und 1,7 mg (1988/89). Die nachfolgende Frühling/Sommerperiode weist tägliche mittlere Zuwachsraten von 28,5 mg (1987), 11,6 mg (1988) und 10,1 mg (1989) auf. Die großen Unterschiede zwischen der Frühling/Sommerperiode 1987 auf der einen Seite und dem gleichen Zeitraum 1988 und 1989 auf der anderen Seite beruht auf den zu diesem Zeitpunkt schon wesentlich größeren Larven im Frühjahr 1987 (siehe Abb. 2 und 3), die dementsprechend auch mehr an Körpersubstanz zulegen konnten.

Es stellte sich nun die Frage, ob ausgesuchte Larven während der Wintermonate ihr Gewicht bei gleicher Gesamtlänge beibehalten oder ob sie einen Teil ihrer Reserven bei eingeschränkter Nahrungsaufnahme meßbar aufbrauchen. Dazu wurden Winter- und Sommertiere von 1986 und 1987 sowie von 1987 und 1988 einander gegenübergestellt. Es wurden nur Larven aus der gleichen Fortpflanzungsperiode verwendet und das Gewicht der Tiere mit gleicher Gesamtlänge nach dem t-Test für abhängige Stichproben auf signifikante Unterschiede überprüft. Tabelle 3 zeigt die Ergebnisse, die für beide Vergleichsperioden signifikante Unterschiede anzeigen. Die Winterlarven dieser Stichprobe sind also bei gleicher Länge deutlich leichter als die Sommerlarven; ein Beleg, daß während der Wintermonate vermehrt ein Substanzabbau stattfinden kann. Es wäre interessant, diesen Zusammenhang bei unterschiedlichen Größenklassen zu testen, da für die

	n	\bar{x}	t	p
Sommer 1986	16	1890,6	2,56	<0,025
Winter 1987	16	1706,3		
Sommer 1987	20	1120,5	3,65	<0,005
Winter 1988	20	1015,0		

Tab. 3. Masse [mg] von Sommer- und Winterlarven bei gleichen Gesamtlängen der Tiere.
Mass [mg] of summer and winter larvae with equal total length.

Gesamtpopulation durchaus ein Wachstumszuwachs zu erkennen ist (siehe Abb. 3). Die relativ wenigen zur Verfügung stehenden Winter- und Sommerlarven mit gleicher Gesamtlänge erlaubten aber keine weitergehenden Aussagen.

Weitere Faktoren, die die Entwicklung der Larven beeinflussen können

Neben der Wassertemperatur können natürlich eine Reihe weiterer abiotischer und auch biotischer Faktoren die Larvalentwicklung beeinflussen. Vor allem die Nahrungsversorgung sowie inter- und intraspezifische Konkurrenz und Räuber-Beute-Beziehungen sind hier aufzuführen. So dürfte die große Anzahl adulter Molche im Frühjahr mit Sicherheit die Anzahl frisch abgesetzter Larven dezimieren. Aus den Wachstumskurven läßt sich zum Teil indirekt auf eine derartige Verknüpfung schließen. So findet zum Beispiel zwischen dem 9. Juni und 9. Juli 1987 ein kaum nennenswertes Größenwachstum der Larvenpopulation statt. Ein Hinweis, daß hier möglicherweise Tiere bis zu einer bestimmten Größe gefressen werden und es zu einem vorübergehenden Entwicklungsstillstand innerhalb der Population kommt. Auch die geringe Wachstumsrate im Sommer 1989 (siehe oben), die trotz höherer Wassertemperaturen (Abb. 1) unter der des Vorjahres liegt, könnte auf ähnliche Zusammenhänge zurückzuführen sein. Derartige Verknüpfungen, vor allem zwischen adulten Urodelen und Anurenlarven, sind in zahlreichen experimentellen Arbeiten belegt (z. B. MORIN 1986, WILBUR 1987, CORTWRIGHT & NELSON 1990). Aber auch Großlibellenlarven, die zeitweise häufig im Untersuchungsgewässer zu finden waren, dürften als Räuber, vor allem auch noch für größere *Alytes*-Larven in Frage kommen, die von den beiden *Triturus*-Arten nicht mehr erbeutet werden können. Nach eigenen Beobachtungen können Larven von *Cordulegaster boltoni* noch *Salamandra*-Larven von 40 mm Gesamtlänge erbeuten (THIESMEIER-HORNBERG 1988). Die Larven von *Aeshna cyanea*, die eine ähnliche Größe erreichen, könnten demnach durchaus noch überwinterte *Alytes*-Larven überwältigen. So war vor allem 1989 festzustellen, daß sich die Anzahl der Überwinterer ungewöhnlich stark reduzierte und die große Fraktion der 30 bis 45 mm langen Larven aus den Monaten Februar/März sich in dieser Abundanz nicht bis in den Juli hinein verfolgen ließ, wie es zum Beispiel 1988 der Fall war (siehe Abb. 2). Verschiedene Arbeiten belegen diese Interaktionen zwischen Libellen- und Froschlurchlarven (z. B. CALDWELL et al. 1980, SMITH 1983, TRAVIS et al. 1985), die natürlich wesentlich von der Räuberichte beeinflusst werden. Hinzu kommt auch die Möglichkeit, daß die einzelnen Entwicklungsstadien der Froschlurch-Kaulquappen unterschiedlich genießbar sind, wie es zum Beispiel BRODIE & FORMANOWICZ (1987) für *Bufo americanus* aufgezeigt haben. Hier sind nur die mittleren Larvenstadien im Gegensatz zu den Junglarven für Libellen und Schwimmkäfer genießbar. Ein weiterer wichtiger Aspekt ist die dichte-abhängige Überlebensrate bei Anurenlarven, die ebenfalls wesentlich die Umwandlungsgröße mitbestimmen kann (z. B. WILBUR 1976). Von dieser gesamten Problematik ist, abgesehen von einigen Zufallsbeobachtungen oder Mutmaßungen, bei *Alytes*-Larven nichts bekannt.

Über die Auswirkungen unterschiedlicher klimatischer Bedingungen auf den Bruterfolg im terrestrischen Bereich (vor allem Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und Niederschläge) ist nur wenig bekannt. MEISTERHANS (1969) gibt an, daß bei zu hoher Feuchtigkeit Eier verpilzen können, und GALAN et al. (1990) berichten von ausgetrockneten Gelegen in einer spanischen Gebirgspopulation. Im Untersuchungsgebiet war besonders der Sommer 1989 im Vergleich zu den Vorjahren relativ trocken (Tab. 1). So lag die Niederschlagssumme zwischen April und September fast um die Hälfte unter der des Jahres 1985. Besonders der außergewöhnlich trockene Mai könnte negative Folgen auf die Reproduktion gehabt haben. So wurden 1989 erst am 20. Juni relativ wenige Junglarven gefunden (Abb. 2).

Aus der Längen-Frequenz-Verteilung (Abb. 2) läßt sich ersehen, daß 1985 und 1988 (wahrscheinlich auch 1989) noch im August Larven abgesetzt wurden. Vor allem im Jahr 1986 scheinen nur zwei große Larvenschübe im Mai und Juni/Juli abgesetzt worden zu sein. Eine offensichtliche Korrelation mit vorhandenen Klimadaten läßt sich aber nicht erkennen.

Bemerkungen über die Entstehung der Brutfürsorge

Die große Variabilität in der Larvalentwicklung wirft die Frage nach ihrer Entstehung und damit auch die Frage nach der Funktion der Brutfürsorge auf.

Die Gattung *Alytes* hat ihr Hauptverbreitungsgebiet im atlantisch geprägten Südwesteuropa und bevorzugt Mittelgebirgslagen oder, wie besonders auf der Iberischen Halbinsel, auch submontane bis montane Bereiche. GROSSENBACHER (1988) gibt zum Beispiel für die Schweiz 600 bis 800 m als bevorzugte Höhenstufe an. Diese Regionen waren und sind von Natur aus arm an stehenden Gewässern. Es wundert daher nicht, wenn *Alytes*, besonders im Süden des Verbreitungsgebietes, vornehmlich fließende Gewässer in Ermangelung von stehenden Gewässern als Laichplatz aufsucht; dies gilt in besonderem Maße für *Alytes cisternasii* (MALKMUS 1982). Die Larven sind dort neben Larven von *Salamandra salamandra*, *Chioglossa lusitanica* oder auch *Rana iberica* in den Bachläufen, vor allem in den Auskolkungen, zu finden. Diese Lebensräume sind im Gegensatz zu mitteleuropäischen Bachläufen großen abiotischen Schwankungen unterworfen. Neben der Wasserführung kann besonders auch die Temperatur in den heißen Sommermonaten in den nur mäßig durchströmten Auskolkungen der Bachläufe kurzzeitig stark ansteigen. Die Morphologie dieser Fließgewässer, die zudem häufig nur mäßig beschattet werden, gleicht eher einer Reihe hintereinander geschalteter, mehr oder weniger großer Stillgewässer, als den uns in Mitteleuropa geläufigen Vorstellungen von Fließgewässern. Hier liegt sicher ein Schlüssel für das Verständnis der Fortpflanzungsbiologie der Geburtshelferkröte, die diesen Extremsituationen durch eine flexible Larvalentwicklung angepaßt ist.

Die Verknüpfung von Fließgewässer und Brutfürsorge bei Amphibien ist wiederholt dargestellt worden (z. B. NUSSBAUM 1985, THIESMEIER & HAKER 1990). Dabei gehen NUSSBAUM & SCHULTZ (1989) von einer koevolutiven Entwicklung der beiden Faktoren Eigröße und -anzahl sowie Brutfürsorge aus. Über den Weg der großen, dotterreichen Eier, die bei sehr vielen bachbewohnenden Amphibien in Anpassung an die Strömung zu beobachten sind, haben sich demnach die verschiedensten Methoden der Brutfürsorge entwickeln können. Das Absetzen von Larven fortgeschrittener Größe kann wesentlich dazu beitragen, die Gefahr der Verdriftung der Tiere im Fließgewässer zu reduzieren und damit den Fortpflanzungserfolg zu erhöhen, wie es von THIESMEIER & SCHUHMACHER (1990) an den Larven des Feuersalamanders gezeigt worden ist.

Ein weiteres Indiz dafür, daß *Alytes* ein primärer Bachrandbewohner ist, der die Fließgewässer zur Larvenablage nutzt, sind die niedrigen Vorzugstemperaturen (VT) der Larven im Gegensatz

zu anderen mitteleuropäischen Amphibien. Nach RÜHMEKORF (1958) liegen sie zwischen 21,9 und 25,3 °C. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch MARTENS (1984) bei seinen Untersuchungen an *Alytes muletensis*-Larven, wobei für diese Art der angegebene Temperaturbereich auch gleichzeitig das Entwicklungsoptimum charakterisiert (KADEL & HEMMER 1984). Dieser Temperaturbereich wird auch bei den eigenen Untersuchungen — mit leichter Einschränkung für 1985 — in den beiden ersten Beobachtungsjahren erreicht (Tab. 2).

Die adulten Tiere besitzen gegenüber den Larven deutlich höhere VT ($31,5 \pm 0,93$ °C, STRÜBING 1954), die charakteristisch sind für Bewohner offener, vegetationsarmer Bereiche (z. B. *Bufo calamita*), wie sie sich gerade auch in von Geröll geprägten Randbereichen der Gebirgsbäche ergeben.

Auch die Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme von *Alytes* geben deutliche Hinweise auf Bachläufe als bevorzugten Lebensraum. Besonders *A. muletensis* von der Insel Mallorca ernährt sich überwiegend von epilithischen Algen, die von den Steinen abgeraspelt und anschließend mit dem Filterapparat aufgenommen werden (VIERTEL 1984). Die daraus resultierende vorwiegend benthische Lebensweise wird auch von CAMPENY & CASINOS (1989) für *A. obstetricans* hervorgehoben.

Es wäre also durchaus denkbar, daß sich *A. obstetricans* erst mit fortschreitender Kultivierung der Landschaft und der damit verbundenen Anlage von Brunnen sowie Hof- und Feuerlöschteichen (die beiden letzteren sind noch heute bevorzugte Aufenthaltsorte für *Alytes*-Larven!) vom Fließgewässer immer mehr in Richtung Stillgewässer orientierte. Die hohe Variabilität in der Larvalentwicklung läßt es zu, daß die Geburtshelferkröte sowohl als Pionierbesiedler temporäre Kleingewässer besiedelt als auch kühlere Mittelgebirgsbäche, in denen die Larvalentwicklung länger als ein Jahr, wahrscheinlich sogar zwei Jahre dauern kann. Die entscheidenden und begrenzenden Besiedlungsfaktoren scheinen geeignete Landlebensräume in direkter Gewässernähe zu sein, die den wenig wanderungsfreudigen Tieren ein vegetationsarmes Gelände mit zahlreichen mikroklimatisch günstigen Unterschlupfmöglichkeiten bieten, damit die Eier während ihrer Entwicklung an Land nicht austrocknen. Somit steht einer euryöken Larvalphase ein relativ stenökes Juvenil- und Adultstadium gegenüber. Dies ist sicher auch ein Grund für das häufig schwierig zu erklärende und zerrissene Verbreitungsbild der Geburtshelferkröte in Mitteleuropa.

Danksagung

Der Stadt Bochum (Untere Landschaftsbehörde) danke ich für die Ausnahmegenehmigung, die die Untersuchungen ermöglichte, und der Unterhaltungsabteilung des Grünflächenamtes für die unkonventionelle Hilfe bei der Ausbaggerung des Tümpels. Meine Frau, Dipl.-Biol. Dipl.-Ökol. CLAUDIA HORNBERG, hat mir bei den Freilandarbeiten über den langen Zeitraum sehr geholfen.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird über 5 Fortpflanzungsperioden die Entwicklung der Geburtshelferkröte (*Alytes o. obstetricans*) im Freiland dokumentiert.

Liegen die Wassertemperaturen des Laichgewässers in den Sommermonaten deutlich über 20 °C, metamorphosieren die von Mai bis Anfang Juli abgesetzten Tiere noch im selben Jahr. Sie sind nach einer Larvaldauer von 9 bis 11 Wochen durchschnittlich 61 mm lang (58-64 mm) und 2,08 g schwer (1,67-2,48 g). Liegen die durchschnittlichen Wassertemperaturen unter 20 °C, überwintern alle Larven einer Fortpflanzungsperiode. Sie erreichen nach 11 bis 15 Monaten Larvaldauer eine durchschnittliche Gesamtlänge von 68 mm (65-71 mm) und ein durchschnittliches Gewicht von 3,16 g (2,46-3,85 g).

Über die Wintermonate kommt es zu einer deutlichen Entwicklungsreduzierung der Tiere. Gleichlange Sommer- und Winterlarven zeigen signifikante Gewichtsunterschiede; ein Hinweis, daß die hibernierenden Larven von ihrer Substanz zehren.

Es werden weitere Faktoren angesprochen, die die Larvalentwicklung beeinflussen können. Im Zusammenhang mit der variablen Larvalentwicklung und der Brutfürsorge wird die Möglichkeit diskutiert, daß *Alytes obstetricans* ein primärer Bachbewohner ist, der erst mit fortschreitender Kultivierung der Landschaft zunehmend Stillgewässer besiedelte.

Schriften

- BORTZ, J. (1985): Lehrbuch der Statistik für Sozialwissenschaftler. — Berlin (Springer), 898 S.
- BRODIE, E. D. & D. R. FORMANOWICZ (1987): Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. — Herpetologica, Kansas, 43: 369-373.
- BUCHHOLZ, S. (1989): Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie und Populationsdynamik einer Freilandpopulation von *Alytes o. obstetricans* (Amphibia, Anura, Discoglossidae). — Dipl. Arbeit, Univ. Würzburg, 81 S.
- CALDWELL, J. P., J. H. THORP & T. O. JERVEY (1980): Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs. — Oecologia, Berlin, 46: 285-289.
- CAMPENY, R. & A. CASINOS (1989): Densities and buoyancy in tadpoles of Midwife toad, *Alytes obstetricans*. — Zool. Anz., Jena, 223: 6-12.
- CORTWRIGHT, S. A. & C. E. NELSON (1990): An examination of multiple factors affecting community structure in an aquatic amphibian community. — Oecologia, Berlin, 83: 123-131.
- DE L'ISLE, A. (1876): Memoire sur les moeurs et l'accouchement de l'*Alytes obstetricans*. — Annls. Sci. Nat., Paris, 6: 1-51.
- FELDMANN, R. (1981): Geburtshelferkröte — *Alytes o. obstetricans* (LAURENTI 1768). In: FELDMANN, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. — Abh. Landesmus. Naturkde. Münster, 43: 67-70.
- GALAN, P., M. VENCES, F. GLAW, G. FERNANDEZ ARIAS & M. GARCIA-PARIS (1990): Beobachtungen zur Biologie von *Alytes obstetricans* in Nordwestiberien. — herpetofauna, Weinstadt, 12 (Heft 65): 17-24.
- GROSSENBACHER, K. (1988): Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. — Doc. faun. helv., Basel, 7, 207 S.
- HEINZMANN, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (LAUR.). — Oecologia, Berlin, 5: 19-55.
- KADEL, K. & H. HEMMER (1984): Temperature dependence of larval development in the Mallorcan midwife toad, *Baleaphryne muletensis*. In: HEMMER, H. & J. A. ALCOVER (Eds): Història Biològica del Ferreret. — Ciutat de Mallorca (Editorial Moll) 169-173.
- KORDGES, T., B. THIESMEIER, D. MÜNCH & D. BREGULLA (1989): Die Amphibien und Reptilien des mittleren und östlichen Ruhrgebietes. Verbreitung, Bestand und Schutz der Herpetofauna im Ballungsraum. — Dortmunder Beitr. Landeskde, naturwiss. Mitt., Beiheft 1, 112 S.
- MALKMUS, R. (1982): Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Portugal. — Salamandra, Frankfurt/M., 18: 218-299.
- MARTENS, H. (1984): Temperature selection in tadpoles of *Baleaphryne muletensis*. In: HEMMER, H. & J. A. ALCOVER (Eds): Història Biològica del Ferreret. — Ciutat de Mallorca (Editorial Moll), 163-168.
- MEISTERHANS, K. (1969): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans obstetricans* LAURENTI). — Dipl. Arbeit, Univ. Zürich, 100 S.
- MORIN, P. J. (1986): Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. — Ecology, Brooklyn etc., 67: 713-720.

- NUSSBAUM, R. A. (1985): The evolution of parental care in salamanders. — Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan, Ann Arbor, **169**: 1-50.
- NUSSBAUM, R. A. & D. L. SCHULTZ (1989): Coevolution of parental care and egg size. — Am. Nat., Lancaster, Pa, **133**: 591-603.
- RÜHMEKORF, E. (1958): Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salienta II. Temperaturwahl der Larven. — Z. Morph. Ökol. Tiere, Berlin, **47**: 20-36.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. — Berlin etc. (Springer), 552 S.
- SMITH, D. C. (1983): Factors controlling tadpole populations of the Chorus frog (*Pseudarcis triseriata*) on Isle Royal, Michigan. — Ecology, Brooklyn etc., **64**: 501-510.
- STRÜBING, H. (1954): Über Vorzugstemperaturen von Amphibien. — Z. Morph. Ökol. Tiere, Berlin, **43**: 357-386.
- THIESMEIER, B. (1984): Die Amphibien und ihre Lebensräume in Bochum — Beitrag zum Amphibienschutz in der Großstadt. — Dortmunder Beitr. Landeskd., naturwiss. Mitt., **18**: 17-46.
- THIESMEIER, B. & K. HAKER (1990): *Salamandra salamandra bernardezi* WOLTERSTORFF, 1928 aus Oviedo, Spanien, nebst Bemerkungen zur Viviparie in der Gattung *Salamandra*. — Salamandra, Bonn, **26**: 140-154.
- THIESMEIER, B. & H. SCHUHMACHER (1990): Causes of larval drift of the fire salamander, *Salamandra salamandra terrestris*, and its effects on population dynamics. — Oecologia, Berlin, **82**: 259-263.
- THIESMEIER-HORNBERG, B. (1988): Zur Ökologie und Populationsdynamik des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris* LACÉPÈDE, 1788 im Niederbergischen Land unter besonderer Berücksichtigung der Larvalphase. — Diss. Univ. Essen, 182 S.
- TRAVIS J., W. H. KEEN & J. JULIANNA (1985): The role of relative body size in a predator-prey relationship between dragonfly naiads and larval anurans. — Oikos, Copenhagen, **45**: 59-65.
- VIERTEL, B. (1984): Habitat, melanin pigmentation, oral disc, oral cavity, and filter apparatus of the larvae of *Baleaphryne muletensis*. In: HEMMER, H. & J. A. ALCOVER (Eds): *Història Biològica del Ferreret*. — Ciutat de Mallorca (Editorial Moll), 21-43.
- WILBUR, H. (1976): Density-dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. — Ecology, Brooklyn etc., **57**: 1289-1296.
- (1987): Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. — Ecology, Brooklyn etc., **68**: 1437-1452.

Eingangsdatum: 10. August 1990

Verfasser: Dipl.-Biol. Dr. BURKHARD THIESMEIER, Universität GH Essen, Institut für Ökologie, Abteilung Hydrobiologie, Postfach 10 37 64, D(W)-4300 Essen.