

Weitere Beobachtungen zur Paarung, Eiablage und Larvalentwicklung bei *Euproctus montanus*

BURKHARD THIESMEIER, CLAUDIA HORNBERG,
THOMAS MUTZ & MANFRED HENF

Mit 4 Abbildungen und 2 Tabellen

Abstract

Further observations on courtship, egg laying, and larval development in Euproctus montanus.

On the basis of a clutch reared under controlled conditions and field observations from different habitats and seasons, dates regarding the embryonic and larval development are presented, supplemented by observations on the courtship behaviour in captivity. The results are discussed in the context of life history theories (large, yolk rich eggs, long embryonic development with large hatchlings, relatively short larval period and parental care), and the extreme small body size of this species. The hypothesis is proposed that *Euproctus montanus* shows a tendency towards a direct development on land. If average water temperatures in summer are significantly above 15 °C, larvae from spring clutches emerge in the same year; larvae from autumn clutches hibernate. If average water temperatures during summer are below this threshold, spring larvae hibernate too. At higher altitudes (above 1000 m a.s.l.), two hibernations of larvae and also one hibernation of some clutches are assumed. On the basis of the head morphology, *Euproctus* larvae are compared with *Salamandra* and *Chioglossa* larvae. The head morphology of young *Euproctus* larvae corresponds to the chioglossa type, older individuals resemble the salamandra type. At habitats where *Salamandra* and *Euproctus* larvae occur syntopically, *Euproctus* larvae are significantly more frequent after the metamorphosis of the *Salamandra* larvae, due to the relatively long embryonic period.

Key words: Amphibia; Caudata; Salamandridae; *Euproctus montanus*; courtship, egg laying, embryonic development, larval development, larval morphology.

Zusammenfassung

Anhand eines unter kontrollierten Bedingungen aufgezogenen Geleges sowie Freilandbeobachtungen an verschiedenen Fundorten zu unterschiedlichen Jahreszeiten, werden Angaben zur Embryonal- und Larvalentwicklung von *E. montanus* vorgestellt, die durch einige Terrarienbeobachtungen zur Paarung ergänzt werden. Im Terrarium konnten wiederholt terrestrische Paarungen beobachtet werden. Sie werden im Hinblick auf die Besonderheiten in der Fortpflanzungsbiologie (große, dotterreiche Eier, lange Embryonalentwicklung mit großen Schlüpflingen, relativ kurze Larvalphase und Brutfürsorge), sowie der extremen Kleinwüchsigkeit dieser Art diskutiert. Es wird die Theorie aufgestellt, daß sich aus diesen Beobachtungen Tendenzen zu einer direkten Eientwicklung auf dem Land ablesen lassen. Bei sommerlichen Wassertemperaturen, die deutlich über 15 °C liegen, werden Larven aus im Frühjahr abgesetzten Gelegen im selben Jahr metamorphosieren; Herbstlarven überwintern. Bleiben die sommerlichen Wassertemperaturen unter dieser

Schwelle, überwintern auch die Frühjahrslarven. In höheren Regionen (oberhalb ca. 1000 m NN) muß auch eine zweimalige Überwinterung und eventuell auch eine Überwinterung von Gelegen angenommen werden. Anhand der Kopfmorphologie werden die Larven mit *Salamandra*- und *Chioglossa*-Larven verglichen. Junge Larven stehen dem *Chioglossa*-Typ näher, ansonsten zeigen sie deutliche Übereinstimmungen mit dem *Salamandra*-Typ. Bei syntopen Vorkommen mit *Salamandra*-Larven werden meist erst dann *Euproctus*-Larven häufig gefunden, wenn die *Salamandra*-Larven die Metamorphose beendet haben. Durch die relativ lange Embryonalentwicklung der *Euproctus*-Larven ist diese Raum-Zeitaufteilung möglich.

Schlagwörter: Amphibia: Caudata: Salamandridae: *Euproctus montanus*; Fortpflanzung, Eiablage, Embryonalentwicklung, Larvalentwicklung, Larvalmorphologie.

1 Einleitung

Im Gegensatz zu *Euproctus asper* und *E. platycephalus*, über die mittlerweile einige Beobachtungen und Untersuchungen zur Fortpflanzung und Larvalentwicklung vorliegen (z. B. DESPAX 1923, CLERGUE-GAZEAU 1971, ALCHER 1980, 1981b, THIESMEIER & HORNBERG 1986, 1990, MONTORI 1992), sind diesbezügliche Angaben über den Korsischen Gebirgsmolch nur spärlich zu finden. Grundlegende Angaben zur Biologie von *E. montanus* wurden zwar bereits von BEDRIAGA (1897) zusammengefaßt, worauf allerdings über viele Jahrzehnte kein nennenswerter Wissenszuwachs erfolgte.

Nachdem sich GOUX (1959) ausführlich mit der Verbreitung und den ökologischen Ansprüchen der adulten Tiere beschäftigt, wurden erst wieder durch ALCHER (1981a) neue Angaben zur Fortpflanzungsbiologie mitgeteilt. Er berichtet über gemeinsame Eiablageplätze und Gelegegrößen in Abhängigkeit von der Größe der Weibchen und diskutiert in diesem Zusammenhang eine mögliche Brutfürsorge der Weibchen. In der Arbeit fehlen allerdings sämtliche Angaben über die weitere Larvalentwicklung bis zur Metamorphose.

Im folgenden stellen wir Beobachtungen und Ergebnisse zu den Komplexen „Fortpflanzung“ und „Larvalökologie“ vor, die wir bei verschiedenen, unabhängigen Aufenthalten auf Korsika zwischen 1984 und 1994 sammeln konnten. Sie werden ergänzt durch Terrarienbeobachtungen.

2 Material und Methoden

Die vorgestellten morphometrischen Daten der Larven stammen von Tieren aus verschiedenen Regionen und Höhenstufen Korsikas. Norden und Nordwesten: Asco- und Restonica-Tal, 600-800 m NN, Col de la Croix, ca. 200 m NN; Nordosten: westlich Casevecchie, ca. 300 m NN; Süden: Col de Bavella, 900-1150 m NN. Das Weibchen, dessen Gelege die Grundlage der weiteren Beobachtungen zur Larvalentwicklung im Terrarium lieferte, wurde in der Nähe des Col de la Croix am 6.4.1994 bei Temperaturen von 11-12 °C im Wasser gefangen. Bei weiteren Beobachtungen, die im folgenden mitgeteilt werden und die Reiseprotokollen entstammen, werden jeweils Ort und gegebenenfalls weitere Daten aufgeführt.

Die in der Abbildung 4 benutzten Vergleichsdaten von *Salamandra*- und *Chioglossa*-Larven stammen aus der Arbeit von THIESMEIER (1994), ergänzt um

weitere Meßdaten von Larven aus den gleichen Fundortserien. In der Abbildung werden aus Gründen der Übersichtlichkeit nur die Regressionsgraden dargestellt. Die Anzahl der zugrunde liegenden Exemplare beträgt für *Salamandra* 34 und *Chioglossa* 27. Zur Vermessung der konservierten Larven wird auf THIESMEIER (1994) verwiesen. Die lebenden Eier und Larven wurden in einer flachen, nur feuchten Petrischale mit einer Schieblehre gemessen (jeweils zwei Messungen, aus denen dann der Mittelwert bestimmt wurde). Vor der Massebestimmung (Sartorius PT 210) wurden die Tiere auf einem Baumwolltuch von anhaftenden Wassertropfen befreit.



Abb. 1. Terrestrische Paarung bei *E. montanus*

Terrestrial courtship in *E. montanus*.

3 Ergebnisse

3.1 Terrestrische Paarung im Terrarium

Bei der mit einem intensiven Körperkontakt ablaufenden Paarung bei *E. montanus* hält das Männchen das Weibchen mit der Schnauze am Schwanz fest und umschlingt es mit dem eigenen Schwanz cranial zur Kloakenregion. Hierbei sind die beiden Kloaken mehr oder weniger aufeinander gepreßt, so daß ein direkter Spermatorphorenaustausch stattfinden kann (THIESMEIER & HORNBERG 1990). Bisher wurde in der Literatur nur über Paarungen im Wasser berichtet, doch konnten wir in den letzten Jahren im Terrarium zwei Paarungen und einen Paarungsversuch auf dem Land beobachten (Abb. 1). Sie fanden zwischen Anfang März und Mitte Mai in einem kleineren Terrarium ohne Wasserteil auf mäßig feuchtem Kiesboden statt, und zwar immer bei ansteigenden Temperaturen nach einer Kälteperiode. Eine weitere mehr oder weniger terrestrische Paarung wurde in einem Terrarium mit Wasserteil (3-12 cm Tiefe) beobachtet. Hier paarten sich die Tiere auf einer mit nur wenigen Millimetern Wasser bedeckten Schieferplatte im Übergangsbereich zwischen Wasser und Land.

3.2 Eiablage und Embryonalentwicklung

Das am Col de la Croix gesammelte Weibchen war auffallend klein (6,39 cm Gesamtlänge, 3,47 cm Kopf-Rumpf-Länge, bei einer Masse von nur 1,79 g vor und 0,86 g nach der Eiablage). Es legte zwischen dem 15. und 20. Mai insgesamt 24 Eier, die alle, trotz eines Angebotes an Steinen, in untergetauchtes Javamoos befestigt wurden. Von Beginn an hielt sich das Weibchen im Moos in unmittelbarer Nähe der Eier auf (Abb. 2), obwohl das Tier vor der Eiablage

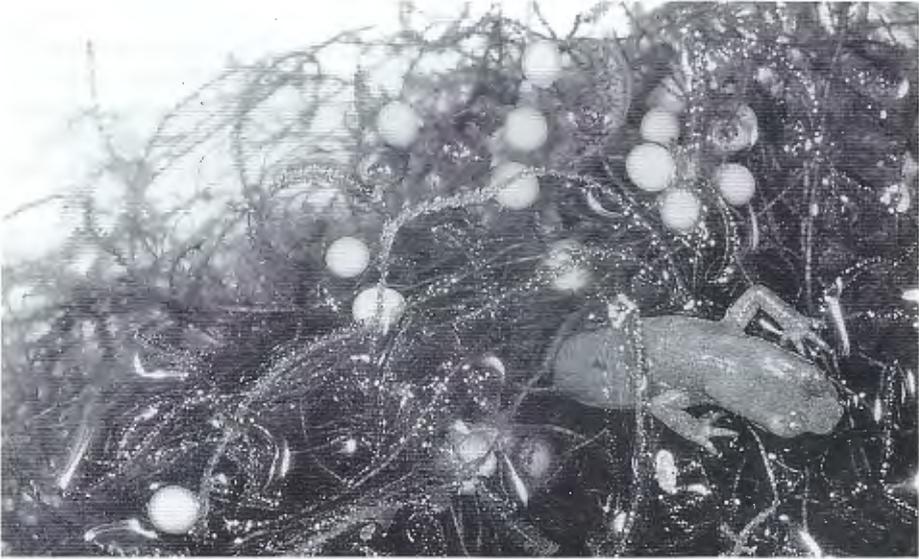


Abb. 2. Weibchen von *E. montanus* mit Gelege im Javamoos.
Female *E. montanus* with clutch deposited in moss.

Steinspalten als Unterschlupfplatz bevorzugt hatte. Dieses auffällige Verhalten lockerte sich erst gegen Ende der Embryonalentwicklung, als das Weibchen sich zunehmend vom Gelege entfernte. Weitere Verhaltensweisen zur Brutpflege, wie sie bei Plethodontiden (TILLEY 1972) oder Salamandriden (THIESMEIER & HORNBERG 1992) zu beobachten sind, konnten in diesem Fall nicht festgestellt werden.

Die Eier hatten einen Durchmesser von 3,8-4,1 mm (Dotter: ca. 3 mm) bei einer durchschnittlichen Masse von 0,03 g. Vor dem Schlupf betrug der Durchmesser 5-5,5 mm, wobei die Larven das Ei fast vollständig ausfüllten.

Bei Wassertemperaturen von durchschnittlich 15 °C (Schwankungsbreite zwischen 13-17 °C) dauerte die Embryonalentwicklung 40-50 Tage, aus allen 24 Eiern schlüpften Larven, die durch einen auffälligen Dottersack gekennzeichnet waren. Bis zur ersten Nahrungsaufnahme wuchsen die Larven noch um 2-3 mm.

3.3 Larvalentwicklung und Metamorphose

Einige Kenngrößen zur Beschreibung der weiteren Larvalentwicklung des Geleges sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Larvalentwicklung dauerte bei durchschnittlich 16,9 °C (Schwankungsbreite: 15,0-19,0 °C) 90-120 Tage. Die Metamorphose setzte bei einer Gesamtlänge zwischen 36-40 mm und einer Masse zwischen 0,35-0,42 g ein. Der Masseverlust während der Metamorphose war erheblich und betrug 30-40 %, so daß frisch verwandelte Jungtiere nur ca. 0,25 g wogen.

Datum/ Date	Gesamtlänge/ Total length (mm)	Kopf-Rumpf-Länge/ Snout-vent length (mm)	Masse/ Mass (g)
15.-20.5.1994	Eiablage (24 Eier, Durchmesser 3,8-4,1 mm bei ca. 0,03 g)		
25.6.-5.7.	Schlupf mit Dottersack: 16-18 mm, erste Nahrungsaufnahme bei 19-20 mm Gesamtlänge		
17.7.	20,5 (19,0-23,0), s: 1,36	—	0,043 (0,03-0,06), s: 0,010
24.7.	22,9 (22,0-24,0), s: 1,36	12,5 (11,8-12,9), s: 0,41	0,072 (0,06-0,09), s: 0,013
7.8.	26,04 (23,5-28,8), s: 2,05	13,3 (11,4-16,0), s: 1,68	0,108 (0,08-0,13), s: 0,019
4.9.	33,7 (30,7-36,0), s: 2,11	17,5 (15,6-18,5), s: 1,10	0,274 (0,20-0,32), s: 0,049
3.10.	37,2 (36,0-39,4), s: 1,15	19,0 (18,5-19,7), s: 0,46	0,370 (0,32-0,42), s: 0,035

Tab. 1. Kenngrößen zur Beschreibung der Embryonal- und Larvalentwicklung eines Geleges von *E. montanus*. Zu jedem Meßtermin wurden jeweils zehn Larven vermessen: Die erste Zahl gibt den Durchschnittswert, die Klammern die Extremwerte und (s) die Standardabweichung an.

Characteristic values for describing the embryonic and larval development of a clutch of *E. montanus*. At every date, ten larvae were measured: The first figure shows the average values in brackets are the extreme values, and (s) means the standard deviations.

Bisher fehlen systematische Freilanduntersuchungen, unter welchen abiotischen Bedingungen die Larven von *E. montanus* überwintern, oder in welchen Lebensräumen es regelmäßig zu einer Metamorphose im Jahr der Eiablage kommt. Im folgenden möchten wir daher mit den Ergebnissen zweier Larvensammlungen, vermessen Ende August 1987, zu diesem Fragenkomplex beitragen. Die Daten werden ergänzt durch weitere Freilandaufzeichnungen.

Am Col de Bavella auf ca. 1150 m NN (nordöstlich der Siedlung Village de Bavella) fanden sich Ende August bei Wassertemperaturen von 13-14 °C nahezu alle Larvengrößen nebeneinander, doch zeigt die graphische Umsetzung (Abb. 3) zwei deutlich voneinander unterscheidbare Gruppen: einmal Larven, die überwiegend 20-26 mm lang sind und zum anderen Tiere zwischen 34-40 mm. Mitte Mai 1994 fanden sich an der Nordseite des Col de Bavella auf ca. 900-1000 m NN Larven zwischen 25-44 mm Gesamtlänge nebeneinander. Hier fehlten um diese Jahreszeit die jungen, frischgeschlüpften Larven.

An einem tiefgelegenen Standort (westlich Casevecchie, ca. 300 m NN) fanden sich ebenfalls Ende August bei Wassertemperaturen von 17-18 °C nur Larven bis zu einer Gesamtlänge von 36 mm (Abb. 3) – ein deutliches Indiz, daß alle Überwinterer zu diesem Zeitpunkt das Wasser verlassen hatten und nur Larven der laufenden Saison noch im Bach zu finden waren.

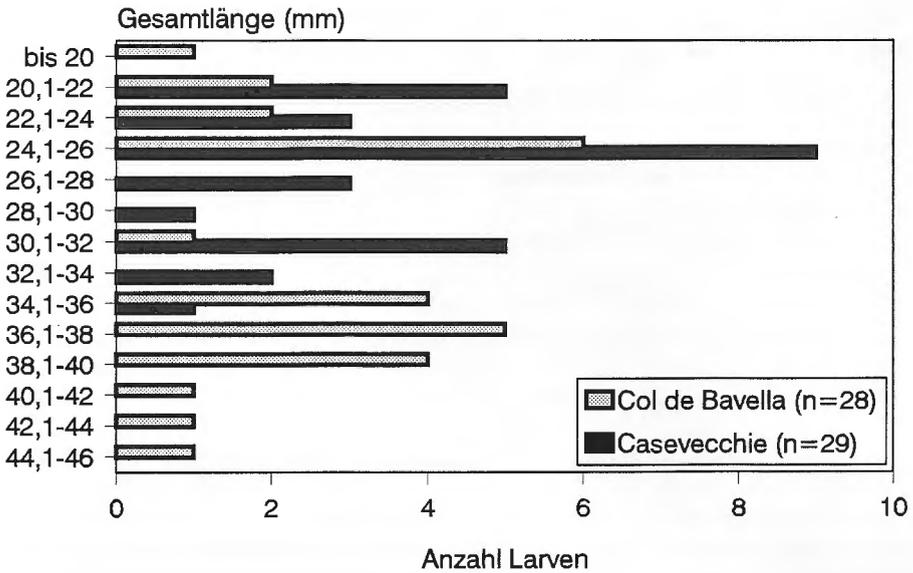


Abb. 3. Verteilung der Gesamtlängen von *E. montanus*-Larven, gesammelt Ende August am Col de Bavella (ca. 1150 m NN) und westlich von Casevecchie (ca. 300 m NN).

Size-frequency distribution of *E. montanus* larvae collected end of August at Col de Bavella at an altitude of approximately 1150 m, and west of Casevecchie at an altitude of approximately 300 m.

Anfang August 1991 und 1992 fanden sich am Col de Vergio (1450 m NN) zahlreiche frisch metamorphosierte Jungtiere in Bachnähe. Im Wasser waren zahlreiche Larven fortgeschrittener Größe anzutreffen.

3.4 Fortpflanzungsbiologischer Vergleich der drei *Euproctus*-Arten

Faßt man wichtige fortpflanzungsrelevante Parameter der drei *Euproctus*-Arten zusammen (Tab. 2), zeigen sich charakteristische Unterschiede: Die mit Abstand kleinste Art (*E. montanus*) besitzt bei relativ großen Eiern die längste Embryonalentwicklung und die mit Abstand größten Schlüpflinge. Dagegen ist die Dauer der Larvalentwicklung relativ kurz.

3.5 Vergleich der larvalen Kopfmorphologie zwischen *Euproctus montanus*, *Salamandra salamandra* und *Chioglossa lusitanica*

Werden morphologische Daten von *E. montanus*-Larven, die Aussagen zu Habitatpräferenzen von Urodelen-Larven zulassen (THIESMEIER 1994), mit denen von *Salamandra*- und *Chioglossa*-Larven verglichen (Abb. 4), zeigt sich

	<i>E. asper</i> (1)	<i>E. platycephalus</i> (2)	<i>E. montanus</i> (3)
Gesamtlänge ad. Tiere (cm)	10-14 (bis 16,7)	10-14	6,5-10 (bis 11,5)
Gelegegröße (n Eier)	10-57 (\bar{x} =34); (\bar{x} =39)	57-221	10-70
Dotter Durchmesser (mm)	4-5	3-3,3	3-3,5
Dauer der Embryonalentwicklung in Tagen; in Klammern Durchschnittstemperatur (°C)	19 (19,0) 30 (15,0)	37,6 (15,0)	40-50 (15,0)
Gesamtlänge der geschlüpften Larven (mm)	\bar{x} =13,2	\bar{x} =12,9	16-18
Dauer der Larvalentwicklung in Tagen; in Klammern Durchschnittstemperatur (°C)	110-245 (18,9-14,8) ca. 365 (15,0)	376-453 (15,0) 320-354 (16,8) 184-260 (20,5)	90-120 (16,9)
Gesamtlänge bei der Metamorphose (mm)	50-66	43,8-64,0	36-44

Tab. 2. Vergleich einiger fortpflanzungsrelevanter Parameter der drei *Euproctus*-Arten. Zusammengestellt nach (1) CLERGUE-GAZEAU (1971), THIESMEIER & HORNBERG (1986), MONTORI (1992); (2) ALCHE (1980, 1981b) und eigenen Daten; (3) ALCHE (1981a) und vorliegenden Daten. Die Angaben zur Gesamtlänge stammen aus THORN (1968), ergänzt durch eigene Angaben.

Comparison of some relevant reproductive parameters of the three *Euproctus* species. After (1) CLERGUE-GAZEAU (1971), THIESMEIER & HORNBERG (1986), MONTORI (1992); (2) ALCHE (1980, 1981b) and own data; (3) Alcher (1981a) and data from the present paper. The total length values are from THORN (1968), supplemented by own data.

eine große Nähe zum Salamandra-Typ. Auffallend ist, daß die *Euproctus*-Larven in frühen Entwicklungsstadien mehr dem Chioglossa-Typ nahestehen und sich in späteren Stadien zunehmend dem breitköpfigeren Salamandra-Typ annähern.

3.6 Vergesellschaftung mit Feuersalamanderlarven und Forellen

Larven von *E. montanus* und *Salamandra (s.) corsica* sind nur an wenigen Stellen der Insel vergesellschaftet. Ein Fundort bei l'Ospedale (ca. 600 m NN, Anfahrt zum Col de Bavella) wurde einmal Mitte Mai und zum anderen Ende Juli besucht. Im Mai waren zahlreiche *Salamandra*-Larven im Wasser zu finden, aber trotz intensiver Suche keine Larven von *E. montanus*. Dagegen fanden sich Ende Juli keine *Salamandra*-Larven mehr im Bach, dafür aber nun sehr zahlreiche, kleine (15-25 mm Gesamtlänge) Larven des Korsischen Gebirgsmolches.

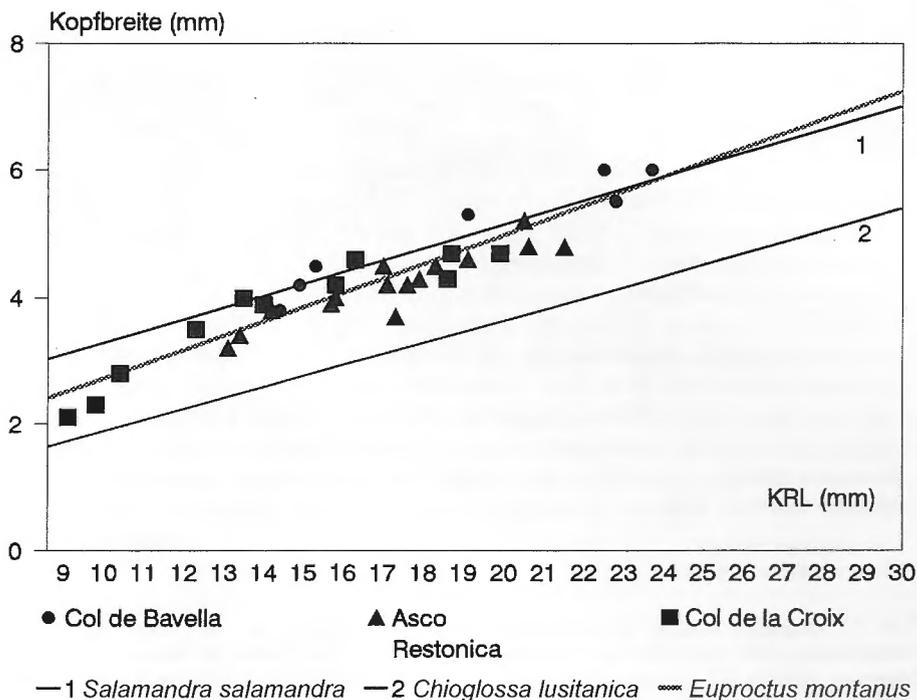


Abb. 4. Verhältnis Kopfbreite zur Kopf-Rumpf-Länge von *E. montanus*-Larven verschiedener Standorte im Vergleich zu Larven von *Salamandra salamandra* und *Chioglossa lusitanica*.

Head width to snout-vent-length ratio of *E. montanus* larvae from different habitats in comparison with *Salamandra salamandra* and *Chioglossa lusitanica* larvae.

An der schon erwähnten Nordseite des Col de Bavella auf ca. 900-1000 m NN fanden sich Mitte Mai sowohl *Euproctus*- als auch *Salamandra*-Larven nebeneinander. Mitte Juli wurden dagegen keine *Salamandra*-Larven mehr gefunden, nur noch *Euproctus*-Larven. Am Col de Vergio (ca. 1450 m NN) kommen beide Arten ebenfalls syntop vor. Auch in diesem Lebensraum zeigt sich ein ähnliches Raum-Zeit-Muster, wie bei den bereits erwähnten Standorten. Allerdings konnten hier bei einem Besuch Anfang August noch einige wenige *Salamandra*-, neben zahlreichen *Euproctus*-Larven im Wasser gefunden werden. An den Cascades des Anglais (1160 m NN) fanden sich in der ersten Maihälfte sehr viele *Salamandra*-Larven, aber nur ganz vereinzelt *Euproctus*-Larven.

Immer wieder wird in der Literatur (z.B. DELAUGERRE & CHEYLAN 1992) auf den Konflikt zwischen *Euproctus*-Larven und meist ausgesetzten Forellen hingewiesen. Im Asco-Tal (ca. 900 m NN) ist uns aus eigener Beobachtung ein syntopes Vorkommen dieser beiden Tiergruppen bekannt.

4 Diskussion

E. montanus, wie auch *E. platycephalus*, zeigen bei der Paarung im Vergleich mit *E. asper* einen deutlich engeren Kloakenkontakt (THIESMEIER & HORNBERG 1990), der eine direkte Übergabe der Spermatophore vom Männchen zum Weibchen erlaubt. Zusammen mit der vom Männchen ausgehenden engen Körperumschlingung und dem Verbeißen im hinteren Schwanzabschnitt kann diese Paarung bei *E. montanus*, wie die geschilderten Beobachtungen belegen, auch außerhalb des Wassers erfolgreich ausgeführt werden. Auch unter der Einschränkung haltungsbedingter Abweichungen, die bei Terrarienbeobachtungen nie ganz auszuschließen sind, kann die Beobachtung terrestrischer Paarungen beim Korsischen Gebirgsmolch von weitreichender Bedeutung sein. Hier lassen sich unter Umständen erste Schritte einer Tendenz ablesen, die in Richtung einer direkten Eientwicklung auf dem Land verläuft. Die geringe Körpergröße von *E. montanus*, die insgesamt starke terrestrische Bindung im Vergleich zu den anderen beiden *Euproctus*-Arten sowie die deutlichen Hinweise auf eine weibliche Brutfürsorge sind weitere Merkmale, die diese Vorstellungen unterstützen. Hinzu kommen die großen, dotterreichen Eier, die lange Embryonalentwicklung mit den relativ großen Schlüpflingen bei gleichzeitig relativ kurzer Larvalentwicklung (Tab. 2), die ebenso als Indizien für diese vorläufige Theorie herangezogen werden können.

Durchaus vergleichbare Verhältnisse finden sich bei der fließwasserbewohnenden Plethodontiden-Gattung *Desmognathus* in Nordamerika. Verschiedene Arten demonstrieren die schrittweisen Übergänge von einer mehr oder weniger vollaquatischen Lebensweise (*D. quadramaculatus*) bis zur völligen Loslösung von diesem Lebensraum mit direkter Eientwicklung an Land (*D. aeneus*) (HAIRSTON 1987, THIESMEIER 1991). Auch hier sind die größten Arten aquatil und die kleinsten terrestrisch, wobei Brutfürsorge sowohl bei aquatischen als auch terrestrischen Gelegen zu beobachten ist.

Das von uns am Col de la Croix gesammelte Weibchen ist als extrem klein zu bezeichnen. Im Vergleich zu den Angaben bei ALCHER (1981a) bleibt das Tier mit einer Gesamtlänge von 6,39 cm fast 1 cm unter dem kleinsten vermessenen Weibchen aus dem Forêt de Zonza (7,34 cm), der im südlichen Korsika auf ca. 850 m NN liegt. Auch die allgemeinen Angaben zur Gesamtlänge von BEDRIAGA (1897), THORN (1968) und NÖLLERT & NÖLLERT (1992) liegen mit 8,2-9 cm, 8-10 cm sowie 7-9,5 cm deutlich darüber [BOULENGER (1882) gibt für ein Männchen und ein Weibchen sogar Gesamtlängen von 1,14 bzw. 1,08 cm an]. Ob es sich hier um einen Zufallsfund oder um eine tatsächlich äußerst kleinwüchsige Population von *E. montanus* handelt, muß offenbleiben, da keine weiteren adulten Tiere gefunden werden konnten. Auch fanden sich keine weiteren Literaturangaben über unterschiedliche Gesamtlängen von Tieren aus meeresnahen Populationen im Vergleich zu Tieren aus Gebirgsregionen.

Trotz der geringen Gesamtlänge des Weibchens liegt aber die Gelegegröße von 24 Eiern genau im mittleren Bereich der von ALCHER (1981a) vorgestellten Daten. Bei einer Durchschnittsmasse von 30 mg pro Ei umfaßt das Gelege insgesamt ca. 720 mg, so daß das Weibchen bei einer Ausgangsmasse von 1,79 g 40,2 % seiner Körpermasse in das Gelege „investierte“.

Durch die kontrollierte Aufzucht des Geleges, sowie die verschiedenen Larvenaufsammlungen und Freilandbeobachtungen, läßt sich zwar noch kein endgültiges, aber zumindest doch ein sehr realitätsnahes Bild der Dauer der Larvalphase bei *E. montanus* in verschiedenen Regionen und Höhenstufen erstellen.

Nach den Laboruntersuchungen sind Embryonal- und Larvalentwicklung bei 15-17 °C nach insgesamt 130-170 Tagen abgeschlossen. Demnach dürften die Larven aus Gelegen, die bis Ende Mai in Bachläufe abgesetzt werden, deren Temperaturen im Sommer über längere Zeit 15 °C überschreiten, noch im selben Jahr metamorphosieren. Nach unseren Erfahrungen gilt dies für Gewässer bis ca. 500-600 m NN. Larven aus späteren Gelegen überwintern unter diesen Bedingungen und wandeln sich im kommenden Frühjahr/Sommer um. Die Larvenaufsammlung westlich von Casevecchie (300 m NN, siehe Abb. 3) Ende August läßt darauf schließen, daß zu diesem Zeitpunkt alle vorjährigen Larven umgewandelt waren. Die größten Tiere (ca. 36 mm Gesamtlänge) standen kurz vor der Metamorphose. Die ungleiche Verteilung der einzelnen Größenklassen an diesem Standort könnte auf unterschiedliche Fortpflanzungshöhepunkte zwischen März/April und Juli hindeuten, doch gibt es zu diesem Themenkomplex keine Hinweise in der Literatur. Bei all diesen Überlegungen ist allerdings zu berücksichtigen, daß kleinräumige Faktoren, wie Nord-Südexposition, Beschattung, Abstand zur Quelle etc., die abiotischen Bedingungen eines Gewässers beeinflussen können und somit Generalisierungen erschweren.

In höheren Regionen wird es zunehmend zu einer obligatorischen Überwinterung aller Larvenpopulationen kommen. Die Aufsammlung am Col de Bavella von Ende August zeigt frisch geschlüpfte Larven neben Tieren, die kurz vor der Metamorphose stehen; die Wassertemperatur liegt zu dieser Zeit deutlich unter 15 °C. Auch eine zweimalige Überwinterung der Larven dürfte wahrscheinlich sein, insbesondere in noch größeren Höhen (*E. montanus* wurde bis in Höhen von ca. 2100 m NN gefunden, DELAUGERRE & CHEYLAN 1992). Ebenso muß eine Überwinterung spät abgesetzter Gelege angenommen werden, da schon bei 15 °C die Embryonalentwicklung 40-50 Tage dauert (Tab. 2). Die tatsächliche Periode der Eiablage, auch an einem Fundort, unterliegt wahrscheinlich großen Schwankungen, wie Rückschlüsse aus Larvenfunden nahelegen (BEDRIAGA 1897, GOUX 1959), und so ist die allgemeine Angabe von „März bis in den September“ (NÖLLERT & NÖLLERT 1992) eine Verallgemeinerung, die in dieser Form wohl für kaum einen Fundort wirklich zutrifft. Wahrscheinlich haben die Tiere in den Niederungen eine zweiphasige Fortpflanzungsperiode (März-Juni und September). Diese zieht sich mit zunehmender Höhenlage immer stärker zu einer einzigen im Hochsommer (Juli-August) zusammen (BEDRIAGA 1897).

NOBLE (1927, 1954) war der erste, der die Phänologie von Urodelenlarven in Bezug zu ihrem Lebensraum setzte und so die Begriffe des „terrestrial type“, „mountain brook type“ und „pond type“ schuf. Dieses System, das später um den „stream type“ erweitert wurde (eine ausführliche Charakterisierung der Typen findet sich in DUELLMANN & TRUEB 1986) erreicht allerdings bei der praktischen Anwendung der Begriffe sehr schnell seine Grenzen, da es vielfa-

che Übergänge zwischen diesen Modellen gibt und ihnen keine quantitativen Daten zugrunde liegen. Zudem beziehen sie sich auf Lebensräume, die in dieser Bezeichnung („stream“, „mountain brook“) limnologisch kaum zu unterscheiden sind.

THIESMEIER (1994) hat anhand morphologischer Kriterien (Verhältnis Kopfbreite zur Kopf-Rumpf-Länge und Verhältnis Kopf-Rumpf-Länge zur Masse) charakteristische Unterschiede zwischen zwei klassischen, gegensätzlichen Larventypen, nämlich *Chioglossa lusitanica* und *Salamandra salamandra*, die beide in der Regel Fließgewässer bewohnen, aufgezeigt. Dabei sind die morphologischen Ausprägungen im wesentlichen Ausdruck der spezifischen Habitatpräferenzen der Larven und kein Indiz für die Besiedlung einer bestimmten Bachregion. Die schlanke, schmalköpfige Gestalt der *Chioglossa*-Larven ermöglicht den Tieren, im Gegensatz zu den breiteren und schwereren *Salamandra*-Larven, das Aufsuchen des oberen Lückensystems (hyporheisches Interstitial) der Bachsohle, wo sie in strömungsarmen bis strömungsfreien Bereichen leben und so besser der Verdriftung widerstehen können (THIESMEIER 1992).

Die Larven von *E. montanus* zeigen im Verhältnis von Kopfbreite zur Kopf-Rumpf-Länge eine große Ähnlichkeit zu dem *Salamandra*-Typ (Abb. 4). Die jungen Stadien stehen allerdings deutlich dem *Chioglossa*-Typ näher, so daß sich aus diesen Befunden eventuell ein Habitatwechsel der Larven im Laufe ihrer Entwicklung ablesen läßt. Überlebensstrategisch wäre es durchaus einleuchtend, wenn die jungen *Euproctus*-Larven das Interstitial stärker nutzen würden als größere Larven, insbesondere dürfte dies für die im Herbst schlüpfenden Tiere von Vorteil sein, die in den Wintermonaten auch einer allgemein höheren Wasserführung der Bäche und somit durchschnittlich höheren Fließgeschwindigkeiten ausgesetzt sind.

Die Beobachtungen zur Vergesellschaftung von *Euproctus*- und *Salamandra*-Larven lassen auch einige Rückschlüsse über das zeitliche Auftreten der beiden Arten im Laichgewässer zu. *Euproctus*-Larven sind erst dann häufig zu finden, wenn die *Salamandra*-Larven das Wasser weitgehend verlassen haben. Durch die lange Embryonalentwicklung läßt sich diese Zeitverschiebung erklären, doch stellt sich hier die Frage nach dem Verbleib der Überwinterer, die in *Salamandra*-Gewässern fehlen oder äußerst selten sind. Ob die rasch wachsenden und robusteren *Salamandra*-Larven *Euproctus*-Larven verdrängen können, ist nicht untersucht.

Literatur

- ALCHER, M. (1980): Contribution à l'étude du développement de l'Urodèle *Euproctus platycephalus* (GRAVENHORST, 1829). – Vie et Milieu, Banyuls sur Mer, **30**(2): 157-164.
- (1981a): Sur l'existence de soins parentaux chez *Euproctus montanus* (Urodela, Salamandridae). – Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **2**: 189-194.
- (1981b): Reproduction en élevage de *Euproctus platycephalus* (Urodela, Salamandridae). – Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **2**: 97-105.
- BEDRIAGA, J. VON (1897): Die Lurchfauna Europas. II: Urodela. Schwanzlurche. – Universitäts-Buchdruckerei, Moskau, 435 S.

- BOULENGER, G.A. (1882): Catalogue of the Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum. Second edition. – London (Brit. Mus.), 127 S. (reprint 1965).
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1971): L'Euprocte pyrénéen. Conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. – Anns. Spéléol., Paris, **26**: 825-960.
- DELAUGERRE, M. & M. CHEYLAN (1992): Atlas de repartition des batraciens et reptiles de Corse. – (Parc Naturel Regional de Corse, École Pratique des Hautes Études), 128 S.
- DESPAX, R. (1923): Contribution à l'étude anatomique et biologique des batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées *Triton (Euproctus) asper* DUGÈS. – Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **51**: 185-440.
- DUELLMANN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – New York (Mc Graw Hill), 670 S.
- GOUX, L. (1959): Contribution à l'étude biogéographique, écologique et biologique de l'Euprocte de Corse. – Vie et Milieu, Supp., Banyuls sur Mer, **8**: 223 -258.
- MONTORI, A. (1992): Fecundity of the Pyrenean newt *Euproctus asper* (DUGÈS, 1852) in the Spanish Prepyrenees. – S. 333-336 in: KORSÓS, Z. & I. KISS (Ed.): Proc. 6th Ord. Gen. Meet. SEH Budapest 1991.
- NÖLLERT, A. & C. NÖLLERT (1992): Die Amphibien Europas. – Stuttgart (Franck Kosmos), 382 S.
- NOBLE, G.K. (1927): The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. – Ann. N.Y. Acad. Sci., New York, **30**: 31-128.
- (1954): The Biology of the Amphibia. – New York (Dover), 577 S.
- THIESMEIER, B. (1991): Salamander im Osten der USA. – herpetofauna, Weinstadt, **13**: 11-19.
- (1992): Comparative experiments on larval drift of five European urodelan species in a water channel – preliminary results. – S. 439-442 in: KORSÓS, Z. & I. KISS (Ed.): Proc. 6th Ord. Gen Meet SEH Budapest 1991.
- (1994): Trophische Beziehungen und Habitatpräferenzen sympatrisch lebender *Salamandra salamandra*- und *Chioglossa lusitanica*-Larven. – Abh. Ber. Naturkde. Magdeburg **17**: 119-126.
- THIESMEIER, B. & C. HORNBERG (1986): *Euproctus asper* (DUGÈS, 1852): Beobachtungen im Freiland und Angaben zur Haltung und Fortpflanzung im Terrarium. – Salamandra, Bonn, **22**: 196-210.
- (1990): Zur Fortpflanzung sowie zum Paarungsverhalten der Gebirgsmolche, Gattung *Euproctus* (GENÉ), im Terrarium unter besonderer Berücksichtigung von *Euproctus asper* (DUGÈS, 1852). – Salamandra, Bonn, **26**: 63-82.
- (1992): First indications of parental care in the Chinese salamander, *Pachytriton brevipes* (Amphibia, Salamandridae). – Acta Biol. Benrodis, Düsseldorf, **4**: 163-164.
- THORN, R. (1968): Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. – Paris (Lechevalier), 376 S.
- TILLEY, S.G. (1972): Aspects of parental care and embryonic development in *Desmognathus ochrophaeus*. – Copeia, New York etc., **1972**: 532-540.

Eingangsdatum: 6. April 1995

Verfasser: Dr. BURKHARD THIESMEIER, Dipl. Biol. CLAUDIA HORNBERG, Akademiestr. 39, D-44789 Bochum; Dipl. Biol. THOMAS MUTZ, Merschkamp 17, D-48155 Münster; MANFRED HENF, Talstr. 85b, D-40822 Mettmann.