

Paarung, Fortpflanzung und Larvalentwicklung von *Pachytriton* sp. (*Pachytriton* A) nebst Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung

BURKHARD THIESMEIER & CLAUDIA HORNBERG

Abstract

Courtship, reproduction, and larval development of Pachytriton sp. (Pachytriton A) with comments on the taxonomy of the genus.

Besides the well known species *P. brevipes* and *P. labiatus*, two further taxa belonging to this genus can be distinguished by different phenotypes. Because the animals originate from the pet trade, and as no field data are available, we preliminarily describe them as *Pachytriton* species A and B. Furthermore, we report on a repeated successful reproduction of *Pachytriton* A. The courtship is similar to other tail fanning species like members of the genus *Paramesotriton*. After an intensive tail fanning, the males deposit several spermatophores over which the females creep to pick them up. Two clutches consisted of 84 respectively 85 eggs, which had a yolk diameter between 4.5-5 mm. The female shows intensive egg guarding. After 60-70 days of embryonic development at temperatures between 15-16 °C, the larvae hatch with a large yolk reserve. Until they start feeding, they grow 6-8 mm to reach a total length of 22-28 mm. At an average water temperature of 17 °C, the larval development takes 69-92 days. At metamorphosis, the larvae have a total length between 37-42 mm and a mass between 220-310 mg. Morphologically, the larvae are intermediate between the limnophilous brook larvae type („salamandra type“) and the rheophilous brook larvae type („chioglossa type“). After metamorphosis, the juveniles start into a terrestrial stage. The juvenile ventral colouration differs considerably from the colouration of adults.

Key words: Amphibia: Caudata: Salamandridae: *Pachytriton*, taxonomy, reproduction.

Zusammenfassung

Anhand verschiedener *Pachytriton*-Phänotypen wird dargelegt, daß neben den beiden bekannten Arten *P. brevipes* und *P. labiatus* noch zwei weitere Taxa dieser Gattung zuzurechnen sind. Da die Tiere aus dem Handel stammen und keine Freilanddaten vorliegen, werden sie vorläufig als *Pachytriton* A und B beschrieben. Darüber hinaus wird über die wiederholte erfolgreiche Nachzucht von *Pachytriton* A berichtet. Das Paarungsverhalten ähnelt dem Verhalten anderer Schwanzwedler, wie Arten der Gattung *Paramesotriton*. Das Männchen setzt nach einer intensiven Schwanzwedelphase mehrere Spermatophoren ab, über die das Weibchen hinwegkriecht und diese dabei aufnimmt. Ein Gelege besteht aus 84 bzw. 85 Eiern, die jeweils einen Dotterdurchmesser von 4,5-5 mm haben. Das Weibchen zeigt ein auffälliges Brutpflegeverhalten. Nach einer 60-70tägigen Embryonalentwicklung bei Temperaturen von 15-16 °C schlüpfen die Larven mit deutlich sichtbarem Dottervorrat. Bis zum Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme wachsen sie noch 6-8 mm und haben dann eine Gesamtlänge von 22-28 mm. Die Dauer der Larvalentwicklung beträgt bei durchschnittlich 17 °C 69-92 Tage. Zum Zeitpunkt der Metamorphose sind die Larven 37-42 mm lang und wiegen 210-330 mg. Die Larven stehen morphologisch intermediär zwischen dem limnophilen Bachlarventyp („Salamandra-Typ“) und dem rheophilen Bachlarventyp („Chioglossa-Typ“). Nach der Metamorphose durchlaufen die Jungtiere ein terrestrisches Stadium. Sie haben eine stark von den Elterntieren abweichende Ventralfärbung.

Schlagwörter: Amphibia: Caudata: Salamandridae: *Pachytriton*, Taxonomie, Fortpflanzung.

1 Einleitung

Bei Betrachtung des Fortpflanzungsverhaltens und der Fortpflanzungsbiologie innerhalb der verschiedenen Schwanzlurchfamilien zeigen die Salamandridae eine erstaunliche Vielfalt, die sich in dieser Ausprägung nirgendwo wiederfindet. Erwähnt seien in diesem Zusammenhang nur die unterschiedlichen Formen der Viviparie in der Gattung *Salamandra* (z.B. GREVEN & THIESMEIER 1994), die einzigartigen Körperumschlingungen in der Gattung *Euproctus* (z.B. THIESMEIER & HORNBERG 1990) oder das hochdifferenzierte Balzverhalten in der Gattung *Triturus* (z.B. HALLIDAY 1977, SPARREBOOM & ARNTZEN 1987).

Große Wissenslücken bestehen bis heute über die Fortpflanzungsbiologie der asiatischen Salamandriden. Insbesondere über die Gattung *Pachytriton* liegen bisher nur wenige Veröffentlichungen vor, die zudem widersprüchliche Fortpflanzungsverhalten beschreiben (MUDRACK 1984, THIESMEIER & HORNBERG 1992, THIESMEIER im Druck).

Im folgenden berichten wir über die wiederholte Nachzucht eines Vertreters aus der *Pachytriton*-Gruppe. Damit verbunden, möchten wir einen aktuellen Überblick der uns bisher bekannten Phänotypen dieser Tiere geben und somit auch einen Beitrag zur taxonomischen Differenzierung der Gattung leisten.

2 Systematische Vorbemerkungen und Beschreibungen der bekannten *Pachytriton*-Phänotypen

Ein kurzer Abriß über die Taxonomie und Erforschungsgeschichte der Gattung *Pachytriton* findet sich in THIESMEIER (im Druck). Danach sind heute zwei gut zu differenzierende Arten anerkannt (siehe auch YE et al. 1993, ZHAO & ADLER 1993): *Pachytriton brevipes* und *P. labiatus* (Abb. 1-3). Wesentliche Unterscheidungsmerkmale sind folgendermaßen zu umreißen:

P. brevipes besitzt, bei relativ gleichmäßiger rotbrauner Grundfärbung, kleine, über den gesamten Körper verteilte, schwarze Punkte, die auch Kopf und Schwanz bedecken. Die Ventralseite ist heller als die Dorsalseite, und es fließen verschiedene rote, rosa und weißliche Farben ineinander. Eine gute SW-Zeichnung der artbestimmenden Merkmale findet sich schon bei BOULENGER (1882). Die adulten Tiere sind kräftig gebaut und besitzen Gesamtlängen von 14-19 cm.

P. labiatus ist dagegen auf der Rücken- und Flankenseite in der Regel einfarbig schokoladen- bis dunkelbraun. Die Ventralseite ist durch mehr oder weniger große, kräftig rote Flecken von den Flanken abgesetzt. Eine Rotfleckung (Punkte oder Linien) kann sich bei einigen Tieren auch auf den Flanken oder der Körperoberseite befinden (Abb. 3). Die Ventralseite zeigt eine klare Aufteilung der Rot- und Schwarzfärbung, ist also in der Regel deutlich verschieden von der farblich wenig differenzierten, schwarzgepunkteten Ventralseite der *brevipes*-Tiere. Darüber hinaus fehlen *P. labiatus* die schwarzen Flecken an den Flanken und der Dorsalseite, wie sie für *P. brevipes* charakteristisch sind. Die adulten Tiere sind in der Regel kleiner und zierlicher als *P. brevipes* und erreichen Gesamtlängen von 13-16 cm, doch scheinen hier (lokale?) Unterschiede zu bestehen, denn YE et al. (1993) geben auch für *P. labiatus* Gesamtlängen bis nahezu 20 cm an.

Abb. 1-6. Von oben nach unten/from above to below: *P. brevipes*, *P. labiatus*, *P. labiatus*, *Pachytriton* A (♂), *Pachytriton* A (♀), *Pachytriton* B.



Bei beiden Arten besitzen die Männchen meist einen, manchmal auch mehrere kleine helle Flecken im letzten Schwanzdrittel.

Über diese beiden Grundtypen hinaus finden sich unter den Importtieren immer wieder Exemplare, die keiner der beiden Arten zweifelsfrei zugeordnet werden können. Wir haben daraufhin zahlreiche Tiere untersucht und sind der Meinung, daß sich zur Zeit noch mindestens zwei weitere Taxa phänotypisch von den beiden bereits bekannten Arten abgrenzen lassen. Eine dieser beiden Formen wurde bereits von THIESMEIER (im Druck) vorgestellt und in die Nähe von *Pachytriton brevipes* gerückt (Abb. 4, 5); es handelt sich um das Taxon, dessen Fortpflanzungsbiologie im folgenden näher vorgestellt wird und das wir vorläufig mit *Pachytriton A* bezeichnen. Charakteristisch für dieses Taxon ist der auffällige Sexualdimorphismus. Das uns bekannte Männchen zeigt ornamentartige weiß-blaue Färbungen, die sich von der Kloake ausgehend über den gesamten Schwanz erstrecken (Abb. 4). Die hellen Farben sind schwarz umgrenzt und erreichen ihre stärkste Intensität während der Paarungszeit. Die Ventralseite erinnert sehr an *P. brevipes*, doch sind die schwarzen Flecken intensiver und unregelmäßiger verteilt. Die Flanken und die Dorsalseite sind mehr oder weniger einfarbig braun bis dunkelbraun. An den Seitenlinien sind schwach rötlich gefärbte Flecken oder Streifen zu erkennen. Schwach angedeutet sind auch schwarze Punkte oder Flecken, die sich im Hintergrund der Dorsalfärbung befinden. Bei dem Weibchen (Abb. 5) sind die Punkte kaum zu sehen, beim Männchen (Abb. 4) sind sie deutlicher. *Pachytriton A* ist kräftig und robust gebaut. Die Tiere erreichen Gesamtlängen von 15-19 cm. Bemerkenswert ist, daß das Weibchen annähernd 32 g Masse erreichte, ein Wert, der über bisher bekannte Daten von *P. brevipes* liegt. Das Vorhandensein der schwarzen Punkte, wie auch die Färbung der Ventralseite, veranlaßt THIESMEIER (im Druck), die Tiere näher zu *P. brevipes* als zu *P. labiatus* zu rücken.

Ein weiteres unterscheidbares Taxon umfaßt die Tiere, deren Fortpflanzungsverhalten und Nachzucht von MUDRACK (1984) beschrieben wurde (Abb. 6). MUDRACK stellte diese Tiere seinerzeit zu *P. brevipes*, doch zeigten eigene Nachuntersuchungen charakteristische Unterschiede zu dieser Art. Dieses Taxon bezeichnen wir vorläufig mit *Pachytriton B*. Der wesentliche Grund, die Tiere nicht zu *P. brevipes* zu stellen, ist das Fehlen der schwarzen Punktzeichnung auf der Dorsal- und Lateralseite. Die Tiere sind hier einfarbig braun bis hellbraun (heller als charakteristische *P. labiatus*), und die Färbung ist bei näherer Betrachtung nicht deckend, sondern von winzigen hellen Pünktchen durchsetzt.

Kleinere Flecken können auch hell-orange sein und sich bandartig entlang der Körperseite ziehen. Eventuell ist die Aufhellung der Tiere auch abhängig vom Alter. Die Ventralseite zeigt unterschiedlich große orangene Flecken, es fehlen die schwarzen Punkte von *P. brevipes* und *Pachytriton A* sowie die kräftigen Rottöne wie bei *P. labiatus*. Die bisher bekannten Tiere erscheinen sehr flach und gedrunken gebaut, so daß der Körperquerschnitt eher rechteckig als rund erscheint. Es sind große Tiere mit Gesamtlängen von 17-19 cm.

Erste biochemische Untersuchungen (Isoenzymelektrophorese) der oben dargestellten vier Taxa, die zusammen mit M. VEITH (Univ. Mainz) durchgeführt werden, bestätigen die Differenzen, zeigen aber auch Unterschiede zu den phänotypischen Einschätzungen (VEITH & THIESMEIER in Vorb.).

Leider lassen sich von den über den Handel importierten Tieren keine Fundorte in Erfahrung bringen. Insofern bleiben noch viele Fragen offen, die uns zur Zeit veranlassen, die Beschreibung der neuen Taxa *Pachytriton A* und *B* zurückzustellen.

3 Haltung

Wir haben in den letzten Jahren wiederholt *P. brevipes* und *P. labiatus* gehalten. Beide Arten sind zumindest mit Beginn des Subadultstadiums voll aquatil und können in einem Aquarium gehalten werden. Auffallend ist die hohe Aggressivität der Tiere untereinander. Zwei Männchen sind selbst in einem größeren Aquarium von 100×40 cm Grundfläche, das dazu noch mit reichlich Versteckplätzen ausgestattet ist, kaum gemeinsam zu pflegen. Nach unseren Erfahrungen haben wir es hier wahrscheinlich mit den aggressivsten Salamandriden überhaupt zu tun.

Seit April 1990 halten wir ein Männchen und ein Weibchen von *Pachytriton* A. Beide Tiere werden in einem Aquarium (70×40×40 cm oder 100×40×50 cm) gepflegt. Der Wasserstand beträgt 8-15 cm. Ein Steinaufbau, der bis über die Wasseroberfläche ragt und bewachsen ist, bietet zahlreiche Versteckmöglichkeiten. Wir haben die Tiere sowohl mit einem Außenfilter als auch ohne Umwälzung des Wassers gehalten.

Der Standort des Aquariums ist ein nach Norden zeigender, ausgebauter Balkon, der im Winter nicht beheizt wird. Dementsprechend schwanken die Wassertemperaturen zwischen annähernd 0 °C und ca. 26 °C. Bei längeren starken Frostperioden und anhaltendem heißem Sommerwetter werden die Tiere vorübergehend in einem Keller untergebracht. Hier sind die Temperaturamplituden geringer: von 3-5 °C in kalten Wintermonaten bis max. 18 °C im Hochsommer. Unabhängig von der Jahreszeit oder den herrschenden Wassertemperaturen haben beide Tiere niemals Tendenzen erkennen lassen, das Wasser zu verlassen.

Die Jungtiere scheinen gegenüber tieferen Temperaturen (um 10 °C) empfindlich zu sein. Die Verluste im Winter 1995/96 führen wir auf diese Ursache zurück, da sich der Restbestand, nachdem er bei Zimmertemperatur gehalten wurde, schnell stabilisierte.

In der Regel sind beide Geschlechter gemeinsam in einem Aquarium untergebracht. Nach den Eiablagen im April 1991 und 1994 wurde das Männchen vom Weibchen getrennt. Im Herbst 1994 bekamen wir ein zweites Männchen, das bis zum Frühjahr 1996 alleine gehalten wurde.

Die Aufzucht der Jungtiere nach der Metamorphose erfolgt in kleineren, nur mit feuchtem Kies und einigen Rindenstücken ausgestatteten Behältern, deren Deckel mit Gaze bespannt sind.

Die adulten Tiere werden fast ausschließlich mit frisch gefangenen Regenwürmern gefüttert, darüber hinaus auch mit Mückenlarven und Köcherfliegenlarven. Die Larven wurden mit Wasserflöhen, Mückenlarven und Tubifex aufgezogen. Die Jungtiere, die zu den charakteristischen „Zungenschlägern“ zu rechnen sind, wurden vornehmlich mit Springschwänzen, später mit Regenwurmstückchen, gefüttert.

4 Paarungen und Paarungsverhalten

Paarungen wurden vor allem zwischen Oktober und April, bei Wassertemperaturen zwischen 10-15 °C beobachtet. Das Männchen zeigt während dieser Zeit eine kräftigere Färbung. Die ornamentartigen Farbmuster im Schwanz, die in den Sommermonaten eher blaß erscheinen, leuchten intensiv. Die Kloake ist angeschwollen und papillenartige Fäden von ca. 2 mm ragen aus dem Kloakenspalt.

Die im Wasser stattfindende Balz zeigt typische Elemente der „Schwanzwedler“ (Gattungen *Paramesotriton*, *Triturus*, *Neurergus* und *Cynops*): Das Männchen

versucht, sich quer vor das Weibchen zu stellen, krümmt den Körper leicht bogenförmig und wedelt mit dem Schwanz, der dabei ungefähr zur Hälfte umgeschlagen wird, also in der Regel nicht über die Kloake hinaus den Körper berührt. Bei 18 °C beträgt die Frequenz 1-2 Schläge/s. Nach unseren Beobachtungen setzt das Männchen hintereinander mehrere Spermatophoren ab, über die das Weibchen hinwegkriecht, ohne daß ein „break“ oder „push back“ wie bei einigen *Triturus*-Arten stattfindet. Die Spermatophoren werden an feste Gegenstände geheftet (Steinen, Glasboden); sie sitzen auf einem 6-7 mm langen Gallertstiel, der einen Durchmesser von ca. 4 mm aufweist (siehe Abb. 7).

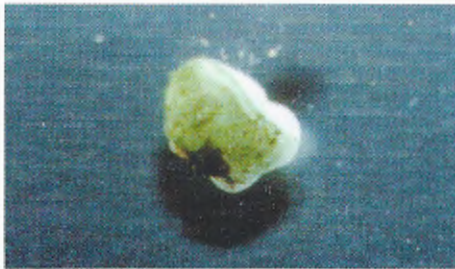


Abb. 7. Spermatophore mit Gallertstiel an einem Stein befestigt.

Spermatophore attached to a stone by a jelly stick.

Als Ende Oktober 1994 die beiden Tiere nach der Fortpflanzungsperiode wieder zusammengesetzt wurden, kam es innerhalb weniger Minuten zu intensivem Balzverhalten. Auch das Weibchen war deutlich paarungsbereit (es ging aktiv auf das Männchen zu) und das Männchen setzte innerhalb von zwei Stunden mindestens sechs Spermatophoren ab (wahrscheinlich waren es aber noch mehr, da die Balz auch im Lückensystem des Steinaufbaus stattfand). Am Weibchen klebten nach dieser Zeitspanne mehrere Spermatophoren im Bereich der Kloake und der Hinterextremitäten.

Nach dem langen Winter 1995/96 wurden die beiden Geschlechter erst relativ spät, Ende April, zusammengesetzt. Zum ersten Mal wurde das Männchen 2 mit dem Weibchen verpaart. Wieder war das Weibchen ein aktiver Partner während der Balz. Über mehrere Stunden verfolgte es das wedelnde Männchen, den Kopf intensiv auf die farbigen Schwanzmarkierungen ausgerichtet. Bei diesem Männchen konnten wir zum ersten Mal ein „break“-ähnliches Verhalten beobachten, indem es sich von Zeit zu Zeit quer vor das Weibchen stellte, weiter mit dem Schwanz wedelte und der Partnerin den Weg versperrte.

5 Eiablagen

In den Jahren 1991 und 1994 konnten wir eine Eiablage beobachten. Obwohl das Weibchen auch in den Jahren 1992, 1993, wie auch 1995 und 1996, einen deutlichen Laichansatz zeigte und auch Paarungen beobachtet wurden, kam es zu keiner Eiablage. Im folgenden werden die beiden Eiablagen kurz skizziert; in Tabelle 1 sind die wichtigsten Daten in einer Übersicht zusammengefaßt.

1991: Die 85 Eier wurden in einem Gelege an einem überhängenden Stein in einer „Höhle“ befestigt; das Weibchen befand sich ständig unterhalb des Geleges. Es wurde auch beobachtet, wie es sich kopfüber zwischen den Eiern bewegte (Abb. 8). Deutliche dorsale Sekretabsonderungen wurden beobachtet. Das gesamte



Abb. 8. Weibchen bewegt sich kopfüber durch das Gelege und entfernt nicht entwickelte Eier.

Female moves head pointed downwards through the clutch removing undeveloped eggs.

Verhalten wurde von uns als Brutfürsorge mit weitergehenden, bisher nur bei Plethodontiden beobachteten Verhaltensweisen (fungizide und bakterizide Sekrete werden zum Schutz der Eier über das Gelege verteilt) interpretiert (THIESMEIER & HORNBERG 1992). Die Eier wurden im Laufe der folgenden Wochen vom Weibchen gefressen, allerdings konnten wir uns nicht entschließen, das Tier vom Gelege zu entfernen, weil zehn zur Kontrolle entnommene Eier sich ebenfalls nicht weiter entwickelten, obwohl sie befruchtet waren. Am 3. Juni waren nur noch vier Eier übrig; das Weibchen wurde nun entfernt. Aus den vier Eiern schlüpfte am 22. Juni die einzige überlebende Larve des Geleges, die sich bis zur Metamorphose entwickelte.



Abb. 9. Larven im Schlupf.

Hatching larvae.

1994: Die Eier wurden diesmal nicht nur an einem überhängenden Stein, sondern auch an den Seiten aufrecht stehender Steine befestigt. Die Verhaltensweisen des Weibchens waren identisch mit den Beobachtungen in 1991, allerdings konnten nicht so intensive dorsale Sekretabsonderungen wie bei der ersten Eiablage beobachtet werden. Auch aus diesem Gelege wurden Eier gefressen, allerdings nicht in so hoher Zahl und so regelmäßig wie 1991. Am 5. Juni schlüpfte die erste Larve, das Weibchen wurde entfernt und die restlichen Eier (35) separiert. Bis zum 26. Juni schlüpften insgesamt 28 Larven (Abb. 9).

Parameter	1991	1994
Eiablage	14. April	13.-23. April
Anzahl Eier	85	84
Durchmesser mit Eihüllen (mm)	7,2-7,6	wie 1991
Durchmesser Dotter (mm)	4,5-5,0	wie 1991
Masse (mg)	150-180	wie 1991
Anzahl geschlüpfter Larven	1	28
Dauer Embryonalentwicklung in Tagen (in Klammern durchschnittl. Wassertemp. in °C mit Standardabweichung aus ein- bis zweitägigen Meßwerten)	69 (15,4±2,42)	ca. 59 (15,0±1,95)
Länge der geschlüpften Larve(n) (mm)	14	18-20
Masse der geschlüpften Larve(n) (mg)	60	60
Länge der Larve(n) bei der ersten Nahrungsaufnahme (mm)	22	24-28
Masse der Larve(n) bei der ersten Nahrungsaufnahme (mg)	60	60-70
Dauer der Larvalentwicklung in Tagen (in Klammern durchschnittl. Wassertemp. in °C)	87 (20,0±1,78)	69-92 (17,0±1,22)
Länge zu Beginn der Metamorphose (mm)	49	39,6±1,31 (n = 15)
Extremwerte		(36,9-41,5)
Masse zu Beginn der Metamorphose (mg)	490	272±36,1 (n = 15)
Extremwerte		(210-330)

Tab. 1. Zusammenfassung der Fortpflanzungsdaten 1991 und 1994.
Summary of reproductive data of 1991 and 1994.

6 Embryonal- und Larvalentwicklung

Die Embryonalentwicklung dauerte 60-70 Tage bei einer durchschnittlichen Wassertemperatur von 15-16 °C (Tab. 1). Auffallend war ein frühzeitiges Schlüpfen der Larven, die zu diesem Zeitpunkt noch einen deutlichen Dottervorrat besaßen (Abb. 10). Die Hinterbeine waren in diesem Stadium erst im Durchbruch begriffen. Bis zum Beginn der Nahrungsaufnahme zeigten die geschlüpften Larven ein Aggregationsverhalten: Sie lagen alle neben- und zum Teil auch übereinander in einer Ecke des Aquariums auf wenigen cm² Fläche. Obwohl Büschel von Javamoos sowie grober Kies als Versteckplatz angeboten wurden, bevorzugten die Tiere den ungeschützten Glasboden.



Abb. 10. Frisch geschlüpfte Larve mit deutlichem Dottervorrat.

Recently hatched larva with visible yolk reserve.

Bis zum Beginn der ersten Nahrungsaufnahme wuchsen die Tiere noch um 6-8 mm. Sie waren zu diesem Zeitpunkt 22-28 mm lang bei einer Masse von 60-70 mg (siehe Tab. 1). Bei Wassertemperaturen von durchschnittlich 17 °C betrug die Dauer der Larvalentwicklung 69-92 Tage. Die Larven waren zum Beginn der Metamorphose 37-42 mm lang (Gesamtlänge). Die einzige Larve, die 1991 die Metamorphose erreichte, benötigte bei einer Wassertemperatur von durchschnittlich 20 °C 87 Tage bis zur Umwandlung und war zu diesem Zeitpunkt 49 mm lang.

Die Färbung kleinerer Larven ist einheitlich dunkelgrau, ohne jede weitere makroskopisch erkennbare Färbung oder Strukturierung. Eine Larve aus dem Gelege 1994 zeigte auffällige Pigmentstörungen und war schon sehr früh als deutlich helleres Tier von den anderen zu unterscheiden. Dieses leukistische Exemplar wuchs normal heran, durchlief aber nie die Metamorphose und verendete Anfang 1995.

Trägt man das Verhältnis Kopfbreite zu Kopf-Rumpf-Länge der Larven auf und setzt das Ergebnis in Bezug zu dem von THIESMEIER (1994) vorgeschlagenen limnophilen Bachlarventyp („*Salamandra*-Typ“) und dem rheophilen Bachlarventyp („*Chioglossa*-Typ“), so zeigt sich, daß die *Pachytriton* A-Larven zu einem intermediären Typ zu rechnen sind. Zeigen sie in frühen Entwicklungsstadien größere Ähnlichkeiten mit dem „*Salamandra*-Typ“, nähern sie sich mit fortschreitender Entwicklung immer stärker dem „*Chioglossa*-Typ“ an (Abb. 11).

7 Metamorphose und Jugendstadium

Größere Larven weisen lateral helle, goldfarbene Punkte auf (Abb. 12), die sich zunehmend rötlich verfärben und nach der Metamorphose erhalten bleiben (Abb. 13). Die jungen *Pachytriton* sind ansonsten fast schwarz gefärbt, Kehle und Teile der Unterseite rot (Abb. 14). Damit unterscheiden sie sich grundlegend von den Elterntieren (Abb. 4) und erinnern eher an adulte *P. labiatus* (Abb. 2).

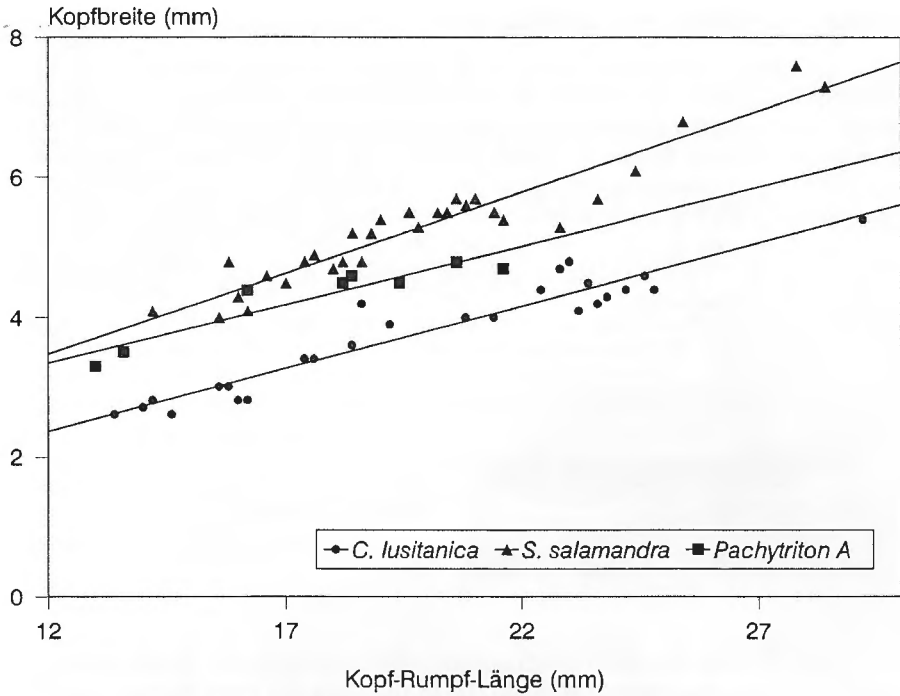


Abb. 11. Verhältnis von Kopfbreite zur Kopf-Rumpf-Länge von *Pachytriton A*-Larven ($n = 8$, $r = 0,93$) im Vergleich zu *Chioglossa lusitanica* (rheophilous Brooklarventyp) ($n = 26$, $r = 0,96$) und *Salamandra salamandra* (limnophilous Brooklarventyp) ($n = 30$, $r = 0,95$). Zur Herkunft der *Salamandra*- und *Chioglossa*-Larven sowie zur Meßmethodik siehe THIESMEIER (1994).

Ratio head width to snout vent length of *Pachytriton A* larvae ($n = 8$, $r = 0,93$) compared with *Chioglossa lusitanica* (rheophilous brook larvae type) ($n = 26$, $r = 0,96$) and *Salamandra salamandra* (limnophilous brook larvae type) ($n = 30$, $r = 0,95$). For the origin of the *Salamandra* and *Chioglossa* larvae, and for measuring methods, see THIESMEIER (1994).

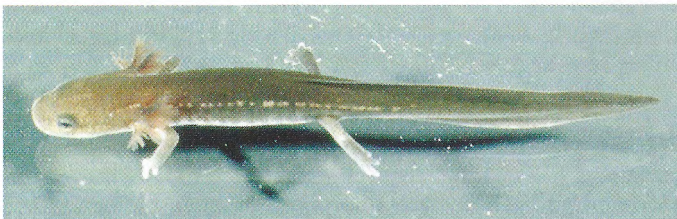


Abb. 12. Ältere Larve mit erkennbarer hellroter Lateralzeichnung.
Grown up larva with visible light red lateral line.



Abb. 13. Frisch metamorphisiertes Jungtier.

Recently metamorphosed juvenile.



Abb. 14. Ventralseite von zwei verendeten Jungtieren.

Ventral side of two dead juveniles.

Datum	n Tiere	Gesamtlänge (mm)	Kopf-Rumpf- Länge (mm)	Masse (mg)
13.-27.9.94*	15	39,6 (36,9-41,5) (s: 1,31)	19,3 (18,1-20,5) (s: 0,85)	272,6 (210-330) (s: 36,1)
20.12.94	11	40,2 (39,0-41,9) (s: 1,03)	(19,0-19,4) 3 Tiere vermessen	270,9 (230-310) (s: 23,9)
22.2.95	11	42,3 (38,0-45,8) (s: 1,99)	–	380,0 (280-460) (s: 58,8)
7.6.95	9	46,0 (41,1-50,9) (s: 3,13)	(22,8-23,0) 3 Tiere vermessen	433,3 (290-580) (s: 98,0)
12.8.95	8	51,7 (46,5-58,2) (s: 4,49)	27,1 (23,7-28,9) (s: 2,64)	642,5 (410-820) (s: 148,1)
4.10.95	8	56,1 (47,5-62,5) (s: 4,77)	27,9 (24,5-30,9) (s: 2,13)	840,0 (480-1100) (s: 200,5)
7.3.96	5	61,5 (53,0-70,1) (s: 6,45)	30,9 (28,3-34,8) (s: 2,72)	1060,0 (690-1420) (s: 280)

Tab. 2. Entwicklungsverlauf (Mittelwerte, Extremwerte in Klammern) der juvenilen Tiere nach der Metamorphose (*: kurz vor und in der Metamorphose, s: Standardabweichung).

Development (mean values, extreme values in brackets) of the juveniles after metamorphosis (*: just before or in metamorphosis, s: standard deviation).

Nach der Metamorphose strebten die Jungtiere an Land, und es war nicht möglich, sie weiter im Wasser zu halten. Die Haut ist in diesem Stadium stark granuliert, also deutlich unterschiedlich zu der glatten, weichen Haut der aquatisch lebenden Adulttiere. Von anfänglich 11 Tieren sind heute (März 1996) noch fünf am Leben. In den zwei Jahren hat sich bisher in der Färbung und im Verhalten der Tiere nichts geändert.

Die Entwicklung der Jungtiere nach der Metamorphose bis Juni 1996 ist der Tabelle 2 zu entnehmen. Während in den ersten Monaten ein kaum nennenswerter Zuwachs erfolgte, ist danach ein kontinuierliches Wachstum zu verzeichnen.

8 Diskussion der Nachzuchtergebnisse

Aus unseren Beobachtungen zu Paarung, Eiablage und Larvalentwicklung bei *Pachytriton A* lassen sich folgende Schlußfolgerungen ziehen:

- Das Paarungsverhalten ist deutlich verwandt mit dem Verhalten, wie es für die Gattung *Paramesotriton* und anderen Schwanzwedlern unter den Salamandriden beschrieben wurde; auffällig sind die ornamentartigen Flecken und Punkte im Schwanz der Männchen, die stark an *Paramesotriton caudopunctatus* erinnern (SPARREBOOM 1986).
- Die Eier werden als kompaktes Gelege unter Steinen abgesetzt, vom Weibchen bewacht und mit Sekretabsonderungen geschützt (THIESMEIER & HORNBERG 1992); das Männchen wird vom Weibchen während dieser Zeit vom Gelege vertrieben.
- Die Größe der Eier entspricht typischen Eiern fließwasserbewohnender Urodelen.
- Die Larven zeigen nach dem Schlupf ein „Latenzstadium“, in dem der Dottervorrat aufgebraucht wird und das Längenwachstum voranschreitet; während dieser Zeit zeigen sie ein auffälliges Aggregationsverhalten.
- Unter Berücksichtigung wichtiger morphologischer Anpassungserscheinungen, wie sie fließwasserbewohnende Uodelenlarven zeigen, stehen die Larven zwischen dem limnophilen Bachlarventyp („Salamandra-Typ“) und dem rheophilen Bachlarventyp („Chioglossa-Typ“). Daraus dürften sich Habitatverschiebungen im Laufe der Larvalentwicklung für das Freiland ableiten lassen: Sind die jungen Larven nach dem Schlupf eher in strömungsruhigen bis strömungsfreien Abschnitten zu suchen (wo sicher auch die Eiablage stattfindet), orientieren sich die größeren Larven im Zuge ihrer Entwicklung vermutlich immer stärker in strömungsstärkere Bereiche.
- Nach der Metamorphose durchlaufen die Jungtiere ein terrestrisches Jugendstadium, das wahrscheinlich der Ausbreitung dient und eventuell bis zur Geschlechtsreife anhält.
- das Jugendstadium zeigt charakteristische Färbungsunterschiede (vor allem auf der Ventralseite) im Vergleich zu den adulten Tieren.

Bemerkenswert ist außerdem die geringe Metamorphosegröße der Larven. Mit 37-41,5 mm Gesamtlänge (Tab. 2) gehen die jungen *Pachytriton*, verglichen mit anderen fließwasserbewohnenden Salamandriden (vgl. z.B. Daten aus der Gattung *Euproctus* bei THIESMEIER 1996), sehr klein und früh an Land. Hieraus könnte sich ein Selektionsdruck durch die aggressiven aquatischen Adulttiere ableiten lassen (interspezifische Prädation), dem die Larven sehr früh durch einen Lebensraumwechsel ausweichen müssen.

9 Ausblick

Wie dargelegt, lassen sich neben den beiden bekannten und gut zu unterscheiden- den *P. brevipes* und *P. labiatus* zwei weitere Taxa, die dieser Gruppe zuzuordnen sind, unterscheiden. Wir bezeichnen sie vorläufig mit *Pachytriton A* und B, wobei *Pachytriton B* eine Sonderstellung einnimmt.

In einer früheren Arbeit hat MUDRACK (1984) das Paarungsverhalten von *Pachytriton* B als stark abweichend von dem hier vorgestellten Ablauf bei *Pachytriton* A beschrieben. Noch laufende biochemische Untersuchungen (VEITH & THIESMEIER in Vorb.) lassen den Schluß zu, daß wir es hier mit einer neuen Art zu tun haben. Ohne an dieser Stelle notwendige Diskussionen zur verwandtschaftlichen Beziehung der verschiedenen *Pachytriton*-Taxa vorwegzunehmen, sei angemerkt, daß das völlig abweichende Paarungsverhalten diese Tiere in die Nähe der Gattung *Euproctus* rückt. Interessanterweise wurde in der Vergangenheit wiederholt eine enge Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Pachytriton* und *Euproctus* postuliert (z.B. HERRE 1933, FREYTAG 1982), was neuere Untersuchungen aber verneinen (SCHOLZ 1995, TITUS & LARSSON 1995). Allerdings sei angemerkt, daß bei den letzteren Untersuchungen wohl nur *P. labiatus* berücksichtigt wurde.

Wir haben in den letzten Jahren auch wiederholt das Paarungsverhalten von *P. labiatus* und *P. brevipes* beobachtet (aber ohne Fortpflanzungserfolg). Niemals konnten wir, auch nur ansatzweise, Verhaltensweisen, wie die von MUDRACK geschilderten, registrieren. Es sind daher durchaus Überlegungen angebracht, ob dieses Taxon überhaupt zur Gattung *Pachytriton* zu stellen ist, oder ob nicht vielmehr eine eigene Gattung hierfür berechtigt wäre.

Sowohl in der Biologie als auch in der Systematik der Gattung *Pachytriton* bleiben noch viele Fragen offen. Ohne umfangreiche Freilandarbeiten in China lassen sich Vorkommen, Überschneidungsgebiete und somit letztendlich auch systematische Fragen kaum klären. Die über den Handel nach Europa kommenden Tiere lassen sich leider nicht zurückverfolgen.

Bis Kooperationen mit chinesischen Partnern möglich sind, sollten wir allerdings das vorhandene Material und die daraus zu gewinnenden Erkenntnisse nutzen, um unser Wissen über die Gattung *Pachytriton* wenigstens schrittweise voranzubringen. Der vorliegende Beitrag ist daher auch als Aufforderung zu verstehen, sich intensiver mit dieser Gattung zu beschäftigen, und vor allem, die bisher ganz offensichtlich noch nicht dokumentierte Fortpflanzung von *P. brevipes* und *P. labiatus* voranzutreiben und auf weitere abweichende Phänotypen zu achten.

Danksagung

Zahlreiche Kollegen haben uns bei dieser Arbeit unterstützt, sei es durch die Bereitstellung von Tieren aus ihren Sammlungen (u.a. F. J. OBST, Dresden, M. FRANZEN, München, Dr. W.-R. GROSSE, Halle, K. HAKER, Hilden, W. MUDRACK, Berlin) oder durch die tatkräftige Hilfe bei der Aufzucht der Jungtiere (T. MUTZ, Münster). Dr. M. VEITH (Mainz) und J.F. SCHMIDTLER (München) danken wir für Anmerkungen zu einer früheren Version des Manuskripts.

Schriften

- BOULENGER, G.A. (1882): Catalogue of the Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum. Second edition. – London, 127 p. (reprint 1965, J. Cramer, Weinheim).
- FREYTAG, G.E. (1982): Über morphologische Eigenheiten und die phyletische Stellung der ostasiatischen Wassermolchgattung *Pachytriton* BOULENGER, 1878 (Amphibia: Caudata: Salamandridae). – Vert. Hung., Budapest, **21**: 117-129.
- GREVEN, H. & B. THIESMEIER (Hrsg.) (1994): Biology of *Salamandra* and *Mertensiella*. – Mertensiella, Bonn, **4**: 1-454.

- HALLIDAY, T.T. (1977): The courtship of European newts. An evolutionary perspective. – S. 185-232 in TAYLOR, D.H. & S.I. GUTTMANN (Hrsg.): The Reproductive Biology of Amphibians. – New York (Plenum Press).
- HERRE, W. (1933): Zur Anatomie und systematischen Stellung von *Pachytriton brevipes* SAUVAGE. – Z. Anat. Entw., München, Berlin, **101**: 511-524.
- MUDRACK, W. (1984): Paarungsverhalten und Eiablage bei *Pachytriton brevipes** BOULENGER, 1878. – Sauria, Berlin, **6**(3): 5-8.
- SCHOLZ, K.-P. (1995): Zur Stammesgeschichte der Salamandridae GRAY, 1825. Eine kladistische Analyse anhand von Merkmalen aus Morphologie und Balzverhalten. – Acta Biol. Benrodis, Düsseldorf, **7**(1/1): 25-75.
- SPARREBOOM, M. (1986): Courtship in newts of the genus *Triturus* and *Paramesotriton*. – S. 529-534 in ROCEK, Z.: Studies in Herpetology. – Prague (Charles University).
- SPARREBOOM, M. & J.W. ARNTZEN (1987): A survey of behaviour in the Old World newts. – Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Nijmegen, **1987**: 369-372.
- THIESMEIER, B. (1994): Trophische Beziehungen und Habitatpräferenzen sympatrisch lebender *Salamandra salamandra*- und *Chioglossa lusitanica*-Larven. – Abh. Ber. Naturkde. Magdeburg, **17**: 119-126.
- (in press): A note on the salamandrid genus *Pachytriton*. – In: BÖHME, W., W. BISCHOFF & T. ZIEGLER: Herpetologia Bonnensis. – Prague (Selbstverlag).
- THIESMEIER, B. & C. HORNBERG (1990): Zur Fortpflanzung sowie zum Paarungsverhalten der Gebirgsmolche, Gattung *Euproctus* (GENÉ), im Terrarium, unter besonderer Berücksichtigung von *Euproctus asper* (DUGÈS, 1852). – Salamandra, Bonn, **26**(1): 63-82.
- (1992): First evidence of parental care in *Pachytriton brevipes* (Amphibia, Salamandridae). – Acta Biol. Benrodis, Düsseldorf, **4**(1/2): 163-164.
- THIESMEIER, B., C. HORNBERG, T. MUTZ & M. HENF (1996): Weitere Beobachtungen zur Paarung, Eiablage und Larvalentwicklung bei *Euproctus montanus*. – Salamandra, Rheinbach, **32**(4): 263-274.
- TITUS, T.A. & A. LARSSON (1995): A molecular phylogenetic perspective on the evolutionary radiation of the salamander family Salamandridae. – Syst. Biol., Washington D.C., **44**(2): 125-151.
- YE, C., L. FEI & S. HU (1993): Rare and Economic Amphibians of China. – Chengdu (Sichuan Publ. House of Science & Technol.), 412 p. (in chinesisch)
- ZHAO, E. & K. ADLER (1993): Herpetology of China. – Oxford, Ohio (Society for the Study of Amphibians and Reptiles: Contributions to Herpetology 10), 522 p.

* Der Artname wurde in der Veröffentlichung irrtümlicherweise falsch geschrieben, gemeint ist aber „*brevipes*“.

Eingangsdatum: 2. September 1996

Verfasser: Dr. BURKHARD THIESMEIER, Dr. CLAUDIA HORNBERG, Akademiestr. 39, D-44789 Bochum, E-Mail: thiesmeier@cww.de.