

Fressen Kaulquappen europäischer Froschlurche Anurenlaich?

FRIEDO BERNINGHAUSEN

Abstract

Do tadpoles of European anurans prey on spawn?

For a quarter of a century, H. HEUSSER's (1970, 1971) theory of tadpoles eating the spawn of anurans, remained unchallenged and was frequently quoted. To test the hypothesis, experiments with tadpoles of different species were carried out partly under extreme stress conditions. The experiments lasted 2.5-94 hours. This study could not reproduce the results of the experiments establishing HEUSSER's theory. Eggs which were protected by their jelly-like capsule remained unharmed, even if the capsule was partially removed in an experimental treatment. *Rana temporaria*, *R. arvalis* and *Bufo viridis* tadpoles do not eat the spawn of *Hyla arborea*, *Rana esculenta*, and *Bombina bombina* under research conditions. Only eggs with completely removed capsules were eaten. It is hypothesized that the jelly-like egg capsule successfully prevents the eggs from being eaten by tadpoles. The circumstances which may have led to the theory of spawn eating and HEUSSER's theory of the evolution of different breeding patterns through spawn eating or cannibalism are discussed. It is argued that these patterns are adaptive even without the existence of spawn eating.

Key words: Anura: Salientia: *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. esculenta*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *B. calamita*, *Hyla arborea*: spawn eating, explosive breeding, jelly-like egg capsule.

Zusammenfassung

Die These, daß Kaulquappen Anurenlaich fressen (HEUSSER 1970, 1971), ist seit einem Vierteljahrhundert unwiderlegt geblieben und oft zitiert worden. In 13 Versuchen von 2,5-94 Stunden Dauer, teilweise unter extremen Streßbedingungen der Kaulquappen verschiedener Arten, blieben die von einer Gallerthülle umgebenen Anureneier bis zum Ende der Versuche unversehrt erhalten, selbst wenn diese Hülle künstlich reduziert wurde. Kaulquappen von *Rana temporaria*, *R. arvalis* und *Bufo viridis* fressen unter den Versuchsbedingungen keinen Laich von *Hyla arborea*, *Rana esculenta* und *Bombina bombina*. Lediglich Eier, deren Hülle restlos entfernt wurde, wurden gefressen. Die hier vorgelegten Untersuchungen haben ergeben, daß die HEUSSER's Theorie zugrundeliegenden experimentellen Ergebnisse nicht reproduziert werden konnten. Es wird vermutet, daß die den Laich schützende gallertartige Hülle jegliches Laichfressen durch Kaulquappen verhindert. Es wird erörtert, wie es zur Entstehung der Theorie vom Laichfressen durch Kaulquappen kommen konnte. Die von HEUSSER unter evolutionsbiologischen Gesichtspunkten hergestellten Zusammenhänge zwischen Laichfressen und Laichkannibalismus von *Rana temporaria* einerseits und dem Laichverhalten von *Rana temporaria* und weiteren Anurenarten andererseits werden kritisch diskutiert. Die Zweckmäßigkeit solchen Laichverhaltens in der Evolution auch ohne Laichfressen wird dargestellt.

Schlagwörter: Anura: Salientia: *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. esculenta*, *Bufo bufo*, *B. viridis*, *B. calamita*, *Hyla arborea*: Laichfressen, Kannibalismus, Explosivlaicher, gallertartige Eihülle.

1 Einleitung

Seit Jahrzehnten stößt man in Fachkreisen immer wieder auf die Vermutung, daß Anurenlaich unter bestimmten Bedingungen von Kaulquappen gefressen und

möglicherweise dabei gänzlich vernichtet wird. In kaum einem Vortrag oder einer Veröffentlichung zu diesem Thema fehlt ein Hinweis auf H. HEUSSER, Zürich, der 1970 mit seiner Arbeit „Laich-Fressen durch Kaulquappen als mögliche Ursache spezifischer Biotoppräferenzen und kurzer Laichzeiten bei europäischen Froschlurchen“ große Beachtung gefunden hat und seitdem zu Recht als Begründer dieser Theorie gilt (HEUSSER 1970). Der jeweilige Autor fügt häufig hinzu, er selbst habe dieses Phänomen noch nicht beobachtet; so zum Beispiel KWET (1996). Während HEUSSER davon ausging, daß sich auf Grund des Laichfressens Vorkommen von *Bufo bufo* und *Rana temporaria* einerseits und *Bufo calamita*, *Bombina variegata* und *Hyla arborea* andererseits weitgehend ausschließen, wird der Grad der vermuteten Gefährdung von den nachfolgenden, auf HEUSSER fußenden Autoren allerdings sehr unterschiedlich eingeschätzt. KWET (1996) zitiert für die oben erwähnte Vermutung neben HEUSSER (1970, 1971) auch BANKS & BEEBEE (1987), die ihrerseits wieder BEEBEE (1977) dazu anführen. Dabei fällt schon ein Widerspruch auf. Während nach HEUSSER Larven von *Bufo calamita* bei Wahlversuchen den arteigenen gegenüber anderem Laich bevorzugen – eine Aussage, die auch Eingang in die deutsche Amphibienliteratur gefunden hat – stellt BEEBEE (1977) im Gegensatz dazu fest: „No mortality was seen when either *Bufo bufo* or *B. calamita* larvae and ova were reared alone.“

Eine Theorie, deren Voraussagen über ein Vierteljahrhundert hinweg niemals von Herpetologen aus eigenen Beobachtungen bestätigt worden sind, muß Zweifel aufkommen lassen. Ein Einzelversuch mit Kaulquappen von *Rana temporaria* und *Bufo bufo* und Laich von *Hyla arborea* brachte ein im Sinne der Theorie negatives Ergebnis (BERNINGHAUSEN 1995). Die vorliegende Arbeit setzt sich eingehend mit diesem Thema auseinander.

2 Methoden

HEUSSER (1970) beschreibt seine Versuchsanordnung vom Frühjahr 1969 wie folgt: „In einem 1968 erbauten, 3 × 4 m großen, gut bepflanzten Betonweiher mit flachen Ufern und einer tiefsten Stelle von 80 cm bei Forch-Zürich, Schweiz, wurden im März 45 Laichballen von *Rana temporaria* eingesetzt, aus denen sich ein starker Kaulquappenbestand entwickelte. In einer seichten Uferecke wurden in eine waagrecht geglättete Sandplattform in 2 cm Wassertiefe 2 gleiche Teller von 21,5 cm Durchmesser mit einem nächsten gegenseitigen Abstand von 2,5 cm bündig eingelassen. Abwechslungsweise legte ich in den einen Teller eine Laichprobe einer Anurenart; der andere Teller diente als Kontrolle. Während 15 min bis 3 Std nach Versuchsbeginn wurde die Verteilung der Kaulquappen von *Rana temporaria* in einer Fotoserie zur Auswertung festgehalten.“

Zur Nachahmung der HEUSSERSchen Versuche wurde im Frühjahr 1997 ein 1994 angelegter Freiland-Folientümpel von ebenfalls 3 × 4 m Größe mit einer gleichmäßigen Wassertiefe von 22–24 cm verwendet. Der Wasserinhalt beträgt 2,7 m³. Zur Unterbringung der Versuchsteller kam in eine Ecke ebenfalls eine flache Sandplattform in 2 cm Wassertiefe. Da HEUSSERS Tümpel nach seinen Angaben auf 4,5–5 m³ Wasserinhalt geschätzt werden kann, hat er mit 45 Ballen Froschlaich ein Verhältnis von etwa 1 Ballen auf 100 l gewählt. Dementsprechend wurden hier 30 Ballen eingesetzt; aus dem ersten verfügbaren Laich von *Rana temporaria* am 18. März 18 Ballen und am 23. März die restlichen 12 Ballen. Daraus entwickelte sich ebenfalls ein starker Kaulquappenbestand, der während der gesamten Entwicklungszeit nicht gefüttert wurde.

Versuch			Wasser		Kaulquappen			Besatz	angebotener Laich			gefressene Eier/ angebotene Eier		
Nr.	Beginn	Zeit [h]	Vol. [l]	Temp. [°C]	<i>Rana temporaria</i>	<i>Rana arvalis</i>	<i>Bufo viridis</i>	Tiere/ Liter	<i>Hyla arborea</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Rana esculenta</i>	ohne Hülle	redz. Hülle	intakte Hülle
1	7.5.	24	2700	19	>10 000	0	0	>3	2 Ballen	–	–	–	–	0/>60
2	25.5.	51	2700	20	>6000	0	0	>2	1 Ballen	–	–	–	–	0/>30
3	25.5.	47	10	21	12	15	0	2,7	1 Ballen	–	1 Ballen	–	–	0/>40
4	25.5.	94	13250	20	0	>2000	>6000	>0,5	1 Ballen	–	–	–	–	0/>20
5	1.6.	7	10	23	10	10	10	3	1 Ballen	1 Ballen	1 Ballen	–	–	0/>60
6	3.6.	45	10	24,5	>50	>50	>50	>15	–	–	12 Eier	–	–	0/12
7	5.6.	4	0,072	27,5	0	2	2	55	–	–	5 Eier	0/1	0/1	0/3
8	6.6.	4	0,072	26	0	0	1	14	–	–	6 Eier	–	0/4	0/2
9	8.6.	4	0,072	22	1	1	1	42	–	–	5 Eier	2/2	0/1	0/2
10	10.6.	4	2700	20	>2700	0	0	>1	7 Eier	12 Eier	12 Eier	–	–	0/31
11	11.6.	2,5	13250	19	0	>1500	>5000	>0,5	21 Eier	–	–	–	–	0/21
12	13.6.	2,5	0,07	26,5	1	1	1	43	–	–	5 Eier	1/1	0/2	0/2
13	13.6.	4	0,07	27	2	1	7	143	–	10 Eier	–	4/4	0/1	0/5

Tab. 1. Übersicht über die Versuchsergebnisse. Eier wurden in ihrer Gallerthülle (intakte Hülle), mechanisch von der Hülle befreit (ohne Hülle) oder mit teilweise entfernter Hülle (redz. Hülle) angeboten.

Summary of the results of the experiments. Eggs were offered in their capsule (intakte Hülle), with the capsule removed (ohne Hülle), or with reduced capsule (redz. Hülle).

Außer der möglichst genauen Wiederholung von HEUSSERS Versuch vom 10.6.1969 wurden noch 12 weitere Versuche zwischen dem 7. Mai und dem 13. Juni durchgeführt, einige davon in einem 5 × 7,5 m großen Folientümpel mit einem mittleren Teil von 62 cm und einem Randbereich von 22 cm Wassertiefe. Der Wasserinhalt beträgt 13,25 m³. In ihn wurde ebenfalls eine flache Sandmulde wie oben beschrieben zur Aufnahme der Versuchsteller eingebracht. Dieser Tümpel liegt im Bereich eines Freiluftterrariums von 16 × 24 m Größe. In ihm laichten Ende April 1997 *Rana arvalis* und Anfang Mai ein Pärchen *Bufo viridis*. Daraus entwickelte sich ein starker Bestand beider Larvenarten, in dem die Wechselkrötenlarven zahlenmäßig überwogen. Auch diese Tiere wurden bis zur Metamorphose grundsätzlich nicht gefüttert. Weitere Versuche wurden in Aquarien verschiedener Größe gemacht.

Zu Kontrollzwecken wurden in sieben von den 13 Versuchen kleine Stücke frischer Rinderleber angeboten. Besonderes Augenmerk wurde auf die Fixierung der Eier oder des Leberködners auf den Versuchstellern mit Hilfe von Halmen, Nähnadeln oder Zwirnfäden und Kieselsteinen gelegt. Eine sorgfältige Kontrolle war dennoch erforderlich, da Laich und Leber sich manchmal durch die starken Bewegungen der Kaulquappen lösten und abgetrieben wurden. Außer der üblichen Dokumentation durch Fotos wurden alle Versuche jeweils 2-4 Stunden lang auf S-VHS aufgezeichnet. Damit stehen 48 Stunden Videofilm zur Kontrolle sämtlicher Versuche zur Verfügung und können von allen Interessenten betrachtet werden.

3 Versuchsergebnisse

Die Tabelle 1 zeigt die Ergebnisse der 13 Versuche in chronologischer Reihenfolge. Sieben davon sollen ausführlich beschrieben werden.

Versuch 10. Der wichtigste Versuch – weil mit HEUSSERS (1970) Experimenten in fast allen Einzelheiten identisch – ist hier an den Anfang gestellt. Er wich nur insofern davon ab, daß statt sechs drei Laicharten angeboten wurden und dabei ein Laich statt von *Bombina variegata* von *Bombina bombina* stammte. Er begann am 10.6.97 um 14.40 Uhr in dem im Kapitel 2 beschriebenen und stark mit *Rana temporaria*-Kaulquappen besetzten 3 × 4 m großen Folientümpel. Die Wassertemperatur betrug 20 °C. Zwei Porzellanteller von 21 cm Durchmesser waren mit 2,5 cm Abstand voneinander bündig im Sand eingesetzt worden. Auf dem linken Teller befanden sich je ein Ballen mit sieben Eiern von *Hyla arborea*, 12 von *Rana esculenta* und 12 von *Bombina bombina*. Der rechte Teller blieb für Kontrollzwecke zunächst leer. Schon nach wenigen Minuten, um 14.45 Uhr machten sich einige Kaulquappen an den Eiern zu schaffen. Etwa eine Stunde lang hielten sich bis zu 12 Larven am Laich auf, dann ließ das Interesse merklich nach. Um zu kontrollieren, ob die Kaulquappen überhaupt an Eiweißkost interessiert sind, wurde der Versuch nach drei Stunden Dauer entsprechend erweitert. Um 17.45 Uhr wurden sechs kleine Stücke frischer Rinderleber von zusammen etwa 1 g Masse auf Nähnadeln gespießt und auf den Kontrollteller gelegt. Schon nach wenigen Minuten fanden die ersten Kaulquappen die Leber. Im Laufe der nächsten Stunde machten sich wesentlich mehr Tiere an dem rechten Teller zu schaffen als an dem linken mit dem Laich (Abb. 1). Die Eier der drei Anurenarten waren bei Versuchsende nach vier Stunden um 18.45 Uhr noch vollzählig und unversehrt erhalten (Abb. 2). Dagegen zeigten die Leberstücke deutliche Fraßspuren.

Versuch 4. Der Versuch wurde am 25.5. um 14.54 Uhr im 5 × 7,5 m großen Folientümpel mit Larven von *Rana arvalis* und *Bufo viridis* begonnen. Ein frisch gelaichter Ballen Laubfroschlaich mit etwa 30 Eiern wurde auf einem Teller angeboten. Die Wassertemperatur betrug 20 °C. Die Videoaufzeichnung lief bis kurz vor 19 Uhr. Der Versuch dauerte vier Tage. Am 29.5. um 13 Uhr wurde der

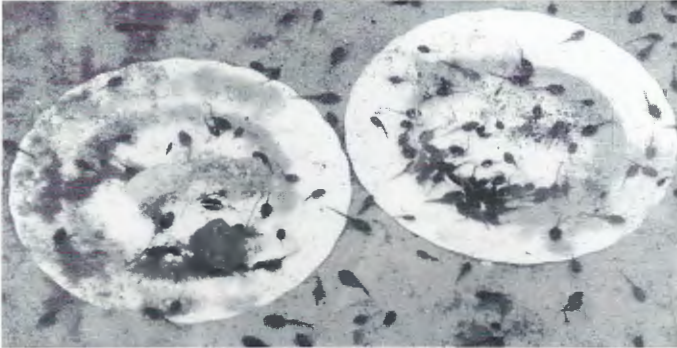


Abb. 1. Versuch Nr. 10: Gegen Ende des Versuchs sieht man mehr Kaulquappen auf dem Kontrollteller rechts als auf dem linken Teller mit dem Laich.

Experiment no. 10: At the end of experiment, more tadpoles are present on the plate to the right than on the left one with spawn.

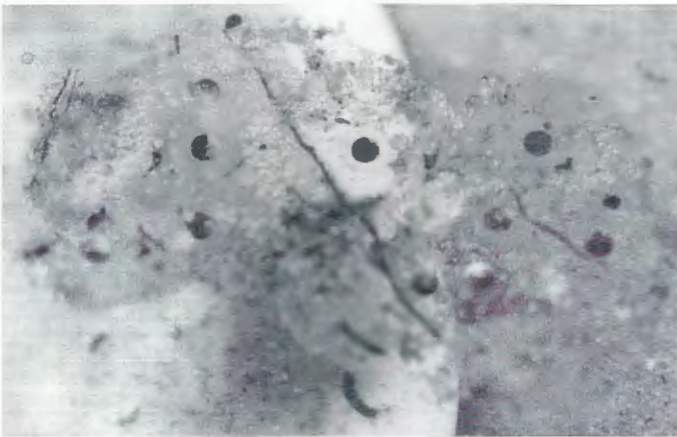


Abb. 2. Detailaufnahme der noch komplett vorhandenen 12 Eier des *R. esculenta*-Laichs, der sich ganz am Ende des Versuchs Nr. 10 um 18.45 Uhr mitsamt dem Zwirnsfaden gelöst hat und anfängt abzutreiben.

Close-up of the 12 eggs of the *R. esculenta* spawn which remained untouched and are about to break free and floated away together with the thread at the very end of experiment no.10 at 18:45.

vollständig erhaltene Ballen fotografiert. Die schon länglichen Larven waren kurz vor dem Schlüpfen.

Versuch 5. Der fünfte Versuch begann am 1.6. um 12.30 Uhr im 10-Liter-Aquarium. Die Wassertemperatur betrug 23 °C. Diesmal wurden je 10 Larven von *Rana temporaria*, *R. arvalis* und *Bufo viridis* mit einer Rumpfbreite von 7-9 mm und einer Rumpflänge von 10-12 mm in das Becken gesetzt, dazu auf einem Teller je ein kleiner Laichballen von *Hyla arborea*, *Rana esculenta* und *Bombina bombina*. Um 13 Uhr wurde auf einen zweiten Teller eine Tablette „Sera Viformo für Welse und Schmerlen“ gelegt, die aber keine Anziehungskraft auf die Kaulquappen ausübte. Um 13.25 Uhr kam ein kleines Stück frische Rinderleber dazu, an dem schon nach fünf Minuten eine Kaulquappe intensiv zu fressen begann. Um 14.18 Uhr fraßen mehrere Kaulquappen eifrig an der Leber. Die Fischfuttertablette löste sich ungefressen auf. Bei Versuchsende um 19.50 Uhr zeigte die Leber deutliche Fraßspuren. Die unversehrten Laichballen und die 30 Kaulquappen wurden für den Versuch 6 im Becken belassen.

Versuch 7. Dieser Versuch wurde am 5.6. um 16.53 Uhr in einem Kleinbehälter von 37 × 65 mm Grundfläche begonnen: Wasserhöhe etwa 30 mm, Inhalt 0,072 l, Temperatur 27,5 °C. Vier Kaulquappen wurden eingesetzt, je eine große und eine kleine *Bufo viridis* und *Rana arvalis*, die vorher 24 Stunden lang ohne Futter in einem sauberen, algenfreien Behälter im Dunkeln gehalten worden waren. Die rechnerische Besatzdichte von 55 pro l entsprach damit einem mit 550 Kaulquappen besetzten 10-l-Becken. Dazu kamen fünf *esculenta*-Eier, drei davon mit heiler Gallerthülle, eins mit reduzierter und eins ohne Hülle, auf eine Nadel gespießt und dadurch deformiert. Dazu kam nach etwas über einer Stunde, um 18.16 Uhr, ein ebenfalls aufgespießtes Stück Rinderleber. Alle vier Kaulquappen fraßen ab 18.19 Uhr gierig an der Leber, an der schon ab 18.30 deutliche Fraßspuren zu sehen waren; die kleinen Larven fraßen genauso intensiv wie die großen, allerdings die beiden Wechselkrötenlarven deutlich gieriger als die Moorfroschlarven. Gegen 17.50 Uhr war durch den Schwanzschlag einer Larve das aufgespießte Ei von der Nadel gestreift worden. Der Versuch wurde bis zum Ende um 20.57 Uhr gefilmt, die Leber und die Kaulquappen entnommen, aber erst am nächsten Morgen das Ergebnis kontrolliert. Alle fünf Eier, auch das hüllenlose, durch die Nadel beschädigte, waren noch vorhanden und wurden in einer Petrischale abgelichtet.

Versuch 9. In diesem dritten Versuch im Kleinbehälter am 8.6. von 13.48-17.53 Uhr konnte zum ersten Mal beobachtet werden, wie eine Larve kurzzeitig an einem der hüllenlosen Eier saugte. Die Wassertemperatur betrug 22 °C. Der Besatz bestand aus drei Kaulquappen. Jeweils die Grasfrosch-, Moorfrosch- und Wechselkrötenkaulquappe, die in ihrem Tümpel ein angebotenes Leberstück als erste angeschwommen hatte, wurde hierfür ausgewählt. Dazu kamen fünf *esculenta*-Eier (zwei aufgespießte, normale und drei lose, davon zwei ganz ohne und das dritte mit einer Resthülle). Um 13.50 Uhr, zwei Minuten nach Versuchsbeginn, war zu beobachten, wie eines der beiden hüllenlosen Eier von der Moorfroschkaulquappe in den Mundbereich gezogen wird, und man sieht von oben, wie das Tier rhythmisch daran zu saugen scheint. Danach sind aber die beiden hüllenlosen Eier bis 14.17 Uhr noch mehrmals zu sehen, wenn auch anscheinend in Größe und Form etwas reduziert. Nach 14.20 Uhr waren sie nicht mehr zu entdecken. Damit ist

deutlich geworden, daß die Kaulquappen hüllenlose Eier anfressen, und wahrscheinlich konnte eine dabei beobachtet werden. Um 15.53 Uhr wurden drei kleine Stücke Rinderleber, je auf eine Nadel gespießt, angeboten. Alle drei Kaulquappen gingen nach wenigen Minuten daran, zuletzt die Moorfroschkaulquappe, die vermutlich am hüllenlosen Ei gefressen hatte. Schon um 16.40 Uhr erkennt man an den beiden oberen Leberstücken deutliche Fraßspuren. Bei Versuchsende um 17.53 Uhr sind die zwei Eier mit ganzer und das eine mit reduzierter Hülle noch unverseht erhalten (Abb. 3).



Abb. 3. Versuch Nr. 9: Am Ende des Versuchs sind noch zwei Eier mit vollständiger, eins mit reduzierter Hülle und drei Leberstücke zu sehen, von denen nur das untere keine eindeutigen Fraßspuren aufweist.

Experiment no. 9: At the end of the experiment, two eggs can be seen with their complete capsule, another one with a reduced capsule. Three pieces of liver can also be seen, only the lower piece does not show any obvious feeding mark.

Versuch 12. Der zwölfte Versuch wurde am 13.6. von 13.10-15.37 Uhr im durch ein schräg eingeklebtes Zentimetermaß noch etwas eingeeengten Kleinbehälter durchgeführt und diesmal von der Seite her gefilmt. Die Wassertemperatur betrug 26,5 °C. Je eine Grasfrosch-, Moorfrosch- und Wechselkrötenkaulquappe wurden mit fünf Wasserfroscheiern zusammengetan, zwei davon mit heiler, zwei mit stark reduzierter Hülle und eins ganz ohne Gallerte. Um 13.22 Uhr sieht man die Grasfroschkaulquappe etwa eine Sekunde lang an einem Ei mit reduzierter Hülle rhythmisch saugen (Abb. 4). Das gleiche ist um 13.25 Uhr mit der Moorfroschkaulquappe zu beobachten und um 13.32 Uhr und 13.34 Uhr mit der Wechselkrötenlarve ebenfalls. Dieses rhythmische Saugen an Eiern, die nur noch eine stark reduzierte Gallerthülle von etwa 0,5 mm besitzen, ohne daß das Ei dabei beschädigt wird, macht deutlich, wie effektiv das schleimige Sekret die Eier schützt. Um 13.48 Uhr sind noch alle fünf Eier zu sehen. Um 14.22 Uhr und 14.32 Uhr sieht man wieder eine Kaulquappe kurz an einem Ei saugen. Das fünfte Ei

konnte nach 14 Uhr nicht mehr mit Gewißheit ausgemacht werden, auch nicht nach mehrmaligem Betrachten des Videofilms, weil alles zu sehr durcheinanderwirbelte. Um 14.44 Uhr schaltete die Kamera ab. Bei Versuchsende um 15.37 Uhr fehlte nur das Ei, von dem die Hülle ganz entfernt worden war.



Abb. 4. Versuch Nr. 12: Eine Grasfroschkaulquappe saugt erfolglos an einem Ei mit reduzierter Hülle (Pfeil).

Experiment no. 12: A grass frog tadpole can be seen sucking unsuccessfully an edible frog's egg with a reduced capsule (arrow).

Versuch 13. Der letzte Versuch begann am 13.6. und dauerte von 15.55-20.20 Uhr. Die Temperatur im Kleinbehälter betrug 27 °C. Die Videoaufzeichnung begann um 16.15 Uhr. Die Besatzdichte wurde noch einmal drastisch erhöht, indem zehn Kaulquappen in den Behälter mit 0,07 l gesetzt wurden. Sechs große: eine Moorfrosch-, zwei Grasfrosch- und drei Wechselkrötenlarven und dazu vier sehr kleine Wechselkrötenlarven, gleich alt wie die anderen aber aus einem andern Tümpel. Diese Besatzdichte entspricht 1430 Tieren auf 10 l! Sie wurden alle vom 11.6. morgens an in einem algenfreien Behälter in völliger Dunkelheit gehalten, hatten vor dem Versuch also zweieinhalb Tage lang gehungert. Hinzu kamen zehn Rotbauchkuckeneier, fünf mit intakter Hülle auf Nadeln aufgespießt, dazu vier Eier, deren Hülle entfernt war und eins mit einem kleinen Rest von Hülle. Der Laich stammte vom 8. 6. und war bis zum 13.6. bei 4,5 °C im Kühlschrank aufbewahrt worden. Um 16.51 Uhr kann man sehen, wie eine Grasfroschkaulquappe an einem hüllenlosen Ei frißt (Abb. 5). Um 16.54 Uhr sieht man drei Eier im Wasser schweben, die deutlich etwas angefressen sind (Abb. 6). Bei Versuchsende um 20.20 Uhr waren noch sechs Eier vorhanden, von denen fünf schon deutlich länglich geworden waren. Diese Eier wurden am 14.6. um 9.20 Uhr, so wie sie im Kleinbehälter nach Versuchsende belassen wurden, fotografisch dokumentiert. Die erstaunlich schnelle Entwicklung innerhalb von einem Tag von runden Eiern zu kleinen Larven, bei denen schon der Kopf zu erkennen ist, hängt vermutlich mit der fünftägigen Temperaturabsenkung und anschließenden plötzlichen Erwärmung im Kleinbehälter zusammen. Gefressen wurden bei diesem Versuch nur die vier Eier, deren Schleimhülle vollständig entfernt worden war.

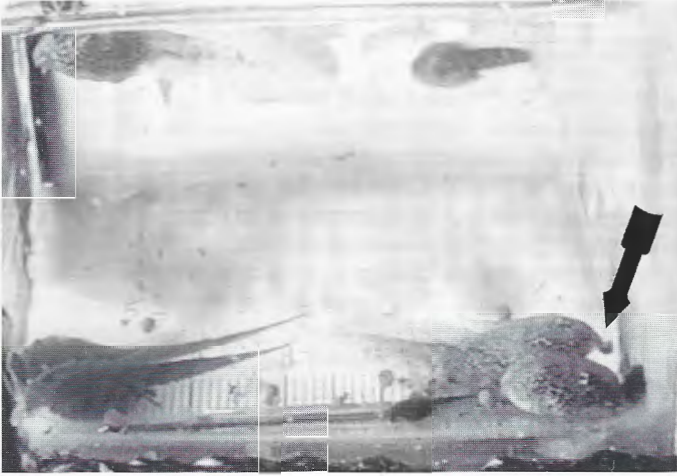


Abb. 5. Versuch Nr. 13, eine Stunde nach Versuchsbeginn. Zu sehen sind acht von zehn Kaulquappen von *Rana temporaria*, *R. arvalis* und *Bufo viridis* in dem Kleinbehälter mit 0,07 l Wasserinhalt, in dem sich außerdem zehn Eier von *Bombina bombina*, eins davon mit teilweise entfernter Hülle und vier völlig hüllenlos, befinden. In der rechten unteren Bildecke sieht man, wie eine Grasfroschkaulquappe an einem hüllenlosen Ei frißt (Pfeil).

Experiment no. 13, 1 h after the start of the experiment. Visible are eight of ten tadpoles of *Rana temporaria*, *R. arvalis*, and *Bufo viridis* in the small tank of 0.07 l water volume that also contained ten eggs of *Bombina bombina*. The capsule of one of the eggs was experimentally reduced, four eggs were naked. In the lower right corner of the picture, a grass frog tadpole is sucking a naked egg (arrow).



Abb. 6. Versuch Nr. 13: In der Bildmitte des Kleinbehälters drei deutlich angefressene Eier (Pfeile).

Experiment no. 13: Three eggs obviously partly eaten by the tadpoles (arrows).

4 Diskussion

4.1 Schutzwirkung der Gallerthülle vor Kaulquappenfraß

Bei den Versuchen hat sich gezeigt, daß die Larven, genau wie HEUSSER (1970) es beschreibt, zunächst zum Laich schwimmen und daran nagen. Vielleicht werden sie durch Algen oder Protozoen, die sich an der klebrigen Eihülle befinden, angelockt. So entsteht durchaus der Eindruck, der Laich werde gefressen. Es wurde aber nur an der Laichhülle gefressen. Die Umlagerung des Laichs ging immer nach einiger Zeit mehr und mehr zurück. Dagegen wurde an der zu Kontrollzwecken angebotenen frischen Rinderleber stets nachhaltiger gefressen. Aus Tabelle 1 geht hervor, daß bei den 13 Versuchen, deren Dauer von 2,5-94 Stunden reichte, von den acht Eiern, deren Hülle vollständig entfernt wurde, am Ende nur noch eins übrig war. Dagegen waren sämtliche Eier mit intakter und sogar mit reduzierter Hülle zum Schluß vollzählig vorhanden. Dabei wurden die Versuche nicht nur unter mutmaßlichen Normalbedingungen durchgeführt. Die Kaulquappen wurden auch extremen Streßbedingungen ausgesetzt. Sie mußten vorher bis zu zweieinhalb Tage lang hungern und die Besatzdichten wurden bis auf 143/l gesteigert.

Die Untersuchungen haben damit gezeigt, daß HEUSSERS Experimente, auf denen seine Theorie vom Laichfressen durch Kaulquappen basiert, mit Kaulquappen von *Rana temporaria* nicht reproduzierbar sind. Auch die Kaulquappen von *R. arvalis* und von *Bufo viridis* fressen keinen Laich von *Hyla arborea*, *Bombina bombina* und *Rana esculenta*. Aufgrund der hier vorgestellten Ergebnisse ist es unwahrscheinlich, daß diese drei Arten Laichkannibalismus betreiben. Nach den jetzt gemachten Erfahrungen drängt sich sogar die Vermutung auf, daß es einheimischen Kaulquappen, wenn sie am Laich europäischer Anurenarten fressen, prinzipiell nicht gelingt, die schützende Schleimhülle zu überwinden.

Vor Laichräubern zu schützen ist eine der wesentlichen biologischen Funktionen der Gallerthülle. „The mucoid capsules surrounding the ovum and vitelline membrane protect the developing embryo from injury, fungal infestation and ingestion.“ (DUELLMAN & TRUEB 1986: 114) Sie ist wahrscheinlich ungenießbar. Den frisch geschlüpften Larven dient sie nicht als Nahrung. Sie hat sich bereits aufgelöst, bevor die Larven ihren Dottervorrat aufgezehrt und begonnen haben, selbständig Nahrung aufzunehmen (NÖLLERT 1992). Laichräuber, für die die Hülle kein unüberwindliches Hindernis darstellt, nutzen sie auch nicht zur Ernährung. Strudelwürmer (Planarien) bohren sich hindurch, Molche spucken sie wieder aus und auch Iltisse und Greifvögel würgen die unverdauliche Gallertmasse wieder aus (eigene Beob.). Kaulquappen können sich weder durch die Gallertmasse hindurchbohren noch sie im Ganzen schlucken. Sie müßten sich, um an das Ei zu gelangen, hindurchfressen. Für die Annahme, daß sie dazu in der Lage sind, gibt es weder einen Beleg noch einen plausiblen Grund. Es wäre zu begrüßen, wenn durch weitere Untersuchungen, vielleicht unter noch extremeren Bedingungen, als sie hier ausprobiert wurden, diese Vermutung erhärtet oder widerlegt werden könnte.

Wie zäh und elastisch dieses schleimige Sekret ist, hat jeder schon erlebt, dem ein halber Ballen Grasfroschlaich wie durch Zauberhand gezogen über den Eimerrand wieder zurück ins Wasser gegliitten ist. Diese erstaunliche schleimige Hülle, die die Eier so erfolgreich schützt, im Bauch des Weibchens wenig Platz einnimmt und erst durch die Aufnahme von Wasser ihre sowohl klebrige als auch elastisch dehnbare und gleichzeitig transparente Struktur erhält, ist es vielleicht wert, daß sich jemand eingehender mit ihr beschäftigt.

4.2 Gründe für die Entstehung der Theorie

Man muß sich jetzt natürlich fragen, wie es bei HEUSSER (1970) und anderen zu solchen Interpretationen ihrer Versuche kommen konnte. HEUSSER (1970) ist zu seinen damaligen Arbeiten, wie er schreibt, angeregt worden: „Nachdem es sich in verschiedenen, zur Ansiedlung von Amphibien angelegten fischfreien aber mit Kaulquappen von *Rana temporaria* besetzten Gartenweihern als unmöglich erwiesen hatte, Laich anderer Arten aufzuziehen, wohl aber deren Kaulquappen...“ In seiner Erwartung, Laichfressen durch Kaulquappen zu finden, wurde er zusätzlich bestärkt, nachdem er durch eine Bestandsaufnahme der Amphibien an rund 1000 Biotopen im Kanton Zürich in den Jahren 1967 und 1968 sowie durch Ansiedlungsversuche mit allen ansässigen Anurenarten festgestellt hatte, „...daß sich *Bufo bufo* und *Rana temporaria* einerseits und *Bufo calamita*, *Bombina variegata* und *Hyla arborea* andererseits bezüglich ihrer Biotoppräferenzen weitgehend ausschließen.“

Die damaligen Erfahrungen HEUSSERS lassen sich trotz seiner sehr großen Anzahl untersuchter Biotope nicht verallgemeinern, wie wir heute wissen. So gilt zum Beispiel im Landkreis Celle (CLAUSNITZER & CLAUSNITZER 1984), im Landkreis Lüchow-Dannenberg (FILODA 1981) und im Landkreis Rotenburg/Wümme (eigene Beob.), alle drei Landkreise in Niedersachsen, Norddeutschland, sogar das Gegenteil. Laubfroschfortpflanzungsgewässer, in denen nicht auch Grasfrösche und/oder Erdkröten vorkommen, sind eher die Ausnahme. Man findet sie überwiegend nur dort, wo neue Gewässer schon von den mobileren Laubfröschen, noch nicht aber von den anderen Arten, gefunden worden sind (CLAUSNITZER 1996). Demnach kann Laichfressen durch Kaulquappen, selbst wenn es denn überall – und nicht nur gebietsweise – vorkäme, nicht die alleinige Ursache für HEUSSERS (1970) Beobachtungen gewesen sein. Was dann im Kanton Zürich die Ursache war, – warum sich bei HEUSSER offenbar keine Eier weiterentwickelten: diese Frage bleibt damit offen. Sie kann im Rahmen dieser Arbeit nicht beantwortet werden. Für HEUSSER war jedenfalls damals Laichfressen die naheliegendste Erklärung. Als er bei seinen Versuchen dann sah, wie die Kaulquappen am Laich frassen und dieser bald darauf verschwunden war, schloß er daraus, sie hätten ihn verzehrt. Bei seinen ersten Untersuchungen im Juni 1969 war es ihm für seine Schlußfolgerungen wichtig, die Verteilung der Kaulquappen auf dem Teller mit Laich und dem Kontrollteller ohne Laich während 15 min - 3 Std nach Versuchsbeginn in einer Fotoserie zur Auswertung festzuhalten. Das allein besagt aber noch nichts. Mit Hilfe moderner Videotechnik, die HEUSSER damals nicht zur Verfügung stand, kann man sehen, daß die Gallerthülle selbst nach stundenlanger Belagerung durch Kaulquappen nicht sichtbar verletzt wird. Kaulquappen scheinen nicht einmal fähig zu sein, ein von seiner Gallerthülle völlig befreites Anurenei in einem Zug ohne abzusetzen aufzufressen oder einzusaugen (Versuch Nr. 13, Abb. 5 & 6). Dagegen fällt es den Larven leicht, mit ihren heftigen Schwanzschlägen die unter ihnen liegenden Gegenstände, seien es Froscheier oder Leberstücke, an denen sie fressen, abzutransportieren. So waren am Ende des Versuchs 10 von den sechs auf Nähnadeln aufgespießten Leberstücken drei vom Teller verschwunden und zunächst auch nicht zu finden. Auf dem Videofilm sieht man dichtgedrängte Gruppen von Kaulquappen – die Leber mit der Nadel unter sich verdeckend – auf dem Teller hin und her und schließlich über den Tellerrand hinwegwandern. Wären die Nadeln nicht gewesen, hätte man vielleicht angenommen, die Leberstücke seien restlos vertilgt worden, zumal sie ja nicht durch eine Gallerthülle geschützt waren. So aber fanden sich mit Mühe zwei Restleberstücke mit ihrer Nadel in etwa 30 cm Abstand

vom Tellerrand, das dritte wurde eher durch Zufall in 60 cm Entfernung auf dem Sand entdeckt. Lose im Wasser treibende oder auf dem Grund liegende Froscheier sind mit ihrer transparenten Hülle noch schwerer zu sehen. Es ist vorstellbar, daß sie sich sogar in einem Becken mit 10 l Wasser zwischen den vielen umhertreibenden Kotteilen der Kaulquappen der Entdeckung entziehen. Da HEUSSER (1971) bei seinen Versuchen mit 10-l-Becken vom April bis Juni 1970 glaubte, Laichfressen schon nachgewiesen zu haben, mag es verständlich sein, wenn er sich bei der Suche nach eventuell umherschwimmenden, übriggebliebenen Anureneiern auf eine Augenscheinkontrolle beschränkte. Von einem sorgfältigen Durchsieben des Wassers bei den 147 Versuchen ist jedenfalls nicht die Rede. Sie wäre im übrigen überflüssig gewesen, wenn die jeweils 10-15 Eier irgendwie am Beckengrund fixiert worden wären. Aber auch darauf gibt es keinen Hinweis.

BEEBEE (1977) hat dann seinerseits HEUSSERS (1970) Theorie als gegeben vorausgesetzt und sich, als er dem Rückgang von *Bufo calamita* in Großbritannien bei gleichzeitiger Ausbreitung von *Bufo bufo* nachging, nach einer Versuchsdauer von jeweils zehn Tagen darauf beschränkt, das Vorhandensein von Kreuzkrötenlarven festzustellen, die im Eistadium Kontakt mit Erdkrötenlarven hatten. Er hat dabei nicht geprüft, ob die Eier gefressen wurden oder die Larven verendet sind und/oder gefressen wurden. In den späteren, drei Jahre dauernden und sehr umfangreichen Freilanduntersuchungen hat BEEBEE zusammen mit BANKS (BANKS & BEEBEE 1987) jeweils registriert, wieviele der mehr als 1700 Kreuzkrötenlaichschnüre von größeren Erdkrötenlarven „angegriffen“ (attacked) wurden und aus wievielen von diesen Schnüren Larven geschlüpft sind. Sie kommen dabei zu dem Ergebnis, daß in keinem der drei Jahre das Vertilgen von Kreuzkrötenlaich durch Anurenlarven „Grund für eine wesentliche Sterblichkeit“ (a cause of substantial mortality) war; „attack rates varied from 0.3% of strings in 1984 to as many as 3% in 1982 ...“ („attack rates“ und nicht „death rates“ !) Das bedeutet, daß 97-99,7% der Laichschnüre nicht einmal angegriffen wurden. Man kann wohl kaum sagen, daß diese Forschungsergebnisse die Untersuchungen von HEUSSER (1970, 1971) bestätigt haben. Sie wurden aber dennoch in diesem Sinne zitiert, da in ihrer Beurteilung der Gesamtergebnisse der Satz steht: „In many cases all natterjack spawn was eaten; at other times it was left alone even by large numbers of tadpoles, without obvious reason.“ (BANKS & BEEBEE 1987). „In many cases“ bezieht sich hier auf den geringen Prozentsatz der insgesamt untersuchten 1700 Laichschnüre. Da die Autoren das Laichfressen nicht beobachtet haben, hätten sie ohne die Kenntnis der Arbeiten HEUSSERS (1970, 1971) möglicherweise nicht das vereinzelte Verschwinden des Laichs mit den Worten „all spawn was eaten“ bezeichnet.

4.3 Schlußfolgerungen aus der Theorie HEUSSERS (1970)

Zum Schluß sollen noch evolutionsbiologische Zusammenhänge diskutiert werden, die HEUSSER zwischen einem Laichfressen durch Kaulquappen und dem Laichverhalten einiger Anurenarten hergestellt hat und die auch öfter zitiert werden. HEUSSER (1970) führt das Explosivlaichen von *Rana temporaria* auf das Laichfressen zurück und sagt: „*Rana temporaria* züchtet sich selbst eine kurze Laichzeit“. Das wäre überzeugend, wenn es für die kurze Laichzeit keine andere naheliegende Erklärung gäbe und wenn sich Laichfressen durch Kaulquappen nachweisen ließe. Daß letzteres bisher nicht der Fall ist, zeigen die hier vorgestellten Untersuchungen. Aber auch ersteres trifft nicht zu.

Die kurzen Laichzeiten sind bei *Rana temporaria* gekoppelt mit der Konzentration auf einen zusammenhängenden Laichplatz. Ein ähnliches Verhaltensmuster, aber in mehr oder weniger abgeschwächter Form, findet sich auch bei anderen Arten, zum Beispiel *Rana arvalis*, *R. esculenta* und *Bufo bufo*. Dieses Verhalten bietet einen arterhaltenden Vorteil in der Reduzierung der Verluste durch Freßfeinde. Die gleiche Laichmenge, auf ein größeres Gebiet mit mehreren Gewässern und auf 90 statt auf zwei Tage verteilt, würde ein ungleich nachhaltigeres Nahrungsangebot an eine ungleich größere Anzahl von Molchen und Strudelwürmern bedeuten. Die Strategie des Explosivlaichens birgt aber auch Risiken in sich. Das Laichgewässer kann, zum Beispiel durch Austrocknung, vollständig ausfallen. Eine Voraussetzung dafür, daß die Art bis heute überlebt hat, mußte also darin bestehen, daß es neben der großen Zahl der explosivlaichenden Individuen immer auch einige mit abweichendem Verhalten gab, die sowohl an einem anderen Platz als auch zu einer anderen Zeit laichten. Damit sind wir bei HEUSSERS (1970) zweiter These, wonach die Ortswahl später laichender Tiere ebenfalls durch den Laichkannibalismus entstanden sein soll. Auch dieser Erklärung bedarf es nicht.

Daß im übrigen das Explosivlaichen nicht die einzigmögliche Überlebensstrategie darstellt, zeigt der ähnliche Springfrosch mit seinem ganz anderen Laichverhalten. Die Selektion kann verschiedene Laichstrategien bevorzugen. Dabei spielt auch die unterschiedliche Gefährdung der Larven eine Rolle. „In situations where larval survivorship varies unpredictable in time, ... selection favors the production of small numbers of offspring at various times and places, instead of the synchronous production of a larger number of offspring.“ (DUELLMAN & TRUEB 1986: S.48)

HEUSSERS (1970) Erklärung dafür, daß *Rana esculenta* deshalb spätere Laichzeiten entwickeln konnte, weil diese Art in größeren Wassertiefen laicht, „...wohin die Quappen von *Rana temporaria* kaum gelangen“ basiert nicht auf richtigen Prämissen. Erstens findet man nicht unerhebliche Mengen von Wasserfroschlaich auch in flacheren Bereichen von 5-25 cm Tiefe, und zweitens fressen die Kaulquappen mehrerer Arten, auch die von *Rana temporaria*, sehr wohl und sehr effektiv auch in Tiefen von 60 cm (CLAUSNITZER, mündl. Mitt.; eigene Beob.). Daß die später laichende *Rana esculenta* häufig gemeinsam mit *R. temporaria*, *R. arvalis* und *Bufo bufo* vorkommt, ist ein zusätzlicher Hinweis darauf, daß die Kaulquappen dieser Arten keine Laichfresser sein können.

Danksagung

HANS-JOACHIM CLAUSNITZER, Eschede hat mich ermuntert, diese Untersuchungen durchzuführen. Von ihm, OTTO BERNINGHAUSEN, Hamburg, KLAUS HENLE, Leipzig und ANDREAS NÖLLERT, Jena bekam ich wertvolle Anregungen; MARY MULLEN-LUKASCHECK, Bremen hat den englischen Text korrigiert und KURT GROSSENBACHER, Bern danke ich sehr für seine intensive kritische Durchsicht und Korrektur des gesamten Manuskripts.

Schriften

- BANKS, B. & T.J.C. BEEBEE (1987): Spawn predation and larval growth inhibition as mechanisms for niche separation in anurans. – *Oecologia*, Berlin, **72**: 569-573.
- BEEBEE, T.J.C. (1977): Environmental change as a cause of natterjack toad (*Bufo calamita*) declines in Britain. – *Biol. Conserv.*, **11**: 87-102.
- BERNINGHAUSEN, F. (1995): Erfolgreiche Laubfroschwiederansiedlung seit 1984 im Landkreis Rotenburg, Niedersachsen. – *Mertensiella*, Rheinbach, **6**: 149-162.

- CLAUSNITZER, C. & H.-J. CLAUSNITZER (1984): Erste Ergebnisse einer Wiederansiedlung des Laubfrosches *Hyla arborea* (LINNAEUS, 1758) im Landkreis Celle (Niedersachsen). – Salamandra, Bonn, **20**(1): 50-54.
- CLAUSNITZER, H.-J. (1996): Entwicklung und Dynamik einer künstlich wiederangesiedelten Laubfrosch-Population – Ein Beispiel für die Bedeutung des Prozeßschutzes. – Naturschutz und Landschaftsplanung, **28**(3): 69-75.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – Baltimore (The Johns Hopkins University Press), 667 S.
- FILODA, H. (1981): Amphibien im östlichen Teil Lüchow-Dannenburgs – Eine siedlungsbiologische Bestandsaufnahme. – Beitr. Naturkde. Niedersachsens, **34**(3): 125-136.
- HEUSSER, H. (1970): Laich-Fressen durch Kaulquappen als mögliche Ursache spezifischer Biotoppräferenzen und kurzer Laichzeiten bei europäischen Froschlurchen (Amphibia, Anura). – Oecologia, Berlin, **4**: 83-88.
- (1971): Laich-Räubern und -Kannibalismus bei sympatrischen Anuren-Kaulquappen. – Experientia, Basel, **27**(4): 474-475.
- KWET, A. (1996): Zu den natürlichen Feinden des Laichs von Froschlurchen. – Salamandra, Rheinbach, **32**(1): 31-44.
- NÖLLERT, A & CH. NÖLLERT (1992): Die Amphibien Europas. – Stuttgart (Franckh-Kosmos Verlags), 382 S.

Eingangsdatum: 22. August 1997

Verfasser: FRIEDO BERNINGHAUSEN, Nöblerstraße 3, D-28359 Bremen.