

Modell zur Überlebensstrategie der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*)

RUEDI ABBÜHL & HEINZ DURRER

Abstract

Postulated model for survival strategy of the yellow-bellied toad (Bombina variegata variegata).

In this model, three different survival strategies are presented. The yellow-bellied toad compensates the low number of offspring by an efficient location of suitable spawning habitats. The number of eggs per female and season varied between a minimum of 35 and a maximum of 270 eggs ($\bar{x} = 57$; $n = 13$). The adult toad has practically no natural enemies because of its camouflage and poisonness. The loss of single spawn can be compensated by several (1-4) spawning occasions within the same season. The long life expectancy of the toad as a survival strategy compensates for the complete loss of spawn due to long dry periods or predators.

Key words: Anura; Discoglossidae; *Bombina variegata*; survival strategy; spawning; camouflage; life expectancy.

Schlagwörter: Anura; Discoglossidae; *Bombina variegata*; Überlebensstrategie; Gelegezahl; Gelegegröße, Tarnung; Lebenserwartung.

Der Fortpflanzungserfolg bei Anuren steht einerseits in Verbindung mit dem Reproduktionsmodus und ist andererseits korreliert mit der Körpergröße innerhalb der verschiedenen Reproduktionsarten (DUELLMAN & TRUEB 1986). Die auf Kuba lebende Art *Sminthillus limbatus* legt nur ein Ei pro Gelege, welches sich an Land entwickelt. Die ovovivipare Art *Eleutherodactylus jasperi* produziert nur 3-5 Eier (WAKE 1978). Arten, die ins Wasser ablaichen, haben in der Regel große Gelege. MCAULIFFE (1978) fand bei *Rana catesbeiana* bis zu 47.840 Eier. Bei diesem Reproduktionsmodus sinkt die Wahrscheinlichkeit für das Individuum, von Feinden gefressen zu werden. Die Kreuzkröte (*Bufo calamita*) zum Beispiel erreicht eine gewisse Räubersättigungsstrategie dadurch, daß sie eine riesige Anzahl von Nachkommen erzeugt. Anders ist dies bei der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*), die eine der niedrigsten Fortpflanzungsraten bei aquatilen Anuren besitzt. Witterungsbedingte Trockenperioden in den temporären Gewässern verursachen eine Dezimierung der Kaulquappen. Auf das Überleben der Gesamtpopulation hat das aber kaum einen Einfluß. Andere Gründe für einen Fortpflanzungsausfall sind der zunehmende Prädatorendruck in permanenten Tümpeln und die intraspezifische Konkurrenz (BARANDUN 1992). Prädatoren sind Libellenlarven, Gelbrandkäfer, Molche und Grasfroschkaulquappen (HEUSSER 1956). Damit die Gelbbauchunke sich in einer von verschiedenen variablen Faktoren (Niederschlag, Trockenheit, Temperatur etc.) bestimmten Umwelt behaupten kann, sind drei Komponenten ihrer Überlebensstrategie wesentlich (Abb. 1):

1) Umhervagabundieren und rasches Auffinden von geeigneten Habitaten: Felddaten belegen, daß die Gelbbauchunken bei einsetzendem Regen umhervagabundieren (ABBÜHL 1997). Damit können geeignete Laichhabitate aufgefunden werden. Um das Austrocknungsrisiko zu vermindern, wird der Laich in Raten ausgestoßen und in Kleingewässern im Gelände verteilt. Das heißt, in einer

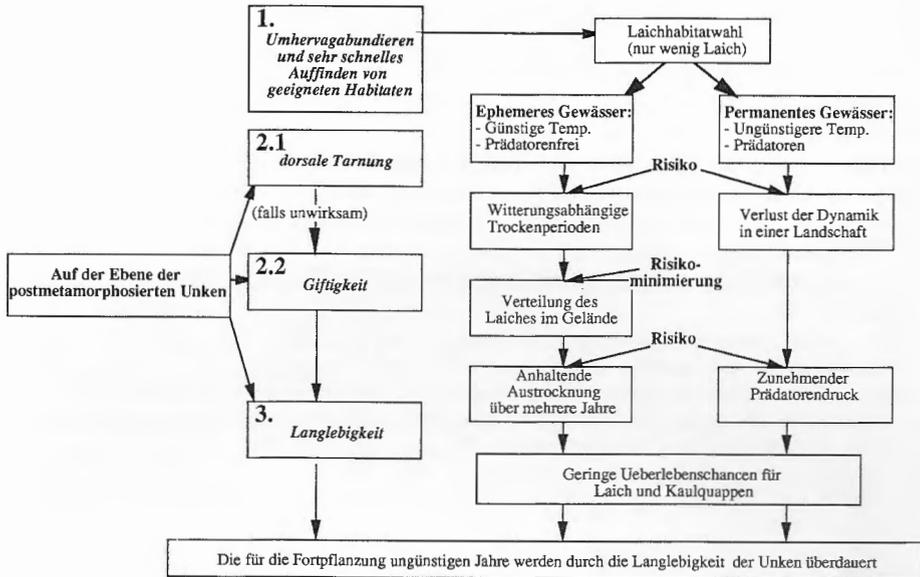


Abb. 1. Überlebensstrategien der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*). Erklärung siehe Text.

Life history strategies of the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*). For details, see text.

Situation, in der die larvale Überlebensrate unvorhersagbar ist, werden die Eier zur Risikominimierung räumlich verteilt. Als besondere Anpassung an temporäre Gewässer pflanzt sich die Gelbbauchunke von Ende April bis Anfang August fort. In dieser langen Zeitperiode werden ein oder mehrere, zeitlich gestaffelte Gelege produziert.

SZYMURA & BARTON (1986) belegen durchschnittliche Gelegegrößen von 116 Eiern. Persönliche Messungen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren, je zwischen dem 13. Mai bis 24. Juli, haben bei 13 isoliert gehaltenen Paaren durchschnittliche Gelegegrößen von 57 Eiern ergeben. Pro Jahr wurden minimal eine, maximal vier Laichperioden beobachtet. Die Anzahl der Eier pro Weibchen und Saison schwankte zwischen 35-270; pro Laichereignis schwankte die Eizahl zwischen 35-173. Die geringe Gelegegröße wird durch die Auswahl von ephemeren Gewässern wettgemacht. Temporäre Gewässer unterliegen einem hohen Austrocknungsrisiko und großen Temperaturschwankungen, sind dafür aber weitgehend frei von Prädatoren. Unterschiede in der Lebensweise bewirken unterschiedliche Strategien. Nach KAPLAN & COOPER (1984) werden in einer unvorhersagbaren Umgebung, wie sie ein temporäres Gewässer darstellt, Jungtiere mit unterschiedlicher Qualität erzeugt. Die Unterschiede in der Entwicklung und der Wachstumsrate gehen aus unterschiedlichen Eigrößen hervor (KAPLAN 1980a, 1980b). Dies erlaubt einem Weibchen aufgrund der vorherrschenden Bedingungen in einem temporären Gewässer, zumindest ein paar Eier mit der angemessenen Größe zu erzeugen. *Bombina bombina*, die in permanente Gewässer ablaicht, besitzt kleinere Eier und die

Eiplastizität ist ebenfalls kleiner als bei *B. variegata* (RAFINSKA 1991). KAPLAN (1989) fand bei *B. orientalis*, einer Art mit ähnlichen Habitatsansprüchen wie *B. variegata*, eine beträchtliche Variabilität in der Eigröße. Unterschiede in der Eigröße haben keinen Einfluß auf die Entwicklungszeit (KAPLAN 1989), aber aus größeren Eieren gehen größere Larven hervor. Temporäre Gewässer mit erhöhten Wassertemperaturen verkürzen die larvale Entwicklungszeit. Die metamorphosierte Jungunke sind kleiner, das heißt, daß die Größe mit der Wassertemperatur negativ korreliert ist (KAPLAN 1989).

Anders ist dies bei permanenten Gewässern mit einem natürlichen Sukzessionsverlauf. Diese Gewässer werden zunehmend beschattet und unterliegen einem hohen Prädatorendruck. Unken werden oft auch an Stellen mit Hangdruckwasser gefunden. Diese nährstoffarmen Gewässer sind vegetationsarm und unterliegen einem geringen Prädatorendruck.

2) Dorsale Tarnung und Giftigkeit:

In den ersten Lebensjahren nach der Metamorphose ist die Sterblichkeitsrate sehr hoch. GRUSCHWITZ (1990) fand nach dem ersten Winter noch 4,3% der Jungtiere, nach dem zweiten nur noch 1,1%. Nach PLYTYCZ & BIGAJ (1984) besitzt die adulte Gelbbauchunke praktisch keine natürlichen Feinde mehr. Der Grund liegt einerseits im Tarnmuster, andererseits in der enormen Giftigkeit. Der primäre Grund für die Evolution von Giften in den Körnerdrüsen ist die bakterizide und fungizide Wirkung auf der feuchten Amphibienhaut. Die Giftstoffe sind aber auch ein passiver Schutz gegen das Gefressenwerden. So konnten im Sekret von *B. variegata* neben 12 normalen α -Aminosäuren auch γ -Aminobuttersäure und 5-Hydroxitryptamin nachgewiesen werden (HABERMEHL 1987).

Als zweite Strategie kann die dorsale kryptische Gestalt mithelfen, Freßfeinde zu täuschen. Ein perfektes Tarnmuster mit einer körnigen Auflösung macht es auch dem geschulten Auge schwer, Tiere in ihrem natürlichen Lebensraum zu entdecken. Es findet eine der Umgebung angepaßte Umfärbung von hell- zu dunkelbraun statt (ABBÜHL 1997). In Gewässern mit lehmhaltigem Boden wird zudem durch rasches Aufwühlen des Untergrundes für längere Zeit ein trübes Milieu geschaffen, in welchem die geflüchtete Unke geschützt ist.

Sehr gut beschrieben ist die Giftigkeit der Gelbbauchunke, die mit der aposematischen Warnfarbe der Ventralseite gekoppelt ist (HABERMEHL 1987). Die Schwarz-Gelb-Färbung wirkt sich möglicherweise auch strukturauflösend zum hellen Hintergrund der Wasseroberfläche aus, so daß die Unke für einen Unterwasserräuber auch getarnt ist.

3) Langlebigkeit:

Bombina variegata kann in Gefangenschaft ein gesichertes Alter von 26 (MERTENS 1970) respektive 29 Jahren (RZEHA 1984) erreichen. SEIDEL (1992, 1993) konnte im Feld durch Markierung-Wiederfang belegen, daß Gelbbauchunken von 2-14 Jahren an der Fortpflanzung aktiv teilnehmen. Die meisten Tiere waren bei den Untersuchungen von Seidel, methodisch bedingt, wenigstens 9-10 Jahre alt. Auch Ortsstetigkeit sowie mehrjährige Wiederfangraten lassen nach SEIDEL (1993) auf eine relativ hohe individuelle Lebenserwartung schließen. PLYTYCZ & BIGAJ (1993) belegen die Langlebigkeit der Gelbbauchunken in der Natur ebenfalls. Sie vermuten, daß einige Individuen vielleicht sogar älter als 20 Jahre seien. Durch die hohe Lebenserwartung und die lange Periode der aktiven Fortpflanzung können Gelb-

bauchunken Trockenperioden in einer sich verändernden Umwelt schadlos überstehen. In unserem Untersuchungsgebiet, der Herzogenmatt (Basel), war die Fortpflanzung durch die zunehmende Sukzession und den damit verbundenen Prädatorendruck über sechs Jahre nicht mehr garantiert. Im siebten Jahr wurden neue ephemere Gewässer gegraben. Als Folge davon explodierte die Unkenpopulation förmlich. Perioden, die für die Unken ungünstig sind, werden durch die hohe Lebenserwartung wettgemacht, ohne daß die Population einen Schaden erleidet. Die Langlebigkeit der Unken als Überlebensstrategie kann selbst einen mehrjährigen Trockenheits- oder prädatorenbedingten Ausfall der Nachkommen kompensieren (ABBÜHL & DURRER 1993).

Schriften

- ABBÜHL, R. (1997): Zur Ökologie der Gelbbauchunke (*Bombina variegata* L.), Populationsdynamik, Habitats- und Verhaltensstudien als Grundlage zum Schutz. – Dissertation, Universität Basel, 133 S.
- ABBÜHL & DURRER (1993): Zum Bestand der Gelbbauchunke *Bombina variegata variegata* (L.) in der Region Basel. – Verh. Naturf. Ges., Basel, **103**: 73-80.
- BARANDUN, J. (1992): Reproductive flexibility in *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae). – S. 65-68 in KORSOS, Z. & I. KISS (eds): Proc. 6th Ord. Gen. Meeting Societas Europaea Herpetologica, Budapest, 1991.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of Amphibians. – New York (Mc Graw-Hill Book Company), 670 S.
- GRUSCHWITZ, M. (1990): Untersuchungen zur Besiedlungsstrategie der Gelbbauchunke *Bombina v. variegata* L. 1758. – Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität, Bonn, 232 S.
- HABERMEHL, G.G. (1987): Gift-Tiere und ihre Waffen. – Berlin (Springer-Verlag), 227 S.
- HEUSSER, H. (1956): Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltbedingungen bei einheimischen Amphibien. – Vierteljschr. Naturf. Ges., Zürich, **101**: 189-210.
- KAPLAN, R.H. (1980a): The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). – Evolution, Lawrence, **34**: 51-64.
- (1980b): Ontogenetic energetics in *Ambystoma*. – Physiol. Zool., **53**: 43-56.
- (1989): Ovum size plasticity and maternal effects on the early development of the frog, *Bombina orientalis* BOULENGER, in a field population in Korea. – Functional Ecology, Lawrence, **3**: 597-604.
- KAPLAN, R.H. & W.S. COOPER (1984): The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the „adaptive coin-flipping“ principle. – The American Naturalist, California, **123**(3): 393-410.
- MCAULIFFE, J.R. (1978): Biological survey and management of sport hunted bullfrog populations in Nebraska. – Nebraska Game Park Com., Reptilia, **15**: 135-137.
- MERTENS, R. (1970): Über die Lebensdauer einiger Amphibien und Reptilien in Gefangenschaft. – Zool. Garten, Frankfurt, **39**: 13-209.
- NIEKISCH, M. (1990): Untersuchungen zur Besiedlungsstrategie der Gelbbauchunke *Bombina v. variegata* L. 1758. – Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität, Bonn, 232 S.
- PLTYCZ, B. & J. BIGAJ (1984): Preliminary studies of growth and movements of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae). – Amphibia-Reptilia, Leiden, **5**: 81-86.

- (1993): Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata*, in natural environments. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **14**: 35-44.
- RAFINSKA, A. (1991): Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae): Egg size, clutch size and larval period length differences. – Biol. J. Linnean Soc., Cambridge, **43**(3): 197-210.
- RZEHA, W. (1984): Studien einer schwäbischen Gelbbauchunkenpopulation im Raum-Zeitsystem. – Diplomarbeit, Johannes-Gutenberg-Universität, Mainz, 78 S.
- SEIDEL, B. (1992): Age structure in a yellow-bellied toad population. – S. 403-408 in KORSOS, Z. & I. KISS (eds): Proc. 6th Ord. Gen. Meeting Societas Europaea Herpetologica, Budapest 1991.
- (1993): Bericht aus einer seit 1984 laufenden Studie über eine Gelbbauchunkenpopulation *Bombina variegata*: Ein Diskussionsansatz für feldherpetologische Studien. – Salamandra, Bonn, **29**(1): 6-15.
- SZYMURA, J.M. & N.H. BARTON (1986): Genetic analysis of a hybrid zone between the fire bellied toad, *Bombina bombina* and *Bombina variegata*, near Cracow in southern Poland. – Evolution, Lawrence, **40**: 1141-1159.
- WAKE, M.H. (1978): The reproductive biology of *Eleutherodactylus jasper* with comments on the evolution of live-bearing systems. – Journal of Herpetol., New York, **12**: 121-133.

Eingangsdatum: 8. Februar 1995

Verfasser: RUEDI ABBÜHL und HEINZ DURRER, Universität Basel, Abteilung Medizinische Biologie, Schönbeinstraße 40, CH-4003 Basel, Schweiz.