

**Ephemere Laichgewässer:
Anpassungsstrategien und physiologische Zwänge der Gelb-
bauchunke (*Bombina variegata*) in einem Lebensraum mit un-
vorhersehbarem Austrocknungsrisiko**

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von

Susanne Böll

aus Oberstdorf / Allgäu

Würzburg 2002

Inhaltsverzeichnis		Seite
1	Einleitung	1
2	Biologie, Vorkommen und Untersuchungsgelände von <i>Bombina variegata</i>	8
2.1	Vorkommen und Habitatansprüche	8
2.2	Biologie von <i>Bombina variegata</i>	9
2.3	Das Untersuchungsgelände	11
3	Der Reproduktionszyklus von <i>Bombina variegata</i> -Weibchen: eine Strategie zur zeitlichen Risikostreuung?	13
3.1	Einleitung	13
3.2	Material und Methode	15
3.3	Ergebnisse	16
3.4	Diskussion	20
4	Variabilität in den Ei- und Gelegegrößen: eine weitere Möglichkeit zur Risikostreuung?	26
4.1	Einleitung	26
4.2	Material und Methode	28
4.3	Ergebnisse	31
4.3.1	Zusammenhänge zwischen Weibchengröße und Ei- und Gelegegrößen	31
4.3.2	Variabilität der Ei- und Gelegegrößen	33
4.3.3	Variabilität der Eigröße innerhalb eines Geleges	34
4.3.4	Einfluss der Eigröße auf Schlupfgröße, Schlupfstadium und die Dauer bis zum Schlupf der Kaulquappen	35
4.3.5	Einfluss der Schlupfgröße auf Metamorphosegröße und Larvaldauer der Kaulquappen	37
4.4	Diskussion	41
5	Austrocknungsrisiko: wie flexibel reagieren Kaulquappen einer temporären und einer permanenten Gewässerart?	49
5.1	Einleitung	49
5.2	Material und Methode	53
5.2.1	<i>Bombina variegata</i> - eine temporäre Gewässerart	53
5.2.2	<i>Bufo bufo</i> - eine permanente Gewässerart	54

5.3	Ergebnisse	55
5.3.1	<i>Bombina variegata</i>	55
5.3.2	<i>Bufo bufo</i>	60
5.4	Diskussion	62
6	Wie hoch ist die phänotypische Plastizität von <i>B. variegata</i> - Quappen während unterschiedlicher Entwicklungsphasen?	66
6.1	Einleitung	66
6.2	Material und Methode	67
6.3	Ergebnisse	69
6.4	Diskussion	73
7	Abiotische Gewässerfaktoren: Indikatoren für Habitatverände- rungen und Austrocknungsrisiko?	79
7.1	Einleitung	79
7.2	Material und Methode	82
7.2.1	Wasserstandsversuch	82
7.2.2	Ionenkonzentrationsversuche	83
7.2.3	Ammoniumkonzentrationsversuch	85
7.3	Ergebnisse	87
7.3.1	Wasserstandsversuch	87
7.3.2	Ionenkonzentrationsversuche	91
7.3.3	Ammoniumkonzentrationsversuch	101
7.4	Diskussion	103
8	Experimentelle Freilandversuche mit künstlichen Pfützen unterschiedlicher Tiefe	114
8.1	Einleitung	114
8.2	Material und Methode	116
8.2.1	Freilandversuch 1993	116
8.2.2	Freilandversuch 1994	119
8.3	Ergebnisse	121
8.3.1	1993	121
8.3.1.1	Physikalische Gewässerparameter	121
8.3.1.2	Metamorphosedaten	123
8.3.2	1994	126
8.3.2.1	Physikalische Gewässerparameter	126
8.3.2.2	Metamorphosedaten	127

8.4	Diskussion	132
8.4.1	Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsjahren	133
8.4.2	Unterschiede zwischen den einzelnen Pfützen gleicher Ausgangstiefe	135
9	Beeinflusst potenzieller Räuberdruck die Entwicklungsgeschwindigkeit von <i>Bombina variegata</i> - Quappen?	139
9.1	Einleitung	139
9.2	Material und Methode	141
9.3	Ergebnisse	142
9.4	Diskussion	144
10	Gesamtdiskussion	149
11	Zusammenfassung	154
	Summary	156
12	Literatur	158
	Anhang	177

1 Einleitung

Organismen, die in stark fluktuierenden Habitaten (z.B. Gezeitenzonen) oder in unvorhersehbaren Lebensräumen (z.B. Windwurfflächen) leben, sollten ein starkes Reaktionsvermögen besitzen, d.h. ein hohes Maß an phänotypischer Plastizität aufweisen, um auf Habitatveränderungen entsprechend schnell reagieren zu können.

Temporäre Gewässer wie Pfützen oder auch Wasseransammlungen in Baumhöhlen sind der Prototyp eines Lebensraums, der eine hohe Dynamik aufweist und ständigen räumlichen und zeitlichen Fluktuationen unterworfen ist. Viele Amphibienarten nutzen temporäre Gewässer als Laichgewässer. Anders als bei Amphibienarten, die in permanenten Gewässern ablaichen, ist ihre Fortpflanzungsperiode an zeitlich unvorhersehbare Regenfälle gekoppelt. Weibchen sind mit Abwägungen konfrontiert, ob es sich nach einem Regenereignis „lohnt“ abzulaichen, welche der vorhandenen Pfützen als Laichgewässer geeignet sind, und ob sie ihre Gelege auf mehrere Pfützen verteilen sollten. Die heranwachsenden Kaulquappen sind stark fluktuierenden Wasserständen und einem hohen Austrocknungsrisiko ausgesetzt, das mit einer ständigen Verschlechterung des Lebensraums einhergeht: mit zunehmendem Austrocknungsrisiko erhöhen sich die Wassertemperaturen, die Ionenkonzentration steigt, der Sauerstoffgehalt dagegen sinkt, erhöhte Dichteverhältnisse führen zu verstärkter Nahrungskonkurrenz. Dazu kommt unter Umständen erhöhter Räuberdruck.

So sind sowohl bei den Adulttieren als auch bei den Larven Anpassungsstrategien an die Unwägbarkeiten des Laichhabitats zu erwarten, die eine hohe genetische Variabilität und/oder eine breite phänotypische Plastizität auf physiologischer und Verhaltensebene erfordern:

- Weibchen sollten sich nicht wie Arten ausdauernder Gewässer geklumpt nur einmal pro Saison fortpflanzen, sondern nach ergiebigen Regenfällen opportunistisch mehrfach pro Saison ablaichen. Diese zeitliche Risikostreuung erhöht die Chance, dass Quappen aus einem dieser Laichereignisse die Metamorphose erreichen, bevor das Gewässer austrocknet. Von Vorteil ist dabei

auch die Abgabe relativ kleiner Eiportionen pro Gelege, so dass geschwisterliche Konkurrenz durch hohe Dichten, die zu einer verlängerten Entwicklung führen würden, möglichst vermieden wird (Phillipi und Seger 1989).

- Darüber hinaus sollten Weibchen ihre Eier räumlich breit streuen und auf mehrere Laichgewässer verteilen, wie es für *Hoplobatrachus occipitalis* (Spieler und Linsenmair 1997) beobachtet wurde, so dass die Quappen unterschiedlichen Räuber-, Dichte- und Austrocknungsrisiken ausgesetzt sind. Auch innerhalb eines Laichgewässers ist es sinnvoll, die Eier in kleinen Portionen zu verteilen, da oft Teilbereiche dieser Kleingewässer vorzeitig trockenfallen (pers. Beobachtung).

- Auch bei den Eigrößen der einzelnen Gelege ist eine Risikostreuung zu erwarten, wenn unterschiedliche Eigrößen unter unterschiedlichen Umweltbedingungen von Vorteil sind (Crump 1981, Kaplan und Cooper 1984), wie dies für einige Anurenarten belegt ist (Berven und Chadra 1988, Parichy und Kaplan 1995). Bei *Bombina orientalis* z.B. hatten unterschiedlich große Eier in Abhängigkeit von der herrschenden Wassertemperatur unterschiedliche Überlebensvorteile (Parichy und Kaplan 1995): Kaulquappen großer Eier schwammen unter warmen Verhältnissen langsamer als Quappen kleinerer Eier und wurden leichter von Prädatoren gefangen; dagegen waren sie bei kalten Temperaturen schneller und weniger gefährdet. Alternativ wäre denkbar, dass eine möglichst große Eigröße durch die bessere Grundausstattung per se von Vorteil ist. Tatsächlich ist die Schlupfgröße von Amphibienlarven im Allgemeinen von der Eigröße abhängig (Crump 1984, Kaplan 1989, Tejedo und Reques 1992), aber es gibt nur wenige Beispiele, wo dieser anfängliche Größenvorteil bis zur Metamorphose beibehalten wurde und/oder zu einer beschleunigten Entwicklung führte (Bsp: *Taricha torosa*, Kaplan 1985). Dennoch könnten Amphibienlarven mit überdurchschnittlicher Ausgangsgröße schneller eine bestimmte Mindestgröße erreichen, ab der sie das Beutegrößenspektrum bestimmter Räuber überschritten haben.

- Amphibienlarven, die in stark fluktuierenden Gewässern mit hohem Austrocknungsrisiko aufwachsen, sollten eine hohe phänotypische Plastizität in ihrem Wachstum und ihrer Entwicklung aufweisen, da sie unter unterschiedlichen Umweltbedingungen gegensätzlichen Selektionsdrücken ausgesetzt sind: unter günstigen Voraussetzungen, nach wiederholten Regenfällen, sollten sie primär in Wachstum investieren und möglichst groß an Land gehen, da eine überdurchschnittliche Metamorphosegröße zu einer erhöhten Überlebenswahrscheinlichkeit im Juvenilstadium (Martof 1956, Berven 1990) und zu einem früheren Erreichen der Geschlechtsreife unter Beibehaltung des Größenvorsprungs (Smith 1987, Semlitsch et al. 1988a, Berven 1990) führt. Unter ungünstigen Bedingungen, die eine zunehmende Austrocknung des Laichgewässers signalisieren, sollten Amphibienlarven dagegen ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums beschleunigen und möglichst schnell das Laichgewässer verlassen. Ein entsprechendes ökologisches Metamorphosemodell haben Wilbur und Collins (1973) für Anurenlarven entwickelt, das davon ausgeht, dass Kaulquappen, sobald sie eine bestimmte, zum Überleben notwendige Größenschwelle erreicht haben, mit einem „trade-off“ zwischen Wachstum und Entwicklung adaptiv auf die jeweils herrschenden Umweltbedingungen reagieren können. Die Ergebnisse mehrerer experimenteller Labor- und Freilanduntersuchungen stehen im Einklang mit diesem Modell (Bsp.: Wilbur 1987, Newman 1988b, Alford und Harris 1988, Denver et al. 1998, Laurila und Kujasalo 1999).

Im Gegensatz dazu stehen physiologische Modelle, die von einer frühen Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit ausgehen, die keine Reaktionsmöglichkeit mehr auf sich verändernde Habitatbedingungen erlaubt (Smith-Gill und Berven 1979, Travis 1984). Mehrere Laboruntersuchungen ergaben, dass bei verschiedenen Anurenarten tatsächlich eine Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit einsetzt, allerdings zu einem wesentlich späteren Zeitpunkt als ursprünglich postuliert (Hensley 1993, Leips und Travis 1994, Audo et al. 1995, Beachy et al. 1999). In diesen Untersuchungen fiel die Fixierung der Entwicklungsrate, soweit die Entwicklungsstadien der Quappen der einzelnen Untersuchungsgruppen überhaupt erhoben wurden, ungefähr mit dem Beginn der Prometamorphose (=Beginn der Ausdifferenzierung der Zehen) zusammen und betrifft

damit in etwa das letzte Drittel der Gesamtentwicklung. Dies führte zu einer modifizierten Version des ursprünglichen Metamorphosemodells von Travis (1984), zu dem „dynamischen Ressourcenallokationsmodell“ (Leips und Travis 1994): es besagt, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit während der ersten Entwicklungshälfte adaptiv an die Umweltbedingungen angepasst werden kann, spätestens ab der Prometamorphose jedoch eine Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit einsetzt; Umweltveränderungen wirken sich dann nur noch auf das Wachstum der Tiere aus.

- Sind Amphibienlarven während bestimmter Entwicklungsphasen oder gar der gesamten Entwicklung in der Lage, ihre Entwicklungsrate umweltabhängig zu verändern, so müssen sie den qualitativen Zustand ihres Larvalhabitats und mehr noch dessen Veränderungen wahrnehmen können. Als Indikatoren können abiotische und biotische Faktoren in Frage kommen, die sich häufig gegenseitig bedingen. Mit der Verschlechterung des Habitat gehen sinkender Wasserstand, abnehmendes Wasservolumen, steigende Ionenkonzentrationen, reduzierter Sauerstoffgehalt und zunehmende Dichte- und Konkurrenzsituation der Amphibienlarven einher. Während die Auswirkungen hoher Dichte und Nahrungskonkurrenz bei einigen Amphibienarten gut untersucht sind (Bsp. Gromko et al. 1973, Hota und Dash 1981, Alford und Harris 1988, Berven und Chadra 1988, Scott 1990, Newman 1994, Werner 1994), gibt es so gut wie keine Untersuchungen zu dem Einfluss veränderter Wasserstandsbedingungen oder Ionenkonzentrationen auf das Wachstum und die Entwicklung von Amphibienlarven. Eine Ausnahme bilden die umfangreichen Untersuchungen von Denver et al. (1998) an *Scaphiopus hammondi*. Neben der abnehmenden Wassertiefe misst man im Freiland nach länger andauernden regenfreien Perioden in Pfützen deutlich zunehmende Ionenkonzentrationen, die je nach Untergrund und

Bewuchs der Pfütze sowie der Dichte der Kaulquappen sehr hohe Werte erreichen können (Williams 1987).

- Auch wenn das Austrocknungsrisiko in temporären Laichgewässern das größte Mortalitätsrisiko für Amphibienlarven darstellt (Newman 1987, Barandon 1995), sind sie nicht gänzlich vor Räuberdruck gefeit. Lebenslauftheoretische Überlegungen gehen davon aus, dass die Metamorphosegröße von Tieren mit komplexen Lebenszyklen die relativ im aquatischen und terrestrischen Habitat herrschenden Wachstumbedingungen und Mortalitätsrisiken widerspiegelt, so, dass das Verhältnis von Mortalität zu Wachstum in beiden Habitaten optimiert wird (Werner 1986, Ludwig und Rowe 1990, Rowe und Ludwig 1991, Abrams und Rowe 1996). Werners Modell (1986) sagt vorher, dass Tiere, die während der aquatischen Phase erhöhtem Prädationsdruck ausgesetzt sind, mit einer kleineren Körpergröße das Wasser verlassen sollten, macht aber keine Aussage über die relative Entwicklungsdauer. D.h. Kaulquappen sollten, soweit kein anderer Selektionsdruck entgegenwirkt, in Anwesenheit eines Räubers versuchen, ihn möglichst zu meiden und/oder möglichst schnell das Laichgewässer zu verlassen. Beide Strategien sollten zu einer verringerten Metamorphosegröße führen. Die Ergebnisse mehrerer Laboruntersuchungen an Kaulquappen (Skelly und Werner 1990, McCollum und van Buskirk 1996) und Insekten (Pekarsky et al. 1993, Ball und Baker 1996, Hechtel und Juliano 1997) stehen im Einklang mit diesem Modell. Es gibt jedoch experimentelle Freilanduntersuchungen, in denen Räuberdruck keinen Einfluss auf die Metamorphosegröße der Tiere hatte (Morin 1986, Fauth 1990) bzw. Tiere durch räuberbedingt nachlassende inter- oder intraspezifische Konkurrenz größer an Land gingen (Wilbur 1987, van Buskirk 1988).

Die Gelbbauchunke *Bombina variegata* gilt als Pionierart, die sonnenexponierte, meist vegetationslose, flache Gewässer mit hohem Austrocknungsrisiko als Laichgewässer nutzt. Sie hat eine lange Fortpflanzungsperiode von Mai bis August, in der sie opportunistisch nach stärkeren Regenfällen in neu entstandenen Pfützen oder Wagenspuren ablaicht. An Hand dieser Art sollte beispielhaft folgender Fragenkomplex untersucht werden:

- Zeigen *Bombina variegata* - Weibchen eine kontinuierliche Eientwicklung, wie sie eher von tropischen Anuren bekannt ist, die es ihnen erlaubt, opportunistisch mehrfach pro Saison abzulaichen und damit eine zeitliche Risikostreuung ihrer Eier zu praktizieren? Oder sind sie an die für temperate Anurenarten typische synchrone Eientwicklung gebunden, die nur eine einmalige Eiablage pro Saison zulässt, deren Zeitpunkt aber von unterschiedlichen Weibchen unterschiedlich gewählt wird, wie es für die Kreuzkröte *Bufo calamita* belegt ist (Sinsch 1992)?
- Wie hoch ist die Variabilität in den Ei- und Gelegegrößen? Hängt der Variabilitätsgrad von bestimmten Parametern der Weibchen ab? Zeigen unterschiedlich große Eier eine unterschiedliche Fitness unter sich verändernden Umweltbedingungen, und könnte somit eine hohe Variabilität ebenfalls eine Strategie der Risikostreuung darstellen?
- Sind *Bombina variegata* - Quappen in der Lage, sich verschlechternde Gewässerbedingungen, die zur Austrocknung führen können, wahrzunehmen und adaptiv darauf zu reagieren, indem sie ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums beschleunigen?
- Wie reagieren Erdkrötenquappen (*Bufo bufo*), eine typische Art permanenter Gewässer, auf dieselbe Situation? Zeigen sie, wie man erwarten sollte, eine

weitaus geringere phänotypische Plastizität in ihrem Wachstum und ihrer Entwicklung?

- Sind *Bombina variegata* - Quappen während der gesamten Entwicklung oder nur während bestimmter Entwicklungsphasen fähig, auf ein zunehmendes Austrocknungsrisiko zu reagieren?
- Welche abiotischen Gewässerfaktoren könnten als Indikator(en) für eine zunehmende Verschlechterung der Gewässersituation dienen? Der abnehmende Wasserstand? Die Zunahme der Ionenkonzentration? Die Akkumulation von Ammoniumionen, dem Exkretionsprodukt der Kaulquappen?
- Welchen Einfluss hat ein potenzieller Räuberdruck auf das Wachstum und die Entwicklung der Kaulquappen?

2 Biologie, Vorkommen und Untersuchungsgelände von *Bombina variegata*

2.1 Vorkommen und Habitatansprüche

Die Gelbbauchunke *Bombina variegata* (Abb.2.1) ist eine typisch colline Art Mittel- und Südeuropas, die nur in Ausnahmefällen in Tiefebene zu finden ist. Ihre heutige Verbreitung erstreckt sich von Frankreich im Westen bis zum Schwarzen Meer im Osten. Die südlichsten Vorkommen sind in Süditalien und Griechenland zu finden; die nördliche Verbreitungsgrenze liegt im Weserbergland und im Harz (Szymura und Gollmann 1996).

Als ursprüngliche Lebensräume gelten dynamische Fluss- und Bachauen mit stark fluktuierenden Kleingewässerkomplexen (Bsp. französisches Zentralmassiv, Jahn et al. 1996), die durch Hochwasser nach der Schneeschmelze entstehen, aber auch periodisch wasserführende Karstbäche und Quellaustritte (Nöllert und Günther 1996). In Mitteleuropa ist die Nominatform *Bombina variegata variegata* heute nahezu ausschließlich in Sekundärbiotopen wie Steinbrüchen, Sand- und Tonkuhlen, Kiesgruben, Abgrabungsflächen und Truppenübungsplätzen zu finden (Nöllert und Günther 1996, Szymura und Gollmann 1996).

Die Gelbbauchunke nutzt bevorzugt sonnenexponierte, vegetationslose, flache Gewässer mit hohem Austrocknungsrisiko als Laichgewässer, die oft eine mineralische Substratschicht aufweisen, in die sich die Tiere bei Gefahr einwühlen (Niekisch 1995, Sy und Grosse 1998). Daneben dienen häufig verdichtete Fahrzeugspuren als Laichgewässer. Die Landlebensräume in diesen Sekundärbiotopen sind durch offene, warme, meist steinige Ruderalflächen in unterschiedlichen Sukzessionsstadien gekennzeichnet (Nöllert und Günther 1996). Durch die starke Bindung an Sekundärbiotope sind die einzelnen Populationen in vielen Gebieten stark voneinander isoliert. Nach Ende der Abbautätigkeit, wenn die Steinbrüche und Gruben verfüllt werden oder trockenfallen und verbuschen, weil keine Bodenverdichtung mehr stattfindet,

weil keine Bodenverdichtung mehr stattfindet, sterben lokale Populationen häufig aus; entsprechend gilt die Gelbbauchunke in Deutschland laut Roter Liste (Beutler et al. 1997) als stark gefährdet.



Abb.2.1: Die Gelbbauchunke - *Bombina variegata*

2.2 Biologie von *Bombina variegata*

Die Gelbbauchunke hat eine für einheimische Amphibien außergewöhnlich lange Fortpflanzungsperiode, die witterungsabhängig von April bis August dauern kann (Niekisch 1995). Fortpflanzungsbereite Männchen besetzen Reviere, deren Durchmesser in vegetationslosen Laichgewässern durch die Größe produzierter Wasserwellen bestimmt wird (Seidel 1988). Die Rufaktivität der Männchen ist eng an abiotische Faktoren gekoppelt und erfolgt nach Absinken der Wasser- und Lufttemperaturen nach stärkeren Niederschlägen (Lörcher 1969). Die Weibchen laichen opportunistisch nach stärkeren Niederschlägen in temporären Kleingewässern (Barandun und Reyer 1997, Seidel 1988); bei Quellaus-

treten und Druckwasserstellen, die witterungsunabhängig Wasser führen, beobachtet man eine kontinuierliche Laichabgabe (Gollmann et al. 1998, Sy und Grosse 1998). Weibchen legen ihre Eier in mehreren Portionen geklumpt ab und heften sie, soweit vorhanden, an ins Wasser hängende Blätter oder andere Strukturen; ansonsten werden die Gelegeportionen auf dem Gewässergrund abgelegt. Aufgrund der Portionierung ist die Bestimmung von Gelegegrößen im Freiland äußerst schwierig. Barandun et al. (1997) geben Gelegegrößen von 4 bis 120 Eiern an. Die mittlere Gelegegröße isoliert gehaltener Pärchen lag nach Seidel (1988) bei 41 Eiern (max=120), bei Abbühl und Durrer (1998) bei 57 Eiern (Spannbreite: 35 - 170 Eier). Buschmann (2002) beobachtete in einem Freilandgehege unter seminatürlichen Bedingungen ohne Zufütterung der Tiere weitaus größere Gelege mit durchschnittlich 103 ± 25 Eiern (max=228). Unklar ist auch, ob Weibchen ein- oder mehrfach pro Saison ablaichen.

Weibchen halten sich deutlich weniger in den Gewässern auf als die Männchen (Sy und Grosse 1998). Insgesamt kann man häufig zwischen Laichgewässern mit hohem Männchenüberschuss und sog. Aufenthaltsgewässern mit einem zu den Weibchen hin verschobenen Geschlechterverhältnis unterscheiden, in denen selten oder gar nicht abgelaicht wird (Möller 1996). Während regenarmer Phasen wird das unmittelbare terrestrische Umfeld als Sommerhabitat genutzt. Über die Überwinterungshabitate und deren Entfernung zum Sommerlebensraum ist wenig bekannt. Zumindest scheint jedoch ein Teil der Unken Winterquartiere in unmittelbarer Nähe des Sommerlebensraums aufzusuchen, wobei es sich in den untersuchten Populationen um süd- oder westexponierte Böschungsbereiche bzw. Schotterhänge, aber auch um ein strukturreiches Waldstück handelte (Möller 1993, Herrmann 1996, Sy und Grosse 1998).

Adulte Tiere zeigen im Allgemeinen hohe Überlebensraten und können ein Alter von 14 und mehr Jahren erreichen (Seidel 1988, Plytycz et al. 1996). Entsprechend können Populationen auch einen mehrjährigen reproduktiven Misserfolg aufgrund widriger Witterungsverhältnisse oder ungünstiger Sukzessionsentwicklungen ihres Habitats überdauern, solange der Lebensraum dynamischen Veränderungen unterworfen bleibt.

2.3 Das Untersuchungsgelände

Aufgrund der oben erwähnten kritischen Situation der Gelbbauchunke gibt es in der Umgebung Würzburgs nur noch vereinzelt stabile, individuenstarke Populationen. Eine dieser Populationen befindet sich in einem ca. 4 ha großen Kalksteinbruch der Fa. Wirths bei Kirchheim, 16 km südlich von Würzburg. Dieser Steinbruch war in den Untersuchungsjahren bereits größtenteils abgebaut; ab 1994 wurde der Steinbruch vorrangig dazu genutzt, gebrochene Steine zu Pflastersteinen zu verarbeiten.



Abb.2.2: Typisches Laichgewässer

In allen Bereichen des Steinbruchs, die von schweren Baufahrzeugen befahren wurden, bildeten sich aufgrund der starken Bodenverdichtung nach stärkeren Regenfällen flache Pfützen unterschiedlicher Größe (s. Abb.2.2), von denen

insbesondere die etwas tieferen (s. Anhang A) von *Bombina variegata* als Laichgewässer genutzt wurden.

Dagegen wurde ein ausgedehntes Flachwasserareal entlang einer Steinbruchwand, das von austretendem Hangwasser gespeist wurde und nur in Ausnahmefällen nach langen Trockenperioden austrocknete, von den Unken kaum als Aufenthalts- oder Laichgewässer genutzt (Abb.2.3). Zum Schutz der Maschinen und Baufahrzeuge wurde 1994 eine Gerätehalle erstellt, die eine bereits bestehende Pfütze künstlich beschattete und über eine Regenrinne zusätzlich mit Wasser speiste. Infolge trocknete diese Pfütze wesentlich später als alle anderen Pfützen auf dem Gelände aus. Während der vordere „Betriebsteil“ des Steinbruchs bis auf die Schotterhänge nahezu völlig vegetationslos war, verbuschte das hintere Fünftel zunehmend über die Jahre und wies keine Pfützen mehr auf. In diesem Bereich wurden keine Gelbbauchunken gefunden.



Abb.2.3: Das Flachwasserareal im Steinbruch

3 Der Reproduktionszyklus von *Bombina variegata* - Weibchen: eine Strategie zur zeitlichen Risikostreuung?

3.1 EINLEITUNG

Anurenarten, die Kleinstgewässer wie Pfützen und Wagenspuren mit hohem Austrocknungsrisiko als Laichgewässer nutzen, sollten nicht nur in der Lage sein, sofort opportunistisch nach stärkeren Regenfällen abzulaichen, sondern beim Ablichten in Anpassung an die Unwägbarkeiten des Larvalhabitats eine möglichst breite Risikostreuung zu betreiben:

- Bei stark fluktuierenden und unvorhersehbaren Laichgewässerbedingungen sollte eine hohe Variabilität der Eigrößen innerhalb eines Geleges von selektivem Vorteil sein, wenn unter unterschiedlichen Umweltbedingungen unterschiedlich große Eier eine höhere Fitness mit sich bringen (Crump 1981, Kaplan und Cooper 1984). Dieser Punkt wird ausführlich in Kap.4 diskutiert.

- Weibchen sollten ihre Eier während des Ablichtens nicht nur innerhalb, sondern auch zwischen einzelnen Pfützen verteilen, wie es für *Hoplobatrachus occipitalis* beobachtet wurde (Spieler und Linsenmair 1997), so dass die Eier und daraus resultierenden Kaulquappen einem unterschiedlichen Räuber-, Dichte- und Austrocknungsrisiko ausgesetzt sind.

- Weibchen sollten nicht nur einmal während einer Fortpflanzungssaison ablichten, sondern, auch um zu hohe Kaulquappendichten zu vermeiden, wiederholt über die Saison in kleineren Eiportionen ablichten (Phillipi und Seger 1989). Dies setzt voraus, dass die Weibchen, anders als bei den typischen Frühjahrslaichern mit geklumpfter, kurzer Laichperiode, physiolo-

gisch in der Lage sind, während der mehrmonatigen Fortpflanzungsphase eine kontinuierliche Eiproduktion zu zeigen.

Der Reproduktionszyklus der bisher untersuchten temperaten Arten zeigt folgendes, relativ einheitliches Bild (Übersicht, s. Jørgensen et al. 1979, Jørgensen 1992): Im Gegensatz zu tropischen Arten, die überwiegend eine asynchrone, kontinuierliche Eientwicklung haben (Davidson und Hough 1969, Salthe und Duellman 1973), verläuft die Eientwicklung fast aller bisher untersuchter temperaten Arten synchron. Die Rekrutierung primärer Oozyten in die Sekundärwachstumsphase wird während der Vitellogenese des heranreifenden Geleges unterdrückt. Erst nach der Ovulation des Geleges und einer ein- bis mehrmonatigen ovariellen Ruhepause, die dem Auffüllen körpereigener Energiereserven dient, wird ein neuer Reproduktionszyklus initiiert. Diese diskontinuierliche Eientwicklung bietet temperaten Weibchen keine Möglichkeit, während einer Fortpflanzungsperiode multiple Gelege zu produzieren. Die Vitellogenese ist bei den meisten temperaten Arten (untersucht wurden im Wesentlichen Raniden und Bufoniden) im Spätherbst vor Beginn der Winterruhe abgeschlossen. Unter den einheimischen Anuren bestehen einzig für die spät laichende Art *Rana esculenta* Hinweise, dass die Vitellogenese erst im Frühjahr kurz vor der Fortpflanzungszeit abgeschlossen wird (Jørgensen et al. 1979, Rastogi et al. 1983). Bei Arten warm temperater Gebiete, wie *Bufo woodhousei* und *Bufo cognatus*, wurde während der Winterruhe vitellogenes Wachstum der Oozyten beobachtet. Darüber hinaus ist für die Arten *Acris crepitans* (Texas; Long 1987) und *Xenopus laevis* (Südafrika; Follett und Redshaw 1974) bekannt, dass während der Winterruhe keine postvitellogenen Eier in den Ovarien der Weibchen zu finden sind. Die Vitellogenese setzt erst in den Monaten vor der Fortpflanzung ein; *Acris crepitans* zeigt beispielsweise einen 250%igen Gewichtsanstieg der Ovarien während der beiden Monate vor der Laichperiode (Long 1987).

In diesem Kapitel sollte untersucht werden, inwieweit der ovarielle Zyklus von *Bombina variegata* von diesem allgemeinen und oft für temperate Arten als allgemeingültig erachteten Bild abweicht und ob er eine zeitliche Risikostreuung der Eiabgabe erlaubt.

3.2 MATERIAL UND METHODE

In den Jahren 1990 und 1994 wurde jeweils zu Anfang (Mai), im Verlauf (Juli) und gegen Ende der Fortpflanzungsperiode (August) ein *Bombina variegata* - Weibchen im Freiland abgefangen und im Labor mit dem Narkosemittel MS 222 (3-Amino-Benzoesäure-Ethylester/Methansulfat, Fa. Sigma) eingeschläfert. Ein Teil der Weibchen wurde eingefroren und zu einem späteren Zeitpunkt seziiert. Die restlichen Weibchen wurden unmittelbar nach der Tötung unter einem Wild M8 Binokular bei 250facher Vergrößerung untersucht, die Anzahl der Eier in beiden Ovarien gezählt und die Eidurchmesser bestimmt. Das Weibchen vom Juli 1990 war im Amplexus gefangen worden und laichte im Labor über Nacht ab, bevor es eingeschläfert wurde, während das Weibchen vom Mai 1994, das sich beim Fang ebenfalls im Amplexus befand, von dem Männchen getrennt und sofort getötet wurde. Die im Uterus befindlichen Eier wurden ebenfalls vermessen und gezählt. Von diesem Weibchen sowie von dem im August 1994 gefangenen Weibchen wurde das Trockengewicht des Körpers, der Ovarien (und der im Uterus befindlichen Eier) und der Fettkörper bestimmt.

3.3 ERGEBNISSE

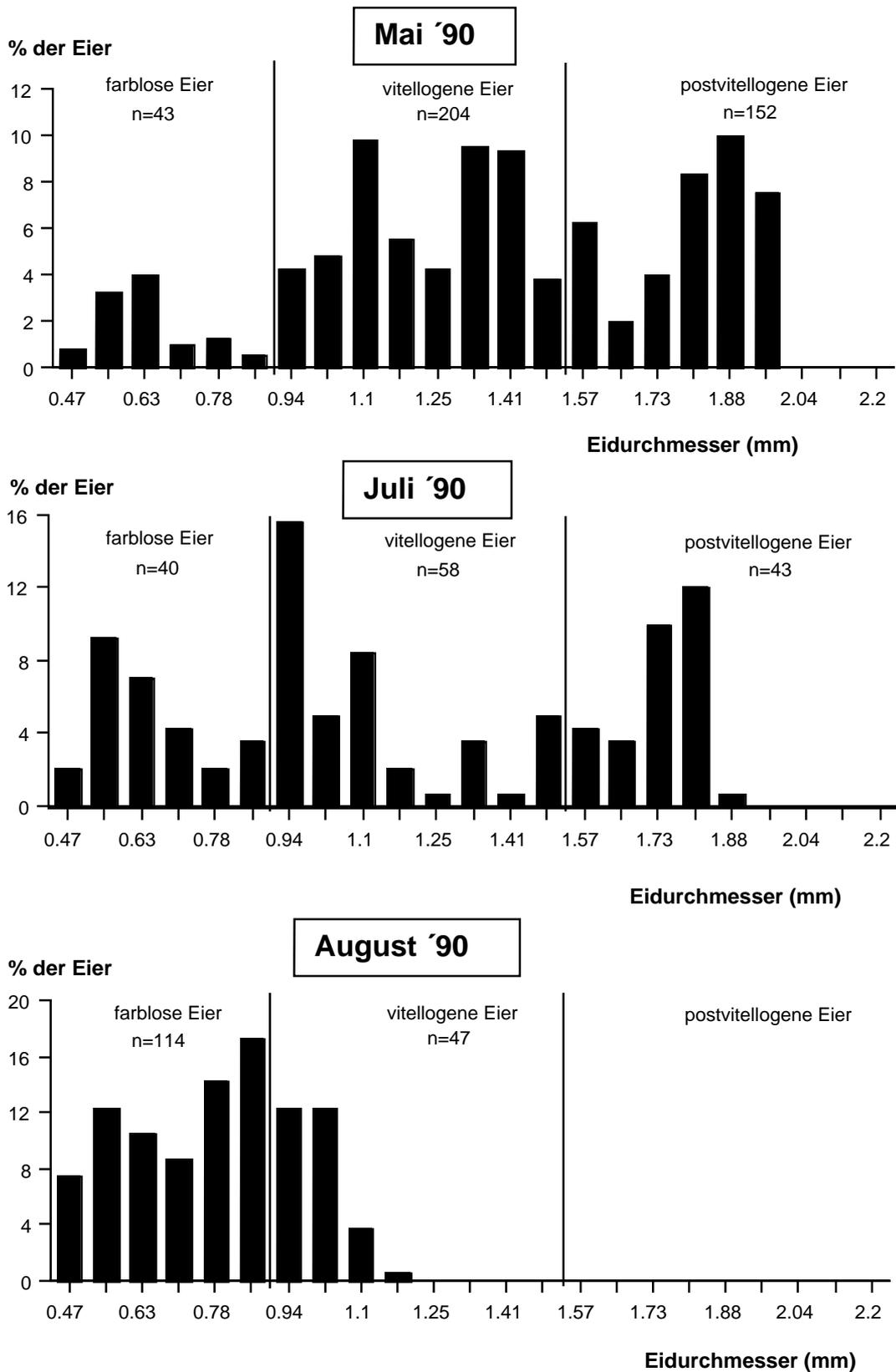


Abb.3.1 : Prozentuale Eigrößenverteilung in den Ovarien der 1990 untersuchten Weibchen .

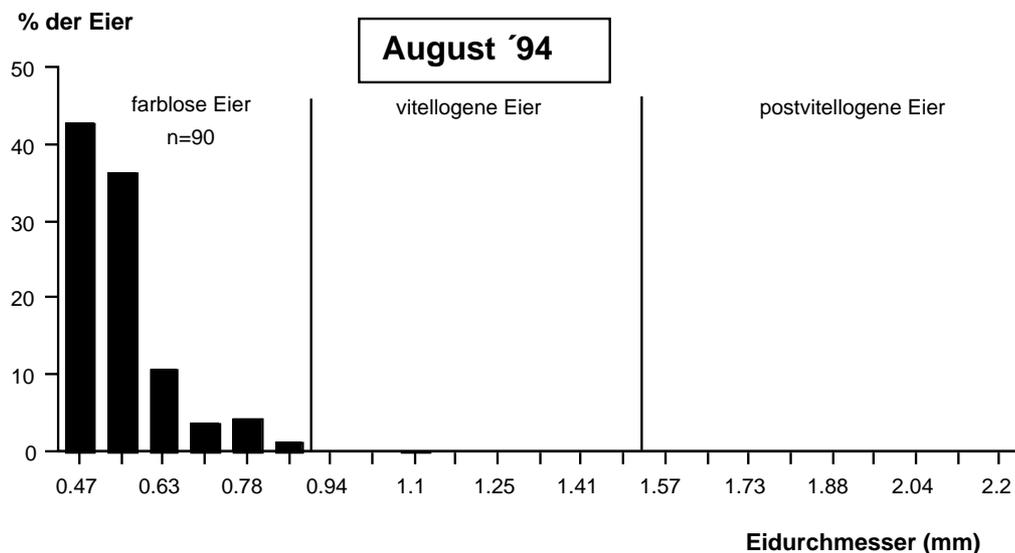
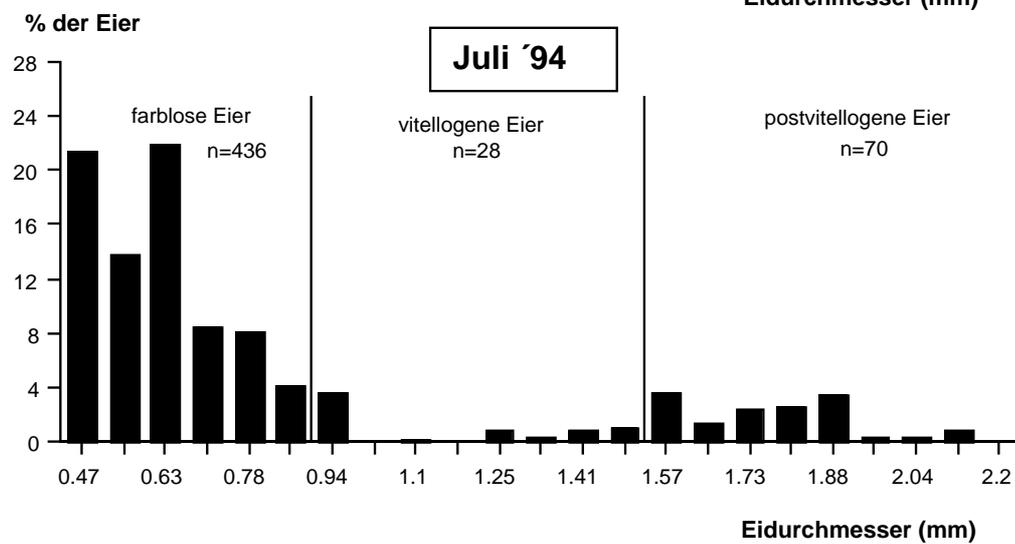
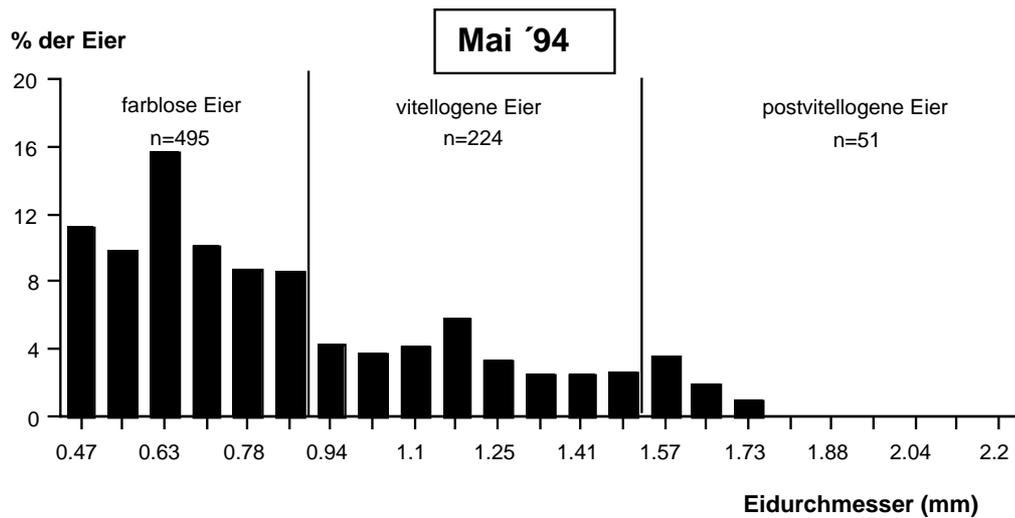


Abb.3.2 : Prozentuale Eigrößenverteilung in den Ovarien der 1994 untersuchten Weibchen.

In Abb.3.1 und Abb.3.2 ist der prozentuale Anteil der verschiedenen Eigrößen an der Gesamtzahl der Eier in beiden Ovarien der 1990 und 1994 untersuchten Weibchen dargestellt. Die zahllosen Zellnester kleinster Oozyten (<50 μ m), die sich unter dem Lichtmikroskop quantitativ nicht erfassen lassen, sind in den Graphiken nicht berücksichtigt. Im Primärwachstum befindliche, prävitellogene, farblose Oozyten zeigen einen Eidurchmesser von 0.47 - 0.83 mm, dotteranreichernde, gelblich-bräunliche Eier einen Durchmesser von 0.86 - 1.49 mm. Bei Eiern mit einem größeren Durchmesser ist eine Zonierung in einen helleren, vegetativen und einen dunkleren, animalen Pol zu erkennen. Bei dem Weibchen vom Mai 1994 hatten die im Uterus befindlichen, ablaichbereiten Eier einen Durchmesser von 1.44 - 1.83 mm.

Bei den 1994 gefangenen Weibchen wird deutlich, dass die Oozyten der kleinsten Größenordnung überproportional vertreten sind, aus denen sich die vitellogenen Oozyten der nächsten Saison rekrutieren. Da bei der Manipulation der Eierstöcke der im Mai und Juli 1990 gefangenen Weibchen aus einzelnen Eiern Dotter austrat, der das Vermessen und Zählen der im Primärwachstum befindlichen, unscheinbaren Oozyten sehr erschwerte, dürfte ihre Gesamtzahl wesentlich höher als angegeben und ebenfalls über der der anderen Oozytengruppen liegen.

Auffallend ist die kontinuierliche Größenverteilung der vitellogenen Oozyten in den Ovarien der Weibchen, die zu Beginn und während der Fortpflanzungsperiode untersucht wurden. Darüber hinaus hatten diese Weibchen alle ausgewachsene, postvitellogene Eier in den Ovarien, unabhängig davon, ob sie gerade abgelaicht bzw. ovuliert hatten oder nicht. Dieselben Weibchen zeigten unterschiedliche Grade von Atresie, d.h. teilresorbierte, melanistische Oozyten in den Ovarien. Während die Oberfläche der Ovarien des Weibchens vom Mai 1990 zu 50% melanistische Oozyten aufwies, war

nur ein Drittel der Ovarien des Juli-Weibchens mit atretischen Follikeln bedeckt. 10% der Oozyten des Mai-Weibchen 1994 waren atretisch; der Atresiegrad der Ovarien des Juli-Weibchen von 1994 wurde nicht erhoben. Im Gegensatz zu den Ovarien der anderen Weibchen wiesen die Eierstöcke der beiden untersuchten August-Weibchen keinerlei atretische Oozyten auf.

Mai '94	TG (g)	FG (g)	% TG
Ges. Körpermasse	0.980	5.5	100
Eier im Uterus	0.016		1.5
Ovarien	0.109		9.9
Fettkörper	0.002		0.2
August '94			
Ges. Körpermasse	0.944	6.0	100
Ovarien	0.004		0.4
Fettkörper	0.168		15.1

Tab.3.1: Prozentualer Anteil der Ovarien, der Eier im Uterus sowie der Fettkörper am Gesamtkörpergewicht der Weibchen. TG = Trockengewicht, FG = Frischgewicht.

Der prozentuale Trockenkörpergewichtsanteil der Ovarien (und der Eier im Uterus) betrug bei dem Weibchen vom Mai '94 über 11.4% (Tab.3.1), da das Weibchen beim Fang im Amplexus bereits 14 Eier abgegeben und möglicherweise davor schon einen Teil der Eier abgelaicht hatte. Gegen Ende der Fortpflanzungssaison war der ovarielle Gewichtsanteil bei dem Weibchen vom August '94 vernachlässigbar (Tab.3.1). Der Fettkörperanteil lag zu Beginn der Laichperiode bei dem Weibchen im Mai unter einem Prozent, während das Weibchen im August riesige und entsprechend schwere Fettkörper besaß (Tab.3.1).

3.4 DISKUSSION

Anurenlarven, die in temporären Gewässern wie Pfützen oder Wagenspuren aufwachsen, haben ein sehr hohes Risiko, mitsamt ihres Larvalhabitates zu vertrocknen. Newman (1987) zeigte beispielsweise in seiner dreijährigen Feldstudie, dass 49 von 82 untersuchten Kleinstgewässern vorzeitig austrockneten, bevor auch nur eine *Scaphiopus couchii* - Kaulquappe zur Metamorphose gelangt war, während die Larvalmortalität nur in 16 Gewässern primär auf Prädatoren zurückzuführen war. In einem der Untersuchungsjahre überlebte keine einzige Kaulquappe bis zur Metamorphose. Barandun (1995) kam in seiner zweijährigen Freilandstudie einer schweizer *Bombina variegata* - Population zu einem ähnlichen Ergebnis. 79% der 46 untersuchten Kleinstgewässern trockneten im ersten Untersuchungsjahr und 37% im zweiten Jahr aus, bevor Kaulquappen die Metamorphose erreicht hatten, während Räuberdruck eine wesentlich geringere Rolle spielte.

Die eigenen Freilanddaten für *Bombina variegata* decken sich mit dem obigen Bild: in den Jahren 1990-1995 metamorphosierten Kaulquappen ausschließlich aus größeren Pfützen mit einer Mindestausgangstiefe von mehr als 10 cm, obwohl auch in kleineren Pfützen mit einer geringeren Ausgangstiefe abgelaicht wurde (s. Anhang A). Doch selbst die größeren Pfützen trockneten immer wieder aus, bevor alle (1990) oder auch nur ein Teil der Kaulquappen die Metamorphose erreicht hatten (1992, 1993, 1994; s. Anhang A). 1994 gab es überhaupt keine metamorphosierenden Jungtiere, wenn man von den Jungtieren aus einer künstlich beschatteten, durch eine Regenrinne zusätzlich mit Wasser gespeisten, großen Pfütze absieht.

Nach Phillipi und Seger (1989) liegt der Hauptvorteil einer verlängerten Fortpflanzungsperiode, wie sie bei *B. variegata* gegeben ist, darin, mehrfach ablaichen und durch solch eine zeitliche Risikostreuung die Fitness steigern zu können. In sämtlichen Untersuchungsjahren (Anhang A) gab es mehrere Laichereignisse, die opportunistisch nach stärkeren Regenfällen erfolgten, so dass, wenn man von 1994 absieht, in jedem Jahr Jungtiere aus zumindest einem dieser Laichereignisse hervorgingen. Unklar ist jedoch, ob das Gros der Weibchen nur einmal, aber zu verschiedenen Zeitpunkten ablaicht, wie von mehreren Autoren behauptet wird (Barandun 1995, Kapfberger 1984, Seidel 1988), oder ob Weibchen im Allgemeinen mehrfach innerhalb einer Fortpflanzungssaison am Laichgeschehen teilnehmen (Rafinska 1991). Fang-/Wiederfangdaten deuten auf einen sehr geringen Anteil der Weibchen von 5% in einer österreichischen (Seidel 1988) bzw. 12% in einer schweizer (Barandun 1995) und 4-8% in einer thüringer Population (Sy und Grosse 1998) hin, die sich innerhalb einer Fortpflanzungsperiode mehrfach verpaaren. Allerdings sind die Fangquoten von im Amplexus befindlichen Pärchen im Allgemeinen sehr gering und könnten methodisch bedingt zur Unterschätzung mehrfach ablaichender Weibchen führen, wie auch Seidel (1988) betont. Terrarienbeobachtungen dagegen sprechen für ein enorm hohes Fortpflanzungspotenzial. Unter optimalen Haltungsbedingungen waren *B. variegata* - Weibchen in der Lage, im Schnitt sieben, maximal sogar 13 Gelege pro Saison zu produzieren (Buschmann 1998). Dieses extrem hohe Fortpflanzungspotenzial legt nahe, dass sich bei günstiger Nahrungsverfügbarkeit und mehrfachen, saisonalen Regenereignissen ein höherer Anteil der Weibchen wiederholt fortpflanzt, als im Freiland bisher beobachtet wurde. Auch unter seminaturalen Freilandbedingungen laichten Weibchen, die ohne Zufütterung in einem Freilandgehege gehalten wurden, 2-8 Mal pro Saison ab; allerdings wurde der Wasserstand in den Laichbecken künstlich konstant gehalten (Buschmann 2002).

Für eine multiple saisonale Eiablage sprechen auch physiologische Anpassungen des ovariellen Zyklus von *B. variegata*, der es, anders als bei den meisten bisher untersuchten temperaten Arten (Smith 1955, Jørgensen et al. 1979, Jørgensen et al. 1986, Jørgensen 1992), den Weibchen ermöglicht, opportunistisch in kurzen Zeitabständen mehrere Gelege zu produzieren: die im Primär- und Sekundärwachstum befindlichen Oozyten zeigen keine gleichzeitige, sondern eine asynchrone und kontinuierliche Entwicklung während der Fortpflanzungsphase, wie man sie normalerweise bei tropischen Anurenarten mit multipler, opportunistischer Eiabgabe findet (Davidson und Hough 1969, Salthe und Duellman 1973). So zeigt z.B. die indische Art *Polydatus maculatus* eine vergleichbar lange, an die Regenzeit gebundene Fortpflanzungsperiode, während der adulte Weibchen ebenfalls eine kontinuierliche Eientwicklung zeigen, und Oozyten in sämtlichen Entwicklungsstadien zu finden sind (Kanamadi et al. 1991). Von dieser Art ist bekannt, dass individuelle Weibchen mehrfach ablaichen (Kanamadi et al. 1991).

Tatsächlich hatten alle vier Unken-Weibchen, die während der Fortpflanzungszeit gefangen worden waren, postvitellogene, ausgewachsene Eier in den Ovarien und wären damit unmittelbar laichbereit gewesen. Selbst die beiden jeweils im Mai gefangenen Weibchen, von denen sich das eine im Amplexus befand und bereits ovuliert hatte und das andere gerade abgelaicht hatte, hatten postvitellogene Eier in den Ovarien, die für ein weiteres Gelege von 51 bzw. 43 Eiern gereicht hätte, Gelegegrößen, die sich im Normalbereich bewegen (s. Kap.4, Abb.4.2). Bei temperaten Arten ist eine asynchrone Eientwicklung mit multipler Eiablage individueller Weibchen bisher nur für *Rana esculenta* belegt (Rastogi et al. 1983). Bis zum Ende der Laichperiode werden alle reifen Eier abgelaicht, und die verbleibende Zeit bis zur Winterruhe wird zum Auffüllen von Energiereserven und für Wachstumsinvestitionen genutzt (siehe unten und Tab.3.1, August-Weibchen). Der teilweise

hohe Atresiegrad in den Ovarien der *Bombina*-Weibchen deutet darauf hin, dass Nahrungsengpässe vor bzw. während der Fortpflanzungsperiode bestanden, die zur Resorption reifer Oozyten führten, wie es auch bei anderen Vertebraten, darunter Vögeln, beobachtet wurde (Nalbandov 1976). Alternativ wäre auch denkbar, dass durch ungünstige Witterungsbedingungen mit geringen Niederschlagsmengen zu wenige Laichmöglichkeiten bestanden, so dass postvitellogene Eier resorbiert wurden. Es fragt sich, ob dieses beobachtete Fekunditätsmuster für temperate Anuren tatsächlich so ungewöhnlich ist, wie es den Anschein hat. Es ist eher zu vermuten, dass die bisher untersuchten Arten, die fast alle zu den Raniden und Bufoniden zählen und größtenteils eine zeitlich relativ begrenzte Fortpflanzungsperiode haben, eine nicht repräsentative Auswahl darstellen. Ovarielle Untersuchungen einer weiteren temperaten Discoglossidenart, *Alytes obstetricans*, die ebenfalls eine mehrmonatige Fortpflanzungsphase hat, ergaben ein ganz ähnliches Bild wie bei *Bombina variegata* (Buchholz 1989): Auch hier zeigten die Weibchen während der Fortpflanzungsperiode eine asynchrone und kontinuierliche Eientwicklung (s. Anhang B).

Amphibien besitzen wie Reptilien spezielle Fettspeicherorgane, so genannte Fettkörper, die als Energiedepot dienen und im Allgemeinen saisonalen Schwankungen unterliegen. Normalerweise sind die Fettkörper während bzw. kurz nach der Fortpflanzungsperiode am kleinsten und liegen unter 0.1% des Gesamtkörpergewichtes, während sie im Herbst vor der Winterruhe ihr Maximum mit einem Anteil von 1-4% des Körpergewichts erreichen (Jørgensen 1992). Lipidspeicher dienen im Allgemeinen der Energieversorgung während der Winterruhe und der darauf folgenden Fortpflanzungsperiode (Long 1987, Jørgensen 1992). Bei Anurenarten, deren Eientwicklung im Wesentlichen nach der Winterruhe erfolgt, wie z.B. bei *Acris crepitans*, gewährleisten die Fettdepots darüber hinaus die Lipidversorgung heranwach-

sender Oozyten (Long 1987). Dies spiegelt sich in einer inversen Korrelation zwischen ovarieller und Fettkörper-Masse im Verlauf eines Reproduktionszyklus wider (Fitzpatrick 1976, Jørgensen 1992, Long 1987), wie sie auch bei anderen Vertebraten wie Reptilien (Derickson 1976) und Fischen (Reznick und Braun 1987) gefunden wurde. Auch bei den beiden *B. variegata* - Weibchen zeigte sich ein negativer Zusammenhang zwischen ovarielltem Gewicht und Fettkörpergewicht, mit einem sehr hohen Fettkörpertrockengewichtsanteil von 15% vor Beginn der Winterruhe, der, falls die Daten für den Großteil der Weibchen der Population repräsentativ sind, zu Beginn der Laichperiode völlig erschöpft ist. Der im Literaturvergleich überdurchschnittlich hohe Fettkörpergewichtsanteil des August-Weibchens beruht im Gegensatz zu den in anderen Untersuchungen verwendeten Frischgewichtsdaten auf Trockengewichtsbestimmungen, die bei Amphibien mit stark schwankendem Wassergehalt weitaus verlässlicher sind. Ein direkter Datenvergleich ist deshalb nicht möglich. Darüber hinaus vermutet Jørgensen (1992), dass die in der Literatur angegebenen prozentualen Fettkörpergewichte in den wenigsten Fällen für die untersuchten Populationen repräsentativ und häufig zu niedrig sein dürften, da die Tiere entweder nicht sofort getötet oder aber in teilweise ungeeigneten Lösungen fixiert wurden. Die Ovarien zeigten wie erwartet ihr Maximum zu Beginn der Laichperiode und waren gegen Ende der Fortpflanzungssaison nach dem Ablaichen sämtlicher Eier gewichtsanteilmäßig fast nicht mehr nachweisbar.

Unklar ist, inwieweit *B. variegata* das vorhandene, hohe Fortpflanzungspotenzial im Einzelnen umsetzt. Dies hängt zum einen von den saisonalen Regenereignissen (s. Anhang A), höchstwahrscheinlich aber auch von den gegebenen Nahrungsbedingungen ab, wie der hohe Atresiegrad vitellogener Oozyten mehrerer Weibchen nahelegt. Nur intensive, mehrjährige Freilandstudien mit individuell markierten Tieren können klären, in welchem Umfang Weibchen versuchen, bei der Fortpflanzung das hohe Austrocknungsrisiko ihrer Nachkommen durch eine zeitliche und räumliche Risikostreuung zu

vermindern, indem sie während der Saison mehrfach ablaichen und ihre Eier während eines Laichereignisses auf mehrere Pfützen verteilen, wie es vereinzelt beobachtet wurde (Buschmann, pers. Beob.).

4 Variabilität in den Ei- und Gelegegrößen: eine weitere Möglichkeit zur Risikostreuung?

4.1 EINLEITUNG

Metamorphosegröße und Dauer der Larvalentwicklung sind entscheidende Lebenslaufvariablen im komplexen Lebenszyklus von Amphibien (s. Kap.1). Sie werden von abiotischen (z.B. Temperatur, Dauer des Laichgewässers) und biotischen Faktoren (z.B. Nahrungsverfügbarkeit, Konkurrenz, Prädatorendruck) bestimmt, aber in einigen Fällen auch von der Schlupfgröße der Kaulquappen selbst beeinflusst. Die Schlupfgröße der Kaulquappen hängt wiederum häufig von ihrer Eigröße ab. So konnte Kaplan (1985) für den kalifornischen Molch *Taricha torosa* zeigen, dass Larven, die aus größeren Eiern schlüpften, überdurchschnittlich groß waren und schneller und größer metamorphosierten als Larven aus kleineren Eiern. Während die Ei-/Schlupfgrößenkorrelation Allgemeingültigkeit zu haben scheint (Bsp. Crump 1984, Kaplan 1989, Williamson und Bull 1989, Tejedo und Reques 1992; Ausnahme: *Ambystoma talpoideum*, Walls und Altig 1986), zeigen andere Studien, dass der Schlupfgrößenvorteil zumindest unter optimalen Laborbedingungen nicht immer bis zur Metamorphose beibehalten wird (Crump 1984, Walls und Altig 1986, Petranka et al. 1987b, Berven und Chadra 1988, Tejedo und Reques 1992). Dies könnte unter suboptimalen Bedingungen, z.B. unter hohen Dichteverhältnissen oder bei knapper Nahrungsverfügbarkeit, wie sie im Freiland häufig anzutreffen sind, ganz anders aussehen, wie Berven und Chadra (1988) für *Rana sylvatica* im Labor zeigen konnten: Kaulquappen kleiner Eier metamorphosierten unter hoher Dichte im Gegensatz zu niedrigen Dichteverhältnissen später und kleiner als Kaulquappen, die aus großen Eiern stammten, und reagierten stärker auf eingeschränkte

Nahrungsverfügbarkeit. Ein weiterer Vorteil größerer Körpergröße liegt in der Räubervermeidung. Mehrere Untersuchungen haben gezeigt, dass Kaulquappen, die eine bestimmte Größe erreicht haben, kaum noch für Räuber zugänglich sind (Calef 1973, Heyer et al. 1975, Caldwell et al. 1980). Größere Kaulquappen haben den Vorteil, dass sie diesen Schwellenwert schneller erreichen. Wenn die Körpergröße an eine beschleunigte Entwicklung gekoppelt ist (z. B. Mitchell 1990), dann haben groß geschlüpfte Kaulquappen den weiteren Vorteil, dass sie austrocknende Pfützen schneller verlassen können.

Smith und Fretwell (1974) gehen davon aus, dass die Fitness der Nachkommen mit zunehmender Eigröße asymptotisch zunimmt, und die Weibchen, aufgrund ihrer begrenzten energetischen Ressourcen, einen optimalen reproduktiven "trade-off" zwischen Ei- und Gelegegröße eingehen. Andere Autoren dagegen betonen die Wichtigkeit der Variabilität der Eigrößen, die sowohl auf Individual- als auch auf Populationsebene beobachtet wird (Kaplan 1980, Crump 1981, 1984). Crump (1981) argumentiert, dass die Gelege von Arten, die in permanenten Gewässern ablaichen, eher einer stabilisierenden Selektion Richtung optimaler Eigröße unterworfen sein sollten, die sich in einer Leptokurtosis der Eigrößenverteilung mit geringer Variabilität widerspiegeln sollte. Arten dagegen, die ihre Larvalphase in temporären Gewässern verbringen und unvorhersehbaren und kurzfristig wechselnden Umweltbedingungen ausgesetzt sind, sollten eine breite Risikostreuung in der Eigrößenverteilung zeigen, die zu einer Platykurtosis, d.h. einer überproportionalen Repräsentation kleiner und großer Eigrößen führen sollte. Auch nach Kaplan und Coopers Monte-Carlo-Modell (1984) sollten Weibchen unter stark fluktuierenden Umweltbedingungen bevorzugt verschiedene Eigrößen statt einer festen Eigröße produzieren, um langfristig ihre Fitness zu erhöhen.

Demgemäß ist für *Bombina variegata* als ausgeprägtem Pfützenlaicher eine hohe Eigrößenvariabilität sowohl innerhalb als auch zwischen den Gelegen zu erwarten. In diesem Kapitel sollte das Ausmaß dieser Variabilität bestimmt werden. Des Weiteren sollte sowohl der Einfluss der Weibchengröße auf Ei- und Gelegegröße als auch der Einfluss der Eigröße auf den Schlupfzeitpunkt und die Schlupfgröße sowie die Überlebensraten der Kaulquappen untersucht werden. Im Anschluss sollte experimentell überprüft werden, inwieweit das weitere Wachstum und die Entwicklungsgeschwindigkeit der Kaulquappen unter unterschiedlich günstigen und ungünstigen Wasserbedingungen von der Schlupfgröße abhängig sind.

4.2 MATERIAL UND METHODE

Während der Fortpflanzungssaison 1994 wurden sechs und 1995 11 im Amplexus befindliche Pärchen im Kirchheimer Steinbruch abgefangen und über Nacht im Labor in Eimer gesetzt, die mit Wasser aus dem Steinbruch gefüllt und mit Zweigen zum Anheften von Laich ausgestattet waren. In 16 Fällen kam es zur Eiablage, wobei in zwei Fällen nur Einzeleier (5 bzw. 6 Eier) abgegeben wurden; diese "Gelege" wurden in der Auswertung nicht berücksichtigt. 1994 wurde ein weiteres Pärchen aus Einzeltieren gebildet, das ebenfalls ablaichte. Nach Abschluss des Laichvorgangs wurde die Gelegegröße sowie die Körpergröße (Schnauzenspitze bis Kloakenöffnung in mm) und das Körpergewicht (g) des betreffenden Weibchens bestimmt.

Da sich das Ablachen bei den Pärchen erfahrungsgemäß über mehrere Stunden hinzog, und der Laich in einzelnen Portionen abgegeben wurde, befanden sich die Eier dieser Gelegeportionen bereits zu Messbeginn in unterschiedlichen Entwicklungsstadien. Deshalb wurden die Eier der einzelnen Gelege anfänglich nach Größe (=Eidurchmesser) und Entwicklungsstadium

(Gosner 1960) sortiert, und die Größenentwicklung sämtlicher Eier bis zum Gosnerstadium 12 (späte Gastrula) gruppenabhängig verfolgt; während der anschließenden Neurulation verlieren die Eier ihre Kugelförmigkeit. Der Durchmesser der Eier wurde mit Hilfe eines Meßokulars bestimmt, dessen Messgenauigkeit 0.06 mm betrug. Da von unterschiedlichen Gelegen unterschiedliche Ausgangswerte vorliegen, wurde für Gelegevergleiche das Entwicklungsstadium G9 (mittleres Zellteilungsstadium) als gemeinsamer Bezugspunkt gewählt, das bei der Mehrzahl der Eier sämtlicher Gelege erfasst wurde. In diesem Stadium wurde der mittlere Eidurchmesser und der entsprechende Variationskoeffizient sowie die Schiefe und Kurtosis der Eigrößenverteilung für die einzelnen Gelege berechnet und auf mögliche Abweichungen von der Normalverteilung untersucht. Bei 12 der 15 Gelege wurden das Schlupfstadium und die Schlupfgröße (Körperlänge von Schnauzen- bis Schwanzspitze in mm) der Kaulquappen, bei neun der Gelege außerdem die Dauer bis zum Schlupf (in Tagen) protokolliert.

1994 wurden zusätzlich acht Teilgelege (=zusammenhängende Gelegeportionen), die aus mehr als zehn Eiern bestanden, aus dem Freiland ins Labor geholt. Hier wurden ebenfalls die Eigröße und der Variationskoeffizient im Entwicklungsstadium G9 bestimmt und die Schlupfgröße, das Schlupfstadium und die Dauer bis zum Schlupf der Kaulquappen erfasst. Sämtliche Gelege wurden bei Raumtemperatur gehalten (1994: $22.3 \pm 0.9^\circ\text{C}$, 1995: $21.7 \pm 1.7^\circ\text{C}$). Die geschlüpften Kaulquappen wurden am Fangort wieder freigesetzt.

Sämtliche Mittelwerte sind mit Standardabweichungen angegeben. Korrelationsanalysen wurden, soweit es die Skalierung und die Verteilung der Daten zuließ, nach Pearson durchgeführt. Ansonsten wurden Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman berechnet. Um den relativen Einfluss mehrerer Parameter auf die Schlupfgröße der Kaulquappen abschätzen zu können, wurde eine schrittweise multiple Korrelationsanalyse durchgeführt.

Um den Einfluss der Schlupfgröße auf die Metamorphosegröße und Larvaldauer der Kaulquappen unter unterschiedlichen Gewässersituationen zu untersuchen, wurden 1994 die frisch geschlüpften Quappen dreier Gelege, die aus den oben genannten Versuchen zur Variabilität der Ei- und Gelegegrößen stammten, in zwei Größenklassen unterteilt:

kleine Kaulquappen, mit einer Körperlänge von 7,5 - 8,0 mm und

große Kaulquappen, mit einer Körperlänge von 9,5 - 10,0 mm.

Alle Tiere befanden sich bei Versuchsansatz im Entwicklungsstadium G 23 (Gosner 1960). 40 Einzeltiere jeder Größenklasse wurden zufällig auf vier Versuchsgruppen aufgeteilt und individuell in 19 x 19 x 10 cm großen Polystyrolbehältern gehalten. Die Kaulquappen wurden ad lib. mit rein pflanzlichen Futtertabletten gefüttert; alle vier Tage erfolgte ein Wasserwechsel mit einem Wassergemisch aus abgestandenem Leitungswasser und destilliertem Wasser, das mit einer Leitfähigkeit von 150 μ S eine ähnliche Ionenkonzentration wie Pfützen im Freiland nach Regenfällen aufwies. Während des Wasserwechsels wurden die Tiere vermessen und ihr Entwicklungsstadium bestimmt. Der Versuch wurde unter natürlichen Lichtverhältnissen und bei Zimmertemperatur ($22.0 \pm 0.8^\circ\text{C}$) durchgeführt. Die vier Versuchsgruppen wurden in unterschiedlichen Wasservolumina gehalten, um unterschiedliche Umweltbedingungen zu simulieren:

Individuen der HH-Gruppe (H steht für hoher Wasserstand) wurden in einem konstanten Volumen von 750 ml Wasser aufgezogen (Wassertiefe = 4,4 cm) - dies sollte konstant günstigen Umweltbedingungen entsprechen. Individuen der NN-Gruppe (N steht für niedriger Wasserstand) wurden durchgängig in nur 250 ml Wasser gehalten (Wassertiefe = 1,5 cm) - dies sollte kontinuierlich kritische Wasserbedingungen simulieren. In den beiden experimentellen Gruppen wurden die Haltungsbedingungen während des Versuches geändert; in der HN-Gruppe wurden die Quappen von 750 ml auf 250 ml Wasservolumen, das eine beginnende Austrocknung des Gewässers signalisieren sollte, in der NH-Gruppe dagegen von 250 ml auf 750 ml Wasservolumen

umgestellt. Dies sollte einer Verbesserung der Gewässersituation entsprechen, wie man sie in natürlichen Gewässern nach Regenfällen findet.

Die Umstellung der Tiere erfolgte in der Mitte der exponentiellen Wachstumsphase nach der Hälfte der postembryonal durchlaufenen Entwicklungsstadien (Stadium G32, Beginn der Ausbildung der Hinterbeine, Gosner 1960). Die Metamorphose war erreicht, wenn bei den Tieren zumindest ein Vorderbein durchgebrochen war (Entwicklungsstadium 42, Gosner 1960). Zweimal täglich wurde kontrolliert, ob Tiere metamorphosiert hatten. Von diesen Tieren wurde die Gesamtkörperlänge (mm), das Körpergewicht (mg) und die Länge der Larvaldauer (d) bestimmt.

Die Versuchsergebnisse wurden mit Hilfe einer hierarchischen Varianzanalyse ausgewertet, wobei die Versuchsgruppen mit unterschiedlichen Wasserbedingungen der Variablen "Schlupfgröße" untergeordnet waren. Soweit die Daten nicht normalverteilt waren oder keine homogenen Varianzen aufwiesen, wurden sie log-transformiert. Daten, die sich in Bezug auf die übergeordnete Variable "Schlupfgröße" nicht unterschieden, aber signifikante Unterschiede auf der Ebene der Versuchsgruppenzugehörigkeit zeigten, wurden gemäß ihrer Gruppenzugehörigkeit zusammengefasst, so dass mit Hilfe von Scheffé-Anschlusstests ermittelt werden konnte, welche Gruppen sich im Einzelnen signifikant voneinander unterschieden.

4.3 ERGEBNISSE

4.3.1 Zusammenhänge zwischen Weibchengröße und Ei- und Gelegegrößen

Sowohl Weibchengröße als auch Weibchengewicht korrelierten mit der Eianzahl, nicht aber mit der durchschnittlichen Eigröße der Gelege, während die Kondition der Weibchen (Körpergewicht/Körperlänge) mit beiden Parametern korrelierte (Tab.4.1).

Weibchen	n	r	p
Körperlänge x Gelegegröße	15	0.58	0.02
Körpergewicht x Gelegegröße	15	0.71	0.003
Körperlänge x Eidurchmesser	15	0.13	0.65
Körpergewicht x Eidurchmesser	15	0.43	0.11
Kondition (g/mm) x Eidurchmesser	15	0.54	0.04
Kondition (g/mm) x Gelegegröße	15	0.60	0.02

Tab.4.1: Zusammenhang zwischen Körpergröße, -gewicht und Kondition der Weibchen und Ei- und Gelegegröße.

Zwischen Eigröße und Eianzahl eines Geleges bestand trendmäßig ein positiver Zusammenhang ($r=0.43$, $p=0.10$, $n=15$), der sich, wenn man die Weibchen mit überdurchschnittlicher Kondition getrennt betrachtet, noch verstärkte ($r=0.68$, $p=0.05$), während schlecht konditionierte Weibchen keinen Zusammenhang zwischen diesen beiden Parametern zeigten ($r=-0.06$, $p=0.91$, Abb.4.1). Die Eigröße hatte keinen Einfluss auf die Mortalität der Eier bis zum Schlupf der Kaulquappen ($r_s=-0.31$, $p=0.32$, $n=12$).

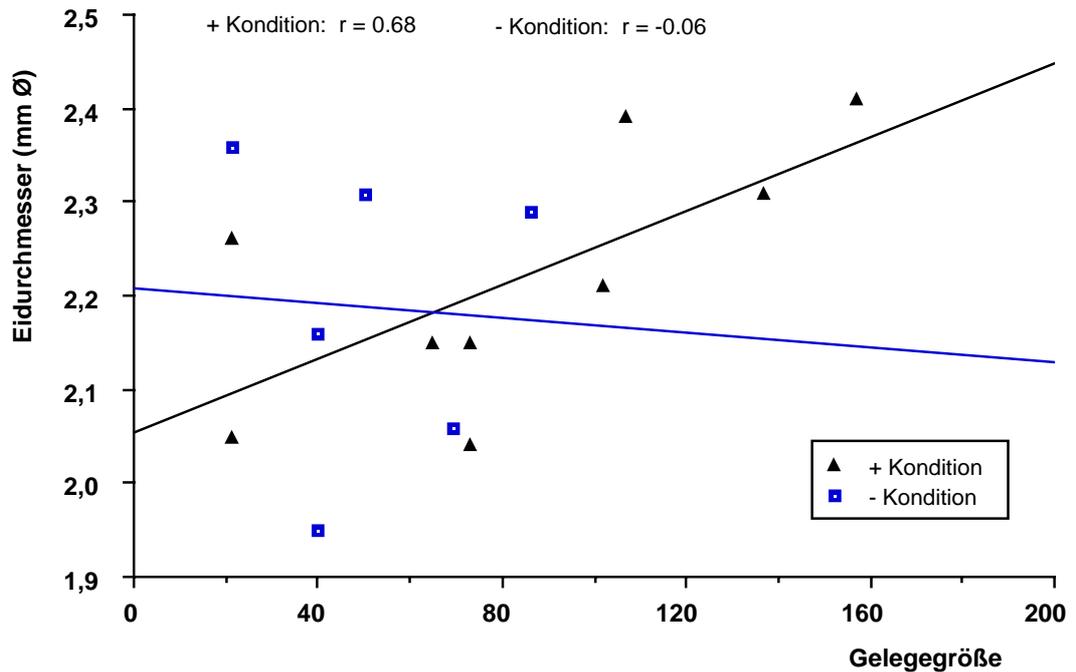


Abb.4.1: Zusammenhang zwischen Gelege- und Eigröße bei Weibchen mit über- (+) bzw. unterdurchschnittlicher (-) Kondition.

4.3.2 Variabilität der Ei- und Gelegegrößen

Es wurde eine große Variabilität in den Ei- und Gelegegrößen zwischen den einzelnen Gelegen festgestellt (Tab.4.2). Die Eianzahl der einzelnen Gelege schwankte stark zwischen 21 und 157 Eiern (Mittelwert: 71.5 ± 40.7 Eier). Der minimal gemessene Eidurchmesser lag bei 1.81 mm, der maximale bei 2.56 mm, d.h. das größte Ei hatte zum gleichen Entwicklungszeitpunkt ein fast doppelt so großes Volumen wie das kleinste Ei. Die mittleren Eidurchmesser der Gelege lagen zwischen 1.95 ± 0.09 mm und 2.41 ± 0.07 mm (Mittelwert: 2.20 ± 0.14 mm); damit hatten die Eier des Geleges mit der maximalen durchschnittlichen Eigröße das 1.9-fache Volumen der Eier des Geleges mit den kleinsten Eidurchmessern.

Laich	Anzahl der Eier	mittl. Eidurchmesser (mm)	Ø min/max	CV (%)	mittl. Eivolumen (mm ³)
1	21	2.05 ± 0.09	1.86 /2.22	0.96	4.51
2	102	2.12 ± 0.08	1.98 /2.51	0.37	4.99
3	65	2.15 ± 0.04	2.10 /2.22	0.23	5.20
I	40	2.16 ± 0.08	1.98 /2.28	0.59	5.28
II	137	2.31 ± 0.07	2.10 /2.40	0.26	6.45
III	73	2.04 ± 0.05	1.92 /2.16	0.29	4.45
A	86	2.29 ± 0.09	2.06 /2.44	0.42	6.29
D	21	2.36 ± 0.05	2.28 /2.52	0.46	6.88
E	50	2.31 ± 0.05	2.19 /2.38	0.31	6.45
P	32	2.26 ± 0.06	2.19 /2.44	0.50	6.04
F	73	2.15 ± 0.08	1.98 /2.40	0.44	5.20
G	107	2.39 ± 0.09	2.19 /2.56	0.36	7.15
H	157	2.41 ± 0.07	2.19 /2.56	0.23	7.33
K	69	2.06 ± 0.09	1.88 /2.25	0.53	4.58
L	40	1.95 ± 0.09	1.81 /2.15	0.73	3.88

Tab.4.2: Variabilität der Ei- und Gelegegrößen. CV(%)= relativer Variationskoeffizient.

4.3.3 Variabilität der Eigröße innerhalb eines Geleges

Auch hier war die Variabilität stark ausgeprägt: der Unterschied zwischen kleinstem und größtem Eidurchmesser innerhalb eines Geleges lag zwischen 0.12 bei Laich 3 und 0.53 mm bei Laich 2 (Tab.4.2); entsprechend schwankten die Volumenunterschiede zwischen kleinstem und größtem Ei zwischen 18% und 104%.

Die relativen Variationskoeffizienten für den Eidurchmesser der 15 Gelege streuten stark zwischen 0.23 und 0.96 (Tab.4.2). Sie korrelierten negativ mit dem Gewicht und der Kondition der Weibchen sowie mit der Gelegegröße und nahmen tendenziell mit zunehmender Körperlänge der Weibchen und der durchschnittlichen Eigröße der Gelege ab (Tab.4.3). Zwischen der Variabilität der Eigrößen und der Mortalität bis zum Schlupf der Kaulquappen bestand kein statistischer Zusammenhang.

CV (%) \emptyset x	n	r _s	p
Körperlänge (mm)	15	- 0.48	0.07
Körpergewicht (g)	15	- 0.75	0.001
Gelegegröße	15	- 0.69	0.004
Eigröße (\emptyset)	15	- 0.47	0.08
Kondition (g/mm)	15	- 0.72	0.002
Mortalität	12	0.16	0.63

Tab.4.3: Abhängigkeit der Variabilität der Eidurchmesser innerhalb eines Geleges (gemessen als relativer Variationskoeffizient CV) von Weibchen-größe bzw. -gewicht, Ei- und Gelegegröße. Einfluss der Variabilität auf die Mortalität der Eier bis zum Schlupf der Kaulquappen.

Die Eigrößenverteilung innerhalb der Gelege wich in acht von 15 Fällen signifikant von einer Normalverteilung ab. Die Werte für die Schiefe bzw. Kurtosis der Verteilungen ließen sich aufgrund der geringen Gelegegrößen zwar statistisch nicht überprüfen, aber eine qualitative Betrachtung ergibt, dass die Eigrößenverteilungen keinem einheitlichen Muster folgen: Fünf der Gelege neigen zur Linksschiefe und sieben zur Rechtsschiefe, während die Eier dreier Gelege annähernd symmetrisch verteilt waren. Neun Gelege zeigten eine Neigung zur Platykurtosis, sechs dagegen zur Leptokurtosis (siehe Anhang C).

4.3.4 Einfluss der Eigröße auf Schlupfgröße, Schlupfstadium und die Dauer bis zum Schlupf der Kaulquappen

Bei der Analyse auf der Ebene innerhalb der Gelege konnte nur auf Laichballen zurückgegriffen werden, die sich zu Beginn im Entwicklungsstadium G8 bzw. G9 befanden (zwischen diesen beiden Stadien zeigen die Eier nach eigenen Beobachtungen so gut wie kein Wachstum, s. a. Williamson und Bull 1988) und mehr als drei

Bull 1988) und mehr als drei Eigrößenklassen besaßen. Auch hier ergibt sich kein einheitliches Bild (Tab.4.4): nur in drei von neun Fällen korrelierte der Eidurchmesser mit der Schlupfgröße der Kaulquappen, in zwei Fällen davon negativ. Bei vier Gelegen korrelierte die Eigröße negativ mit dem Schlupfstadium, während in fünf Fällen kein Zusammenhang zwischen den beiden Variablen bestand. Die Dauer bis zum Schlupf der Kaulquappen variierte häufig so geringfügig, dass in drei Fällen keine Statistik errechnet werden konnte. Nur in einem der übrigen sechs Fälle ergab sich ein negativer Zusammenhang zwischen Schlupfstadium und Dauer bis zum Schlupf der Quappen.

Laich	Eidurchmesser (G8/G9) x		
	Schlupfgröße (mm)	Schlupfstadium	Schlupfdauer (d)
1	n.s.	n.s.	n.s.
2	$r_S=0.83$ $p=0.04$	n.s.	n.s.
A	n.s.	$r_S=-0.83$ $p=0.04$	-
D	n.s.	n.s.	n.s.
G	n.s.	$r_S=-1$	n.s.
G *	n.s.	n.s.	n.s.
L	$r_S=-0.93$ $p=0.003$	$r_S=-0.93$ $p=0.003$	$r_S=-0.85$ $p=0.02$
F	$r_S=-0.79$ $p=0.11$	$r_S=-0.98$ $p=0.005$	-
K	n.s.	n.s.	-

Tab.4.4: Zusammenhang zwischen Eidurchmesser und Schlupfgröße, Schlupfstadium bzw. Dauer bis zum Schlupf der Kaulquappen innerhalb der einzelnen Gelege. Laich G wurde anfänglich in zwei Gruppen, G8 (= G*) und G9 (= G), aufgesplittet, die bis zum Schlupf der Kaulquappen getrennt weiter verfolgt wurden.

Im Gelegevergleich zeigte sich dagegen, dass die Schlupfgröße der Kaulquappen sowohl von der Eigröße (Abb.4.2) als auch, wenn auch in weitaus geringerem Maße, von dem Schlupfstadium, nicht aber von der Entwicklungsdauer bis zum Schlupf abhängt (Tab.4.5).

	step in/out	multiples R	beta in	F-Werte	p
Eigröße (mm ø)	1	0.905	0.623	31.84	0.002
Schlupfstadium	2	0.973	0.370	14.45	0.01
Schlupfdauer (d)	3	0.983	0.251	2.67	0.16

Tab.4.5: Die multiple, schrittweise Korrelationsanalyse zeigt den Einfluss sowohl der Eigröße als auch des Schlupfstadiums und der Dauer bis zum Schlupf der Quappen auf die Schlupfgröße der Kaulquappen.

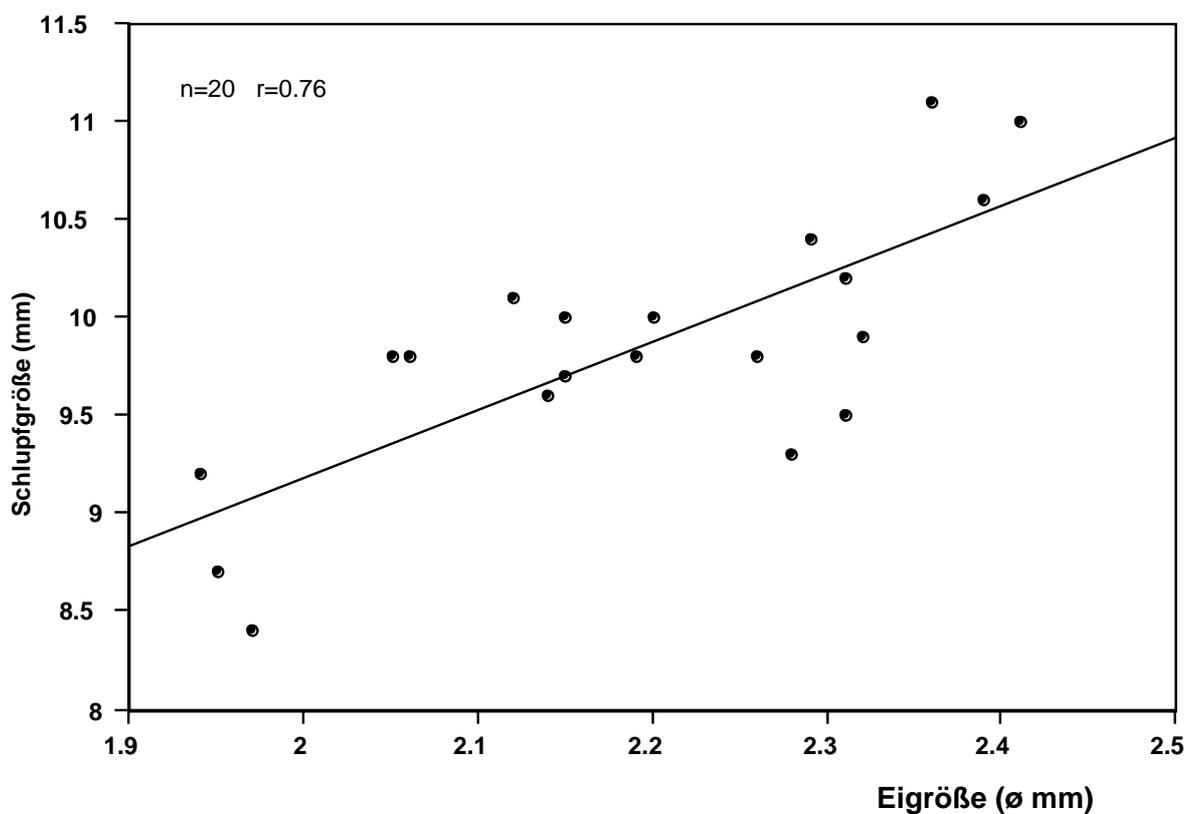


Abb.4.2: Zusammenhang zwischen Ei- und Schlupfgröße der Kaulquappen.

4.3.5 Einfluss der Schlupfgröße auf Metamorphosegröße und Larvaldauer der Kaulquappen

Bereits im Entwicklungsstadium G32 ließen sich keine Größen- ("große Kaulquappen": 25.38 ± 0.26 mm, $n=36$, "kleine Kaulquappen": 25.39 ± 0.27 mm, $n=38$,) bzw. Gewichtsunterschiede ("große KQ": 294 ± 17 mg, "kleine KQ":

KQ": 292 ± 13 mg) mehr zwischen den ursprünglich großen und kleinen Kaulquappen nachweisen (Tab.4.6). Die ursprünglich großen Kaulquappen erreichten allerdings dieses mittlere Entwicklungsstadium mit 12.1 ± 0.1 Tagen signifikant schneller als die ursprünglich kleinen Kaulquappen nach 12.6 ± 0.4 Tagen (Tab.4.6, Abb.4.3).

	Effect	df/ Effect	MS/ Effect	df/ Error	MS/ Error	F-Wert	p
Körperlänge G 32	Größe	1	0.0019	66	1.7661	0.0023	n.s.
	H ₂ O-Level	6	0.8454	66	1.7661	0.4787	n.s.
Körpergewicht G 32	Größe	1	159.43	66	2241.3	0.0592	n.s.
	H ₂ O-Level	6	2689.7	66	2241.3	1.2000	n.s.
Larvaldauer bis G 32	Größe	1	6.1044	66	1.9862	5.8959	<0.05
	H ₂ O-Level	6	1.0354	66	1.9862	0.5212	n.s.

Tab.4.6: Vergleich der Körperlänge, des Körpergewichts und der Entwicklungsdauer der Kaulquappen im mittleren Entwicklungsstadium G 32 mit Hilfe hierarchischer Varianzanalysen, die sowohl die Ursprungsgröße als auch die Wasserstandsgruppe der Kaulquappen berücksichtigen.

Dieser Vorsprung in der Entwicklungsgeschwindigkeit der ursprünglich großen Kaulquappen wurde bis zur Metamorphose beibehalten ("große KQ": 27.6 ± 0.6 Tage, n=32, "kleine KQ": 28.9 ± 0.8 Tage, n=36; Tab.4.7); sie zeigten aber auch während der Metamorphose keine Größen- ("große KQ": 38.8 ± 2.1 mm, "kleine KQ": 39.3 ± 1.6 mm) oder Gewichtsunterschiede ("große KQ": 686 ± 91 mg, "kleine KQ": 703 ± 55 mg; Tab.4.7) oder unterschiedliche Mortalitätsraten (U-Test, $z=-1.24$, $p=0.22$).

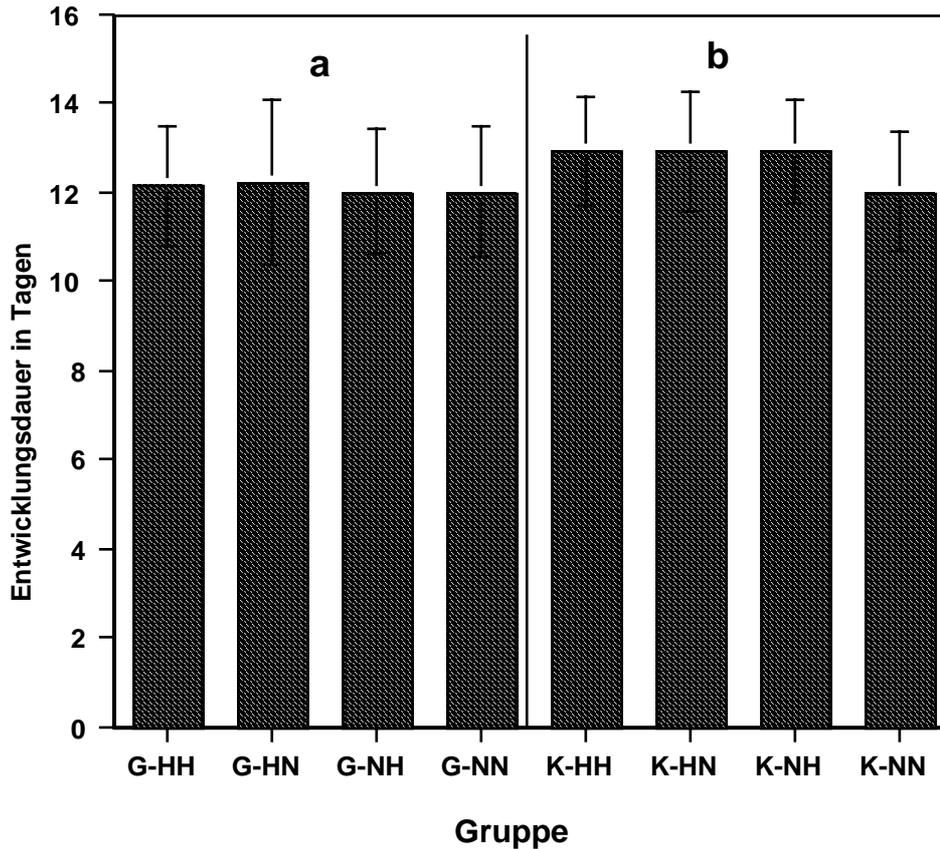


Abb.4.3: Mittlere Entwicklungsdauer (\pm SD) der Kaulquappen der acht Versuchsgruppen bis zum mittleren Entwicklungsstadium G32.

G=ursprünglich große Quappen, K=ursprünglich kleine Quappen.

	Effect	df/Effect	MS/Effect	df/Error	MS/Error	F-Wert	p
Körperlänge G 42	Größe	1	5.5326	60	3.5634	0.147	n.s.
	H ₂ O-Level	6	37.666	60	3.5634	10.570	<0.0001
Körpergewicht G 42	Größe	1	8913.7	60	6174.7	0.148	n.s.
	H ₂ O-Level	6	60258.0	60	6174.7	9.7588	<0.0001
Larvaldauer bis G 42	Größe	1	0.0088	60	0.0009	7.123	<0.02
	H ₂ O-Level	6	0.0012	60	0.0009	1.345	n.s.

Tab.4.7: Vergleich der Körperlänge, des Körpergewichts und der Entwicklungsdauer der Kaulquappen zum Zeitpunkt der Metamorphose mit Hilfe hierarchischer Varianzanalysen, die sowohl die Ursprungsgröße als auch die Wasserstandsgruppe der Kaulquappen berücksichtigen.

Im Entwicklungsstadium G32 zeigten sich auch zwischen den Gruppen mit unterschiedlichen Wasserbedingungen keine signifikanten Unterschiede in der Körperlänge, dem Körpergewicht oder der Entwicklungsdauer (Tab.4.6).

Dagegen metamorphosierten Kaulquappen unter konstant günstigen (40.5 ± 1.6 mm, 754 ± 81 mg, $n=16$) und verbesserten Wasserstandsbedingungen (40.9 ± 1.6 mm, 766 ± 78 mg, $n=19$) wesentlich größer und schwerer als Kaulquappen, die unter konstant kritischen (37.9 ± 2.2 mm, 646 ± 88 mg, $n=17$) oder sich verschlechternden Bedingungen (36.7 ± 2.2 mm, 605 ± 74 mg, $n=16$) aufwuchsen (Tab.4.7, Abb.4.4, Abb.4.5).

In der Länge der Larvaldauer unterschieden sich die Tiere der einzelnen Gruppen jedoch zum Metamorphosezeitpunkt nicht (Tab.4.7).

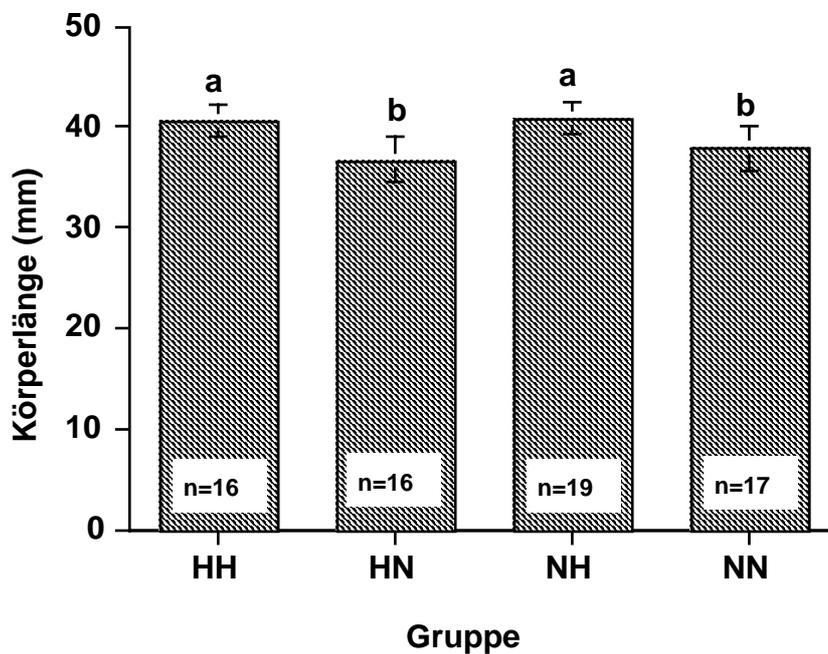


Abb.4.4: Mittlere Körperlänge (\pm SD) der Kaulquappen der vier Wasserstandsgruppen während der Metamorphose.

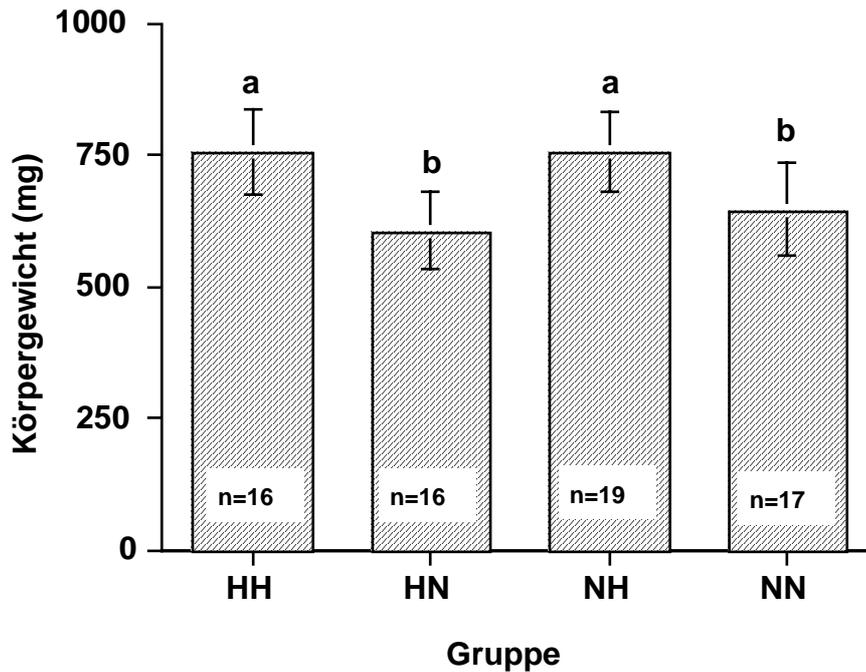


Abb.4.5: Mittleres Metamorphosegewicht (\pm SD) der Kaulquappen der vier Wasserstandsgruppen.

4.4 DISKUSSION

Neben Abwägungen, die den Reproduktionsaufwand, d.h. die Verteilung der zeitlich und energetisch begrenzten Ressourcen eines Weibchens auf Wachstum, Selbsterhaltung und Fortpflanzung betreffen, wird die Gelegegröße von einem weiteren "trade-off", der Abwägung zwischen der Größe und Anzahl der Nachkommen, beeinflusst (Lessels 1991). Lack (1947) ging als erster, wie Vertreter aller späteren Optimalitätsmodelle, davon aus, dass die Mortalitätsrate eines Nachkommen mit zunehmender Gelegegröße steigt, und postulierte, dass es für Vögel eine optimale Gelegegröße geben sollte. Smith und Fretwell (1974) erstellten das erste quantitative Modell einer optimalen Ressourcenallokation zwischen Ei- und Gelegegröße, Grundlage aller weiteren Allokationsmodelle, die sich mit Investitionen in Nachkommen beschäftigen (Bsp. Parker und Begon 1986, McGinley 1989).

Studien, die sich mit dem oben genannten "trade-off" befassten, lieferten allerdings widersprüchliche Ergebnisse (Lessels 1991, Bernado 1996). Das große Problem solcher Untersuchungen liegt darin, dass qualitative Unterschiede der Individuen einen vorhandenen "trade-off" überlagern können bzw. unterschiedliche Umweltbedingungen sich unterschiedlich darauf auswirken können. So fanden beispielsweise Semenchenko (1989) und Ebert (1993) für zwei verschiedene Cladocerenarten einen negativen "trade-off" zwischen Ei- und Gelegegröße unter eingeschränkten Nahrungsbedingungen, nicht aber bei reichlicher Futtermittellversorgung. Van Noordwijk und de Jong (1986) konnten in ihrem Modell zeigen, dass individuelle Unterschiede in der Ressourcenausstattung häufig zu einer positiven statt der erwarteten negativen Korrelation zweier Lebenslaufvariablen führen, wie vielfach belegt ist (Bell und Koufopanou 1986, Patridge 1989). Auch bei *Bombina variegata* zeigte sich, wie bei *Hyla gratiosa* (Travis 1983) und *Bufo calamita* (Tejedo 1992), dass mit zunehmender Gelegegröße zumindest trendmäßig auch größere Eier produziert werden, während nach Korrektur für Weibchengröße sowohl bei *Bombina variegata* ($r=-0.35$, $p=0.20$) als auch bei *Bufo calamita* kein derartiger Zusammenhang mehr gefunden werden konnte. Wie sich herausstellte, spielt bei Investitionen in die Eigröße nicht die Größe, sondern die Kondition der Weibchen eine entscheidende Rolle: mit zunehmender Größe und steigendem Gewicht der Weibchen nahm zwar die Fekundität, nicht aber die Eigröße zu, während konditionell besser ausgestattete Weibchen vermehrt in beide Parameter investierten (Abb.4.1, Tab.4.1). Zu dem gleichen Ergebnis kam Kaplan (1987) für die nah verwandte Art *Bombina orientalis*. Das hieße, dass es sich Weibchen mit überdurchschnittlicher Kondition leisten können, in beide Fitnessparameter zu investieren, während schlecht konditionierte Weibchen nach van Noordwijk und de Jong (1986) einen "trade-off" zwischen beiden Parametern zugunsten einer möglichst hohen Fekundität eingehen müssen.

Alternativ gibt es Überlegungen, die zeigen, dass unter stark fluktuierenden bzw. nicht vorhersehbaren Umweltbedingungen, wie sie für temporären Gewässer typisch sind, nicht eine feste Eigröße, sondern eine hohe Variabilität der Eigrößen von selektivem Vorteil sein kann (Crump 1984, Kaplan und Cooper 1984). Bei *Bombina variegata* war in den vorliegenden Untersuchungen eine enorme Eigrößenvariabilität innerhalb, und mehr noch, zwischen den Gelegen zu beobachten. Mittlere Eidurchmesser zeigten Unterschiede von über 40%, dementsprechend variierten die Eivolumenta um über 180% zwischen einzelnen Gelegen. Ähnlich hohe Werte wurden auch in einer polnischen Population von *B. variegata* (Rafinska 1991), bei *B. orientalis* (Kaplan und King 1997) sowie bei anderen Amphibienarten temporärer Gewässer (Kaplan 1980, Crump 1984, Williamson und Bull 1988, Tejedo und Reques 1992) gefunden. Vergleichbare Daten für Arten, die in permanenten Gewässern ablaichen, liegen kaum vor. Rafinskas (1981) Untersuchung an den beiden Schwesternarten *B. bombina* und *B. variegata* ergab erwartungsgemäß, dass die Eigrößenvariabilität der permanenten Gewässerart *B. bombina* signifikant geringer als bei *B. variegata* war. Dagegen fand Crump (1981) keinen signifikanten Unterschied in der Eigrößenvariabilität mehrerer tropischer *Hyla*-Arten, die unterschiedlich ausdauernde Laichhabitats nutzen. Untersuchungen an weiteren Arten ausdauernder Gewässer sind dringend notwendig, um zu klären, ob ein Zusammenhang zwischen Laichgewässertyp und Eigrößenvariabilität besteht.

Die Eigrößenverteilungen der Gelege zeigten keinen einheitlichen Trend zur Platykurtosis, wie Crump (1984) für Pfützenlaicher forderte. Doch auch Crump (1981, 1984) konnte nur in einer von zwei Untersuchungen eine platykurtotische Eigrößenverteilung nachweisen. Während Crump (1984) bei *Hyla crucifer* keinen Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der Variabilität der Eigrößen und der Weibchengröße bzw. der mittleren Eigröße (s.a. Teje-

do und Reques 1992) finden konnte, nahm bei *B. variegata* die Variabilität mit zunehmendem Körpergewicht bzw. steigender Kondition der Weibchen und tendenziell mit zunehmender mittlerer Eigröße ab, ein Hinweis, dass die größere mittlere Eigröße, die sich besser konditionierte Weibchen ohne Verlust einer höheren Fekundität leisten konnten, möglicherweise eine breitere Risikostreuung kompensierte. Kaplan und King (1997) kamen in einer mehrjährigen Studie an drei Freilandpopulationen von *B. orientalis* zu dem Ergebnis, dass zwar innerhalb der Jahre kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Eigrößenvariabilität der Gelege und des Gewichts der Weibchen und nur in einzelnen Jahren eine Korrelation zwischen Eigröße und Weibchengewicht bestand, aber statistisch über die Jahre ein deutlich positiver Zusammenhang zwischen Weibchengewicht und Eigröße ($r=0.63$), sowie ein signifikant negativer Zusammenhang zwischen Weibchengewicht und Eigrößenvariabilität ($r=-0.76$) existierte. Wenn die schwankende mittlere Körpermasse der Weibchen einer Population ihre jährliche Kondition widerspiegelt, hieße das auch hier, dass Weibchen in günstigeren Jahren dank besserer Kondition größere Eier mit geringerer Variabilität produzieren.

Während die Vorteile einer höheren Fekundität unmittelbar auf der Hand liegen, gibt es für den Fitnessvorteil größerer Eier bzw. Nachkommen, obwohl intuitiv einleuchtend und eine wichtige Voraussetzung für die oben genannten Optimalitätsmodelle, empirisch nur sehr widersprüchliche Daten. Laborstudien an Insekten und Freilandstudien an Vögeln haben zwar gezeigt, dass Nachkommen größerer Gelege höhere Mortalitätsraten, eine verlängerte Entwicklung und/oder eine geringere Adultgröße aufweisen (Übersicht, s. Lessels 1991). Dabei handelt es sich jedoch im Wesentlichen um reine Dichteeffekte. Weniger gut belegt ist jedoch, dass eine größere Ei- bzw. Nachkommengröße per se von selektivem Vorteil ist (Übersicht, s. Bernardo 1996). Bei *B. variegata* konnte unter den gegebenen Versuchsbedingungen kein Einfluss der Eigröße auf die Mortalität bis zum Schlupf bzw. bis

zur Metamorphose der Kaulquappen gefunden werden. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Crump (1984) für *Hyla crucifer* und Tejedo und Reques (1992) für *Bufo calamita* in ihren Laboruntersuchungen, während Travis und Trexler (1986) in einem Freilandexperiment mit *Bufo terrestris* zeigen konnten, dass anfänglich kleine Kaulquappen eine, besonders unter stressreichen abiotischen Umweltbedingungen, stark erhöhte Mortalität aufwiesen. Hier war allerdings die ursprüngliche Eigröße nicht bekannt, und die Ausgangsgröße der Kaulquappen wurde durch unterschiedliche Futterzugaben experimentell manipuliert. Hutchings (1991) fand jedoch für die Saiblingsart *Salvelinus fontinalis* ebenfalls, dass Jungfische, die größeren Eiern entstammten, unter eingeschränkten Futterbedingungen wesentlich geringere Mortalitätsraten als Jungfische aus kleineren Eiern aufwiesen. Des Weiteren hatte die Eigröße bei *Bombina variegata* auch keinen Einfluss auf die embryonale Entwicklungsdauer bis zum Schlupf der Kaulquappen. Dieser Befund deckt sich mit der Mehrzahl der Ergebnisse anderer Studien an Amphibien (Kaplan 1980, Crump 1984, Licht und Bogart 1987, Williamson und Bull 1989) und Fischen (Marsh 1986).

Die Eigröße kann nur einen Einfluss auf das Wachstum und die Entwicklung der Kaulquappen haben, wenn sie mit der Schlupfgröße der Kaulquappen korreliert ist, was bei Amphibien in der Regel der Fall ist (Kaplan 1985, Wallis und Altig 1986, Williamson und Bull 1989, Tejedo und Reques 1992); auch bei Fischen korrelieren Ei- und Schlupfgröße der Jungfische häufig (Chambers und Leggett 1996, Hutchings 1991). Anders als bei Crump (1984) und Williamson und Bull (1989) ergab sich für *Bombina variegata* innerhalb einzelner Gelege kein Zusammenhang zwischen Ei- und Schlupfgröße der Kaulquappen (Tab.4.4), während auf Gelegeebene beide Parameter wie erwartet miteinander korreliert waren (Abb.4.2). Im Gegensatz zu Kaplan (1985), der für den Molch *Taricha torosa* zeigen konnte, dass der Schlupfgrößenvorteil während der Larvalphase noch ausgebaut wurde und sowohl

zu einer verkürzten Entwicklungsdauer als auch zu einer größeren Metamorphosegröße führte, wirkte sich der Schlupfgrößenvorteil bei *Bombina variegata* ähnlich wie bei *Bufo woodhousei* (Mitchell 1990) nur auf die Länge der Entwicklungsdauer aus: Kaulquappen großer Eier hatten unabhängig von der Gewässersituation einen signifikanten Entwicklungsvorsprung von durchschnittlich etwas mehr als einem Tag bei der Metamorphose. Im Wachstum zeigten ehemals "kleine" Kaulquappen dagegen bereits in den frühen Stadien der Larvalentwicklung wesentlich höhere Wachstumsraten, so dass sie schon nach der Hälfte der Entwicklung die ursprünglich "großen" Kaulquappen in der Körperlänge und im Körpergewicht eingeholt hatten.

Crump (1984) fand für *Hyla crucifer* weder Unterschiede in den Metamorphosegrößen noch in der Entwicklungsdauer ehemals "kleiner" und "großer" Kaulquappen, ein Ergebnis, das sie auf die durchgängig günstigen Laborbedingungen zurückführte. Jedoch zeigten *Bufo calamita* - Kaulquappen kleiner und großer Eier auch unter unterschiedlichen Dichtebedingungen keine Unterschiede in den Metamorphosegrößen (Tejedo und Reques 1992), während die Eigröße bei *Rana sylvatica* - Quappen je nach Dichte- und Futterkombination von unterschiedlichem Vorteil war (Berven und Chadra 1988): unter günstigen Futter- und Dichtebedingungen metamorphosierten Kaulquappen kleiner Eier größer als Kaulquappen großer Eier, allerdings nach einer längeren Entwicklungszeit. Unter ungünstigen Bedingungen dagegen metamorphosierten Kaulquappen großer Eier sowohl größer als auch schneller als Kaulquappen kleiner Eier. Unter bestimmten Dichte- und Futterkombinationen war keine der beiden Eigrößen von Vorteil. Zu ähnlichen Resultaten kamen Parichy und Kaplan (1992) bei ihrer Untersuchung an *Bombina orientalis*: eine größere Ei- bzw. Schlupfgröße der Kaulquappen führte unter Stressbedingungen (Nahrungsmangel in Konkurrenzsituation) zu einer verkürzten Larvaldauer bei gleichzeitig größerer Metamorphosegröße, während unter ad lib. Bedingungen keine Unterschiede zwischen den Kaul-

quappen unterschiedlicher Eigrößen gefunden werden konnten. Die gleiche Art zeigte in Abhängigkeit von der herrschenden Wassertemperatur unterschiedliche Fitnessvorteile kleiner und großer Eier: Kaulquappen großer Eier schwammen unter warmen Verhältnissen langsamer als Kaulquappen kleinerer Eier und wurden leichter von Prädatoren gefangen, umgekehrt waren sie bei kalten Temperaturen schneller und weniger gefährdet als Kaulquappen kleinerer Eier (Parichy und Kaplan 1995). Die Ergebnisse dieser Studien bestätigen, dass die Fitness einzelner Eigrößen stark umweltabhängig sein und eine Risikostreuung der Eigrößen von Vorteil sein kann.

Die eigenen Ergebnisse zeigten, dass Quappen aus großen Eiern unter zunehmenden Austrocknungsbedingungen einen Entwicklungsvorsprung haben, der unter Umständen über Leben oder Tod entscheiden kann. Dagegen bringen hohe Investitionen in überdurchschnittlich große Eier unter günstigen Gewässerbedingungen keine Vorteile, es sei denn, dass die erhöhten Wachstumsraten der Quappen kleiner Eier während der ersten Entwicklungshälfte auf erhöhte Aktivitätsraten mit gesteigerter Nahrungsaufnahme zurückgehen, und die Quappen dadurch einem höheren Räuberdruck ausgesetzt sind. Bei geringem Räuberdruck greift unter günstigen Gewässerbedingungen die Strategie schlechter konditionierter Weibchen, überwiegend kleinere Eier zu produzieren und stärker in eine höhere Fekundität zu investieren. Die hohe Variabilität der Eigrößen könnte sich alternativ auch dadurch erklären, dass *B. variegata*-Weibchen, die kurzfristig nach unvorhersehbaren, starken Regengüssen ablaichen, sämtliche zur Verfügung stehenden Eier abgeben. Da *Bombina variegata* während der Fortpflanzungssaison eine fortlaufende Oogenese zeigt (s. Kap.3, Abb.3.1+3.2), würde dies bedeuten, dass neben voll ausgewachsenen Eiern mit hohem Dotteranteil auch kleinere Eier, in denen gerade ausreichend Dotter für die weitere Entwicklung eingelagert wurde, abgelacht werden, um so die Fekundität zu steigern. Besser konditionierte Weibchen können schneller die nötigen Ressourcen₄₇ für ein neues Gelege assimilieren

für ein neues Gelege assimilieren (Buschmann 2002) und wahrscheinlich in der zur Verfügung stehenden Zeit einen höheren Ressourcenanteil in eine größere Anzahl von Eiern und gleichzeitig in eine bessere Ausstattung der einzelnen Eier investieren, was im Vergleich zu schlechter konditionierten Weibchen zu einer geringeren Streuung der Eigrößen führen würde. Dagegen spricht allerdings, dass bei Weibchen auch nach der Eiablage noch postvitellogene Eier in den Ovarien zu finden sind (Kap.3).

Daneben erfolgt eine räumliche Risikostreuung, indem Weibchen ihre Eier, die in kleinen Portionen abgegeben werden, sowohl innerhalb der Pfützen (eigene Beobachtung) als auch auf verschiedene Pfützen verteilen (Buschmann, mdl. Mittlg.), wie es auch für *Hoplobatrachus occipitalis* beobachtet wurde (Spieler und Linsenmair 1997), so dass die Eier und die daraus resultierenden Kaulquappen einem unterschiedlichen Räuber-, Dichte- und Austrocknungsrisiko ausgesetzt sind.

Im Gegensatz zur Schlupfgröße hatten die Versuchsbedingungen, die unterschiedlich günstige und ungünstige Gewässersituationen simulierten, einen starken Einfluss auf das Wachstum der Tiere: die Kaulquappen metamorphosierten unter konstant günstigen bzw. verbesserten Bedingungen signifikant größer und schwerer als Kaulquappen unter konstant kritischen bzw. verschlechterten Bedingungen (Abb.4.4, Abb.4.5), zeigten aber keine Unterschiede in der Entwicklungszeit bis zur Metamorphose, wie man es bei einem adaptiven „trade-off“ zwischen Wachstum und Entwicklung erwarten würde. Offensichtlich litten die Kaulquappen unter ungünstigen Bedingungen unter physiologischem Stress (u.a. durch erhöhte Ionenkonzentrationen, s. Kap.7), der sich zwar negativ auf das Wachstum, nicht aber auf die Entwicklung auswirkte. Die frühe Fixierung der Entwicklungsrate dürfte auf die vergleichsweise hohe Entwicklungsgeschwindigkeit (s. Abb.7.12) zurückzuführen sein, die Allokationsverschiebungen erschwert (Bsp. Newman 1998; ausführliche Diskussion s. Kap.6.4 + 7.4).

5 Austrocknungsrisiko: wie flexibel reagieren Kaulquappen einer temporären und einer permanenten Gewässerart?

5.1 EINLEITUNG

Amphibien zeichnen sich wie holometabole Insekten und zahlreiche Crustaceen durch einen komplexen Lebenszyklus aus, der durch eine Metamorphose gekennzeichnet ist. Diese Umbauphase vom larvalen zum adulten Körperbauplan der Tiere geht mit enormen physiologischen, morphologischen sowie Verhaltensveränderungen einher. Anurenlarven z.B. ernähren sich vorwiegend herbivor und leben in einem aquatischen Milieu, während die Adulttiere rein carnivor sind und im Normalfall an Land leben.

Die Metamorphosegröße und der Metamorphosezeitpunkt stellen wesentliche Lebenslaufvariablen der Amphibien dar (Wilbur und Collins 1973, Werner 1986, Ludwig und Rowe 1990, Rowe und Ludwig 1991). Langzeitstudien haben gezeigt, dass eine überdurchschnittliche Metamorphosegröße zu einer erhöhten Überlebenswahrscheinlichkeit der Juveniltiere (Martof 1956, Berven 1990), zu einem früheren Erreichen der Geschlechtsreife (Smith 1987, Semlitsch et al. 1988, Berven 1990) und zu einem Beibehalten des Größenvorsprungs bei der sexuellen Reife der Tiere führt (Smith 1987, Semlitsch et al. 1988a, Berven 1990). Der Metamorphosezeitpunkt spielt besonders bei Arten, die in temporären Gewässern von unvorhersehbarer Dauer aufwachsen, eine kritische Rolle (Petranka und Sih 1987, Newman 1988a, 1988b): unter günstigen Bedingungen, d.h. wenn es häufiger regnet, und die Pfützen immer wieder aufgefüllt werden, sollten Amphibienlarven im Gewässer verbleiben, bis sie eine möglichst große, im Sinne von Wilbur und Collins (1973) 'optimale' Körpergröße erreicht haben, während sie unter ungünstigen Bedingungen, die eine zunehmende Austrocknung des Gewässers signalisieren, möglichst schnell die Metamorphose einleiten sollten, sobald eine minimale Körpergröße, die ein Überleben an

Land erlaubt, erreicht ist. Das bedeutet, dass Amphibienlarven in temporären Gewässern, je nach den herrschenden Wetterbedingungen, gegensätzlichen Selektionsdrücken ausgesetzt sind. Flexible Reaktionen auf Umweltveränderungen wären hier von selektivem Vorteil gegenüber starren Entwicklungs- und Wachstumsstrategien.

Wilbur und Collins (1973) haben als erste ein ökologisches Metamorphosemodell für Anurenlarven entwickelt. Sie gehen in ihrem adaptiven Plastizitätsmodell davon aus, dass Kaulquappen, sobald sie eine bestimmte minimale Körpergröße erreicht haben, mit einem adaptiven 'trade-off' zwischen Wachstum und Entwicklung flexibel auf die herrschenden Umweltbedingungen reagieren können. Die laufende Wachstumsrate dient als Entscheidungsmaß: liegt sie unter einem bestimmten Schwellenwert, wird die Entwicklung beschleunigt und die Metamorphose möglichst schnell eingeleitet, liegt sie darüber, wird die Metamorphose dagegen solange hinausgezögert, bis die Quappen ihre artspezifische optimale Metamorphosegröße erreicht haben. Mehrere experimentelle Untersuchungen scheinen das Modell zu bestätigen (Wilbur 1987, Newman 1988b, Alford und Harris 1988, Crump 1989). Für Bewohner temporärer und permanenter Gewässer machen Wilbur und Collins folgende allgemeine Aussagen: Quappen, die in Gewässern ohne Austrocknungsgefahr leben, sollten grundsätzlich eine 'optimale' Metamorphosegröße anstreben, d.h. mit relativ einheitlicher Größe an Land gehen und dafür, in Abhängigkeit der herrschenden Bedingungen, eine hohe Variabilität in der Entwicklungsdauer zeigen. Quappen temporärer Gewässer dagegen, die einem unvorhersehbaren Austrocknungsrisiko ausgesetzt sind, sollten unmittelbar auf unterschiedliche Wachstumsbedingungen reagieren, d.h. in unterschiedlich günstigen Situationen sowohl eine hohe Variabilität in der Entwicklungszeit als auch der Metamorphosegröße zeigen. Verschiedene Freilandexperimente an aquatischen Insekten und Amphibien unterstützen das Modell: Fischer (1967) beobachtete bei Libellenlarven (*Lestes sponsa*) und Chodorowski (1969) bei Mückenlarven (*Aedes communis*), dass sie bei zunehmender Austrocknung der Pfützen ihre Entwicklung beschleunigten, nach Regenfällen dagegen verlangsamten. Newman (1988b, 1989) zeigte, dass

Scaphiopus couchii - Quappen Pfützen mit abnehmendem Wasservolumen signifikant schneller und kleiner verlassen als Pfützen mit konstantem Volumen. Ähnliches fanden Semlitsch und Wilbur (1988b) bei Salamanderlarven der Art *Ambystoma talpoideum*, Wilbur (1987) für *Bufo americanus* - Quappen und Loman (1999) für *Rana temporaria* - Larven. Diese Ergebnisse könnten allerdings auch allein physiologisch bedingt sein, da sich flachere Pfützen stärker aufheizen, und erhöhte Temperaturen die Entwicklung beschleunigen. Verschiedene Laborexperimente, in denen Temperaturunterschiede keine Rolle spielten, kamen aber zu ähnlichen Resultaten. Die Untersuchungen von Laurila und Kujasalo (1999) an *Rana temporaria* und von Spieler (1999) an *Bufo maculatus* zeigen, dass Quappen beider Arten auf abnehmende Wasservolumina mit einer beschleunigten Entwicklung und entsprechend kleinerer Metamorphosegröße reagierten. Denvers (1998) umfangreiche Untersuchungen an *Scaphiopus hammondi* - Quappen, einer Art, die an extrem kurzlebige Gewässer in semiariden Gebieten angepasst ist, ergaben sogar, dass die Quappen während der gesamten zweiten Entwicklungshälfte adaptiv auf abnehmende Wasservolumina reagieren.

Travis (1984) Metamorphosemodell steht im Gegensatz zu Wilbur und Collins plastischem Entwicklungsmodell. Es geht davon aus, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit der Kaulquappen rein physiologischen Zwängen unterworfen ist, und die früh nach dem Schlupf der Kaulquappen herrschenden Bedingungen die weitere Entwicklungsgeschwindigkeit determinieren. Unter günstigen Ausgangsbedingungen (z.B. reichliches Futterangebot zu Beginn der Larvalzeit) erfolgt eine schnelle Entwicklung, unter ungünstigen Bedingungen dagegen (=Futterknappheit) eine stark verlangsamte Entwicklung, unabhängig davon, ob sich die Bedingungen im Laufe der Larvalzeit verändern. Das bedeutet, dass Kaulquappen mit gleichen Ausgangsbedingungen, die während der weiteren Entwicklung unterschiedlichen Umweltbedingungen (z.B. in der Nahrungsverfügbarkeit) ausgesetzt sind, lediglich unterschiedliche Wachstumsraten, aber dennoch die gleiche Entwicklungsdauer zeigen sollten. In Laboruntersuchungen zeigten *Hyla gratiosa*- und *Hyla cinerea*- Quappen (Leips und Travis 1994)

eine wesentlich spätere Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit als im ursprünglichen Modell postuliert. Auf diese Ergebnisse gestützt modifizierten Leips und Travis (1994) das eben beschriebene Metamorphosemodell und formulierten in Anlehnung an Perrin und Siblys Modell der 'dynamischen Energieallokation' (1993) das 'dynamische Ressourcenallokationsmodell': es besagt, dass Umweltveränderungen während der ersten Entwicklungshälfte hauptsächlich die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflussen. Ungefähr mit Beginn der Prometamorphose (Beginn der Ausdifferenzierung der Zehen) setzt dann eine Fixierung in der Entwicklungsrate ein; spätere Veränderungen wirken sich nur noch auf das Wachstum der Tiere aus. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Audo et al. (1995) für *Hyla chrysoscelis* - und Hensley (1993) für *Pseudacris crucifer* - Quappen. Auch Versuche von Beachy et al. (1999) mit *Hyla versicolor* - Quappen scheinen dies zu bestätigen, allerdings setzte bei den Quappen bereits eine Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit während der Prämetamorphose (Gosner-Stadium G34) ein. Verschiedene Untersuchungen an Arten anderer Tiergruppen unterstützen ebenfalls das Ressourcenallokationsmodell von Leips und Travis: Futterkonzentrationsveränderungen während früher Entwicklungsstadien führten bei den Naupliarlarven der Süßwassercrustaceae *Mesocyclops edax* zu variablen Entwicklungszeiten, während nach ca. 60% der Entwicklung eine Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit (vorletztes Häutungsstadium) erfolgte (Twombly 1996). Allerdings trat zum gleichen Zeitpunkt auch eine Fixierung der Wachstumsrate ein, anders als von Leips und Travis postuliert. Flanagan et al. (2000) beobachteten bei der Heuschreckenart *Romalea microptera* eine Fixierung der Entwicklungsrate zu Beginn des letzten Häutungsstadiums. Ähnliches fand Reznick (1990) bei der Fischart *Poecilia reticulata*: männliche Jungfische investierten je nach Lage der Futtermittellieferung vermehrt in Entwicklung oder Wachstum und konnten somit auch den Zeitpunkt bestimmen, zu dem die Geschlechtsreife initiiert wurde. Danach lief bis zum Erreichen der vollständigen Geschlechtsreife ein festes Entwicklungsprogramm ab, das durch weitere Veränderungen der Futterkonzentrationen nicht mehr beeinflusst wurde.

In dem folgenden Laborversuch sollte getestet werden, inwieweit Kaulquappen, die in temporären bzw. permanenten Gewässern leben, in der Lage sind, adaptiv auf eine beginnende Austrocknung ihres Laichgewässers zu reagieren und ihre Entwicklungs- und Wachstumsstrategie daran anzupassen. Dazu wurden Kaulquappen zweier Anurenarten untersucht, die unterschiedliche Laichhabitats nutzen: *Bombina variegata*, die während ihrer ausgedehnten Fortpflanzungsperiode opportunistisch nach starken Regenfällen in neu entstandenen Pfützen und Wagenspuren mit hohem Austrocknungsrisiko ablaicht (Seidel 1988, Barandun und Reyer 1997, Anhang D). *Bufo bufo*, die Erdkröte, gilt dagegen als typischer Frühjahrs-laicher, deren Fortpflanzungsgeschäft innerhalb von wenigen Tagen bis Wochen geklumpt in stehenden Gewässern stattfindet, die keiner Austrocknungsgefahr ausgesetzt sind (Eibl-Eibesfeld 1950, Cooke 1975, Davies und Halliday 1977).

5.2 MATERIAL UND METHODE

5.2.1 *Bombina variegata* - eine temporäre Gewässerart

Mehrere Eiballen wurden aus dem Kalksteinbruch in der Nähe von Kirchheim bei Würzburg entnommen und ins Labor gebracht. Insgesamt 40 frisch geschlüpfte Tiere gleichen Entwicklungsstadiums ($G_{24.8 \pm 0.4}$, Gosner 1960) und gleicher Körperlänge (9.9 ± 0.4 mm) wurden zufällig auf vier Versuchsgruppen verteilt und einzeln in 19 x 19 x 10 cm großen Polystyrolbehältern gehalten. Die Kaulquappen wurden ad lib. mit TetraTabiMin- Tabletten gefüttert; die Fütterung erfolgte täglich, um die Beeinträchtigung der Wasserqualität durch einen bakteriell bedingten, anaeroben Abbau von Futterresten möglichst gering zu halten. Alle vier Tage wurde ein Wasserwechsel mit einem Gemisch aus 1:1 abgestandenem Leitungswasser und destilliertem Wasser (ca. 650 μ S Leitfähigkeit) durchgeführt. Gleichzeitig wurden die Tiere vermessen und ihr Entwicklungsstadium bestimmt. Der Versuch wurde bei Zimmertemperatur (24.6 ± 1.8 °C) und einem künstlichen L:D-Wechsel von 14:10 Stunden durchgeführt. Die vier Versuchsgruppen wurden analog zu dem in Kap.4 beschriebenen Versuch in un-

terschiedlichen Wasservolumina gehalten, um unterschiedliche Umweltbedingungen zu simulieren:

HH-Gruppe: konstant 750 ml Wasservolumen (Wassertiefe=4,4 cm)

NN-Gruppe: konstant 250 ml Wasservolumen (Wassertiefe=1,5 cm)

HN-Gruppe: 750 ml → 250 ml Wasservolumen

NH-Gruppe: 250 ml → 750 ml Wasservolumen

Die Umstellung der Tiere erfolgte in der Mitte der exponentiellen Wachstumsphase nach der Hälfte der postembryonal durchlaufenen Entwicklungsstadien (Stadium G32, Beginn der Ausbildung der Hinterbeine, Gosner 1960). Die Metamorphose war erreicht, wenn bei den Tieren zumindest ein Vorderbein durchgebrochen war (Entwicklungsstadium G42, Gosner 1960). Zweimal täglich wurde kontrolliert, ob Tiere metamorphosiert hatten. Von diesen Tieren wurde die Gesamtkörperlänge (mm), das Körpergewicht (mg) und die Länge der Larvaldauer (d) bestimmt. Das Trockengewicht, das bei Amphibien häufig weitaus verlässlichere Werte als das Frischgewicht ergibt, konnte bei *Bombina variegata* nicht bestimmt werden; aufgrund ihres bedrohten Status (Bayer. Rote Liste, Krach et al. 1992) wurden metamorphosierte Gelbbauchunken in Absprache mit der Unteren Naturschutzbehörde wieder an ihrem Laichstandort freigesetzt.

5.2.2 *Bufo bufo* - eine permanente Gewässerart

Eine Laichschnur wurde von *Bufo bufo* aus dem Freiland (Waizenbacher Teich bei Hammelburg) ins Labor gebracht. Mit 40 frisch geschlüpften Kaulquappen gleicher Körperlänge (5.0 ± 0 mm) und gleichen Entwicklungsstadiums (G18 \pm 0, Gosner 1960), wurde, analog zu *Bombina variegata*, der gleiche Versuch wie unter 5.2.1 beschrieben durchgeführt. Die Versuchsbedingungen unterschieden sich nur in zwei Punkten: *Bufo bufo*-Quappen wurden, den natürlichen Bedingungen entsprechend, bei einer wesentlich niedrigeren Raumtemperatur als *Bombina variegata* aufgezogen, die durch ein Kühlaggregat relativ konstant gehalten wurde (16.4 ± 0.2 °C). Da man davon ausgeht, dass die Erdkröte nur einmal pro Saison ablaicht, und die Tageslänge keinen Einfluss auf Wachstum

und Entwicklung der Tiere haben sollte, wurden die Kaulquappen unter natürlichen Lichtverhältnissen gehalten. Von den frisch metamorphosierten Tieren wurde zusätzlich zum Lebendgewicht das Trockengewicht bestimmt.

STATISTISCHE AUSWERTUNG

Normalverteilte Gruppenunterschiede in Wachstum und Entwicklung nach der Hälfte der Entwicklungszeit (G32, Gosner 1960) wurden mit dem Student t-Test analysiert. Die Metamorphosedaten, die nicht normalverteilt waren, wurden mit H-Tests (Kruskal-Wallis) auf Gruppenunterschiede überprüft und gegebenenfalls mit einem Tukey-ähnlichen Test für mehrfache Vergleiche (Zar 1984) näher untersucht.

5.3 ERGEBNISSE

5.3.1 *Bombina variegata*

Die Kaulquappen der verschiedenen Behandlungsgruppen zeigten bereits nach der Hälfte ihrer postembryonalen Entwicklung zum Zeitpunkt der Umstellung auf günstigere bzw. verschlechterte Umweltbedingungen (Entwicklungsstadium G32, Gosner 1960) signifikante Wachstums- und Entwicklungsunterschiede: Kaulquappen, die in höherem Wasservolumen aufwuchsen, hatten eine signifikant größere Körperlänge (H: 26.4 ± 1.1 mm, N: 24.7 ± 1.2 mm, $t=4.64$, $p<0.0001$) und ein entsprechend höheres Körpergewicht (H: 288 ± 33 mg, N: 228 ± 27 mg, $t=4.63$, $p<0.0002$) als Quappen unter ungünstigeren Bedingungen. Gleichzeitig entwickelten sie sich deutlich schneller (H: 14.0 ± 1.6 d, N: 16.0 ± 2.5 d, $t=-2.99$, $p<0.005$).

Auch während der Metamorphose zeigten die Tiere der verschiedenen Gruppen sowohl signifikante Unterschiede in der Länge ihrer Larvalentwicklung (Kruskal-Wallis-ANOVA, $H=14.9$, $p=0.002$, Abb.5.1, 5.3) als auch in Metamorphosegröße ($H=15.4$, $p=0.002$; Abb.5.1, 5.2) und -gewicht ($H=10.0$, $p=0.018$). Individuen der NN- und HN-Gruppe metamorphosierten mit einer signifikant kleineren Körpergröße als Individuen der HH-Gruppe, während Tiere der NH-Gruppe eine mittlere

re Körpergröße erreichten, die sich statistisch von keiner der anderen Gruppen unterschied (Abb.5.2). Anders als erwartet, metamorphosierten Quappen der HH-Gruppe signifikant früher als Tiere der NN- und NH-Gruppe (Abb.5.3). Individuen der HN-Gruppe zeigten eine deutliche Tendenz, früher als Tiere aus der NN-Gruppe zu metamorphosieren ($Q=2.54$, $p<0.1$), unterschieden sich aber in der Larvaldauer nicht von Tieren der NH-Gruppe (Abb.5.3).

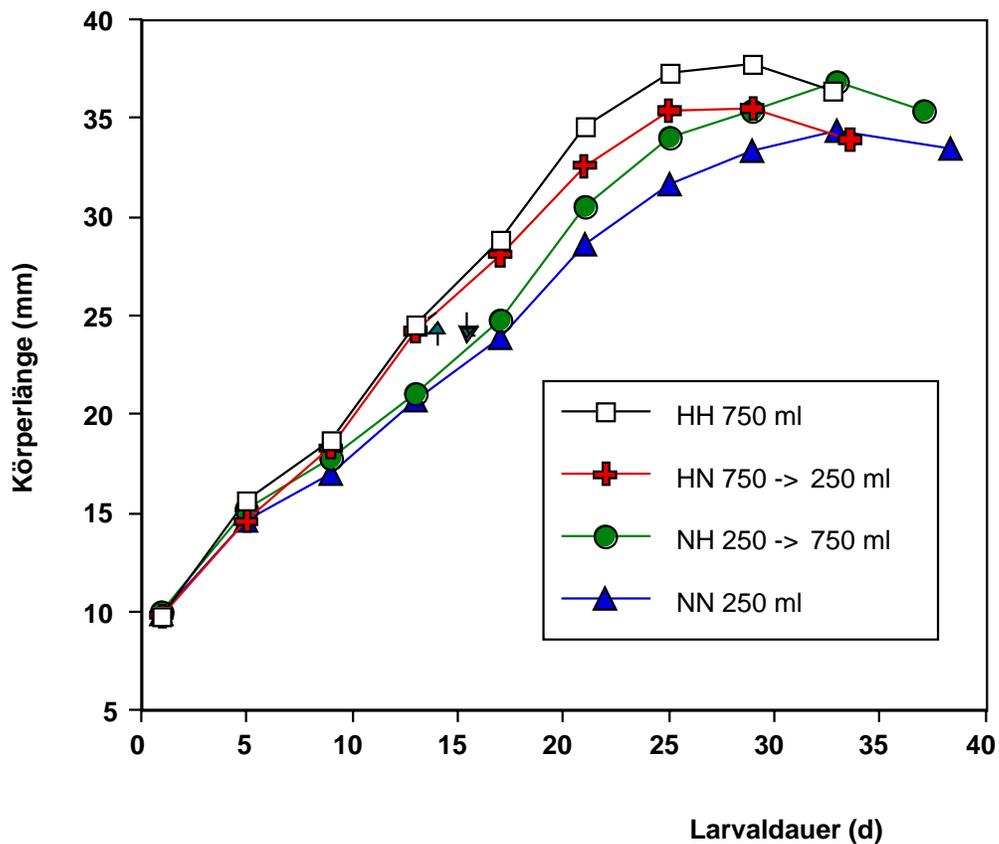


Abb.5.1: Wachstumsverlauf der Kaulquappen in den vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose. Die Pfeile geben die Umstellung der Versuchsbedingungen in den beiden experimentellen Gruppen HN und NH an.

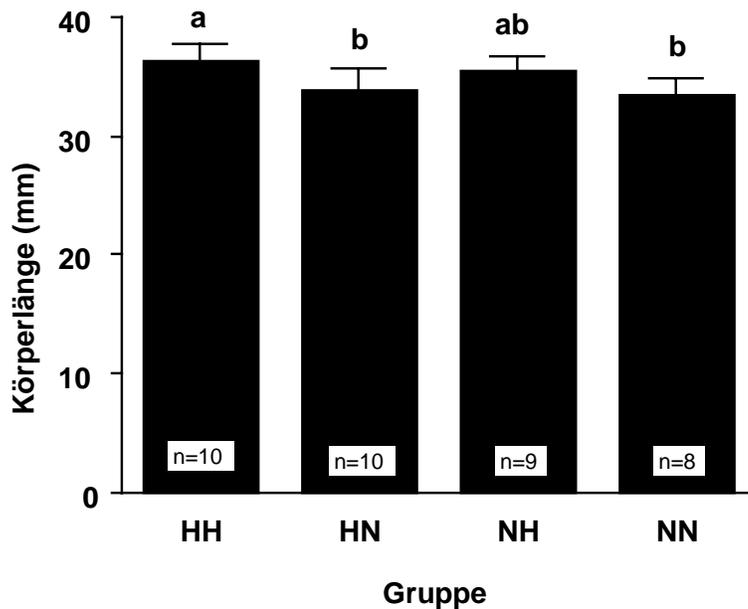


Abb.5.2: Mittlere Körperlänge (\pm SD) der *B. variegata* - Quappen der vier Versuchsgruppen während des Metamorphoseklimaxstadiums. Unterschiedliche Buchstaben über den Histogrammsäulen bezeichnen in dieser und allen weiteren Abbildungen statistisch signifikante Unterschiede zwischen den entsprechenden Gruppen.

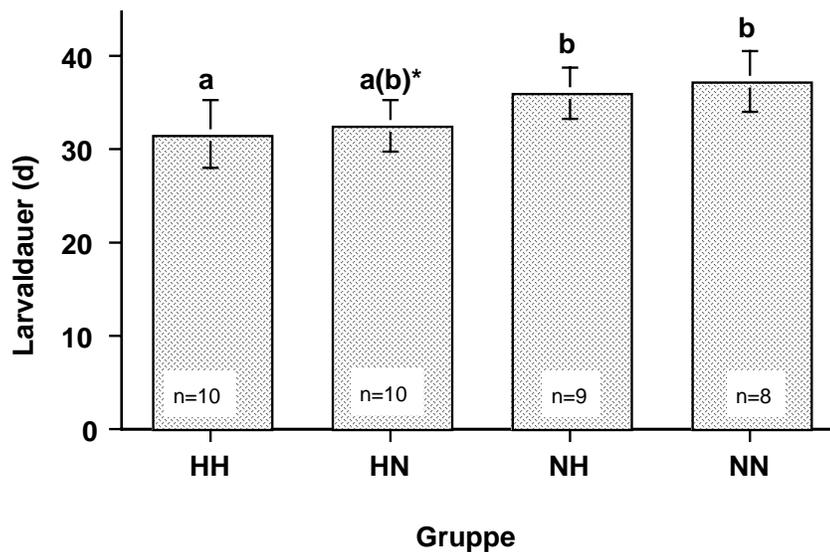


Abb.5.3: Mittlere Entwicklungsdauer (\pm SD) der *B. variegata* - Quappen der vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose. Der * gibt eine deutliche Tendenz zur statistischen Signifikanz wieder ($p < 0.10$).

Betrachtet man die Wachstumskurven der vier Versuchsgruppen (Abb.5.1), so erkennt man, dass die Tiere der NH-Gruppe nach der Umstellung auf verbesserte Bedingungen ihre Wachstumsrate beschleunigten, während die Tiere der HN-Gruppe unter reduzierten Wasservolumenbedingungen ein vermindertes Wachstum zeigten. Dies wird besonders deutlich, wenn man die stadienabhängigen Wachstumsraten (mm/Gosner-Stadium) der Tiere der einzelnen Versuchsgruppen während der zweiten Entwicklungshälfte näher betrachtet, die sich signifikant voneinander unterscheiden (Kruskal-Wallis-ANOVA, $H=9.47$, $p<0.05$; Abb.5.4).

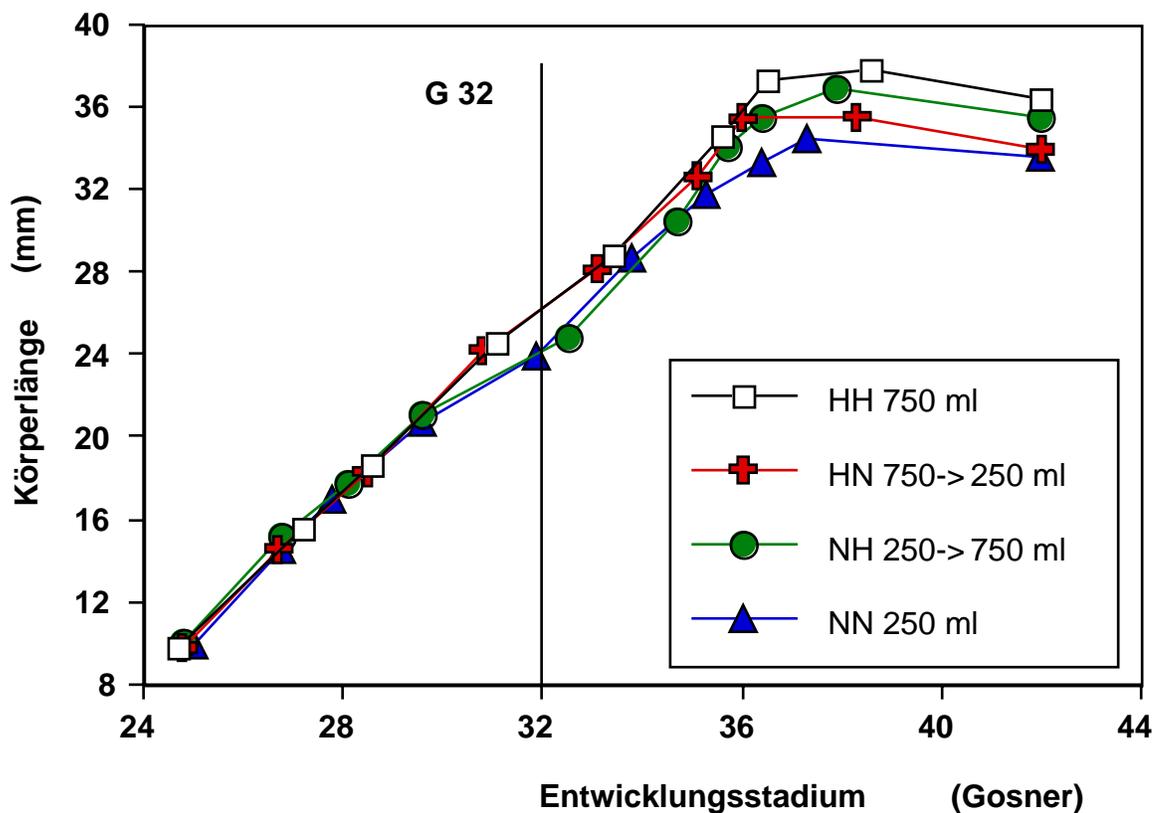


Abb.5.4: Stadienabhängige Körperlängenentwicklung der Kaulquappen der vier Versuchsgruppen.

Dieser Unterschied ist auf die im Vergleich zur HN-Gruppe deutlich erhöhte, stadienabhängige Wachstumsrate der Quappen der NH-Gruppe zurückzuführen ($Q=3.03$, $p<0.02$). Abb.5.5 zeigt, dass nach Erreichen des Entwicklungsstadi-

ums G36 die Entwicklungsgeschwindigkeit der Tiere der NH-Gruppe stark reduziert war, wodurch erst eine signifikante Erhöhung der stadienspezifischen Wachstumsrate ermöglicht wurde (Abb.5.4). Die Quappen der HN-Gruppe änderten ihre stadienabhängige Wachstumsrate nicht und verließen das Wasser, sobald sie eine kleine ("minimale") Körpergröße erreicht hatten.

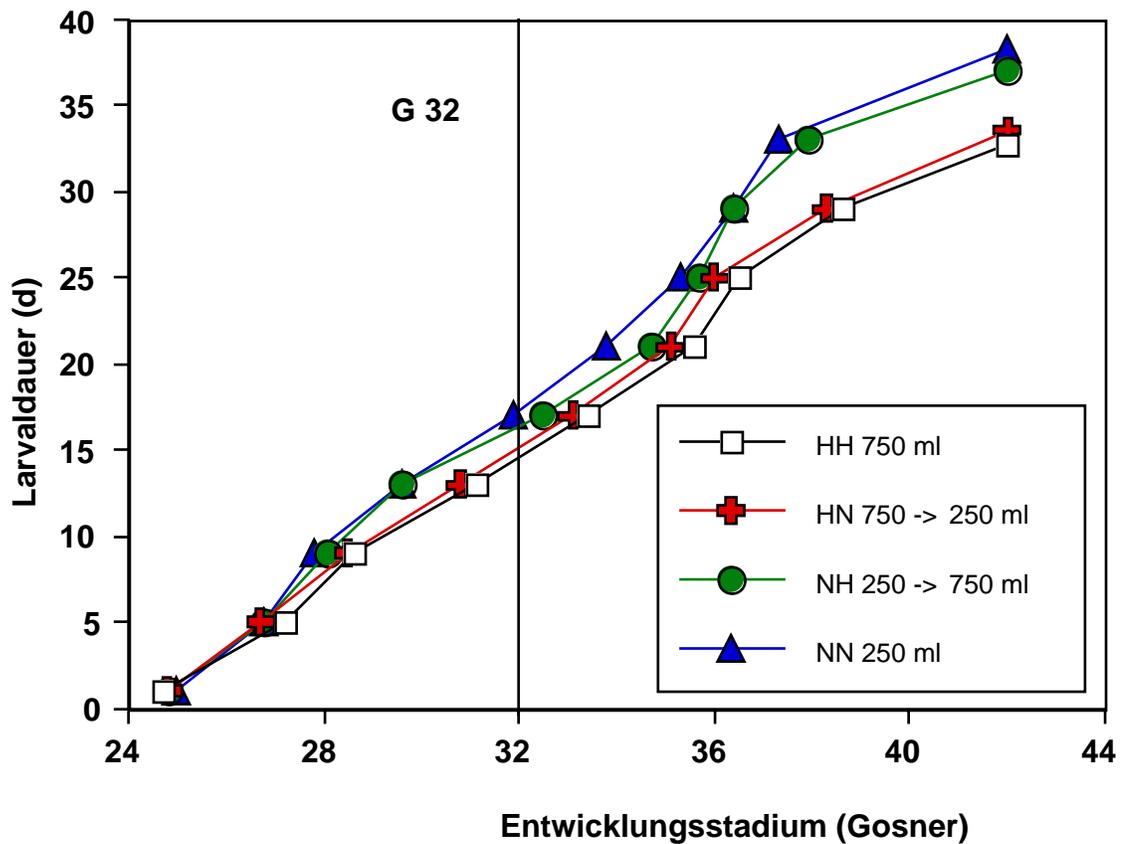


Abb.5.5: Entwicklungsverlauf der Kaulquappen in den vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose.

5.3.2 *Bufo bufo*

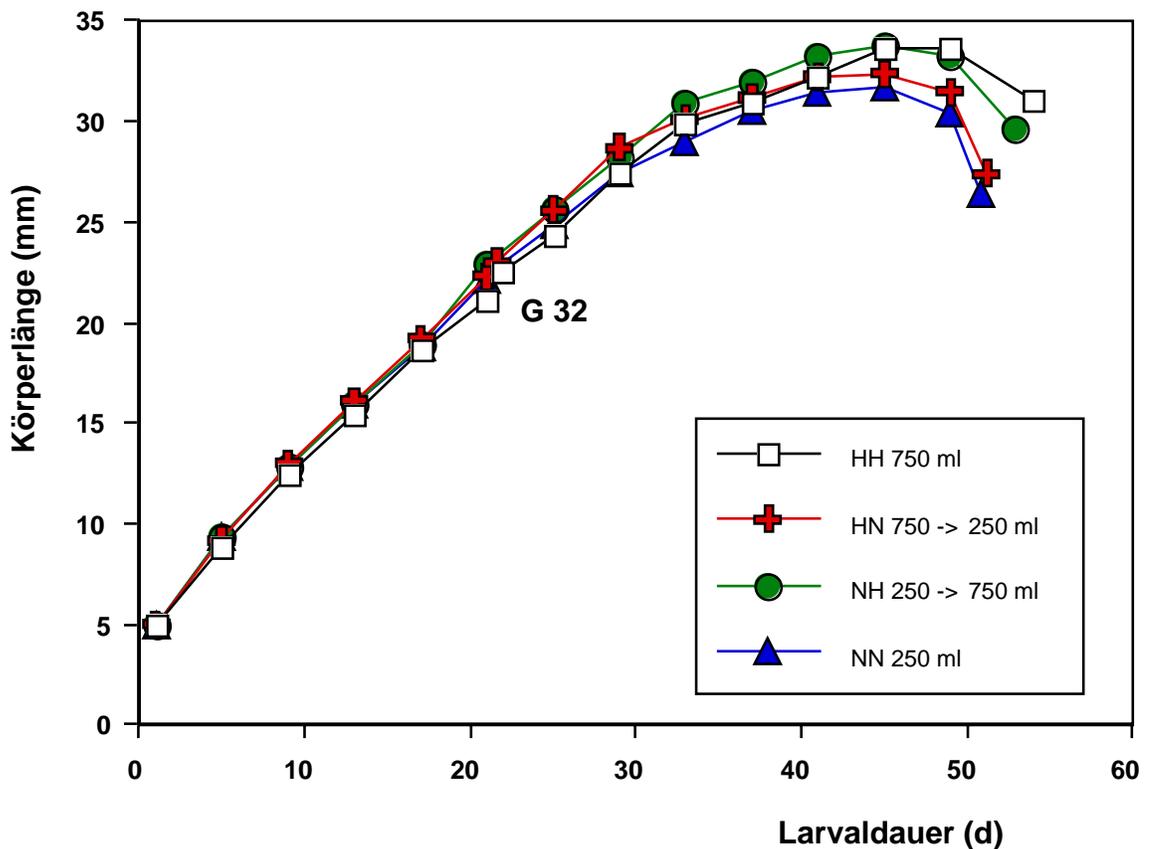


Abb.5.6: Wachstumsverlauf der *B. bufo*-Quappen der vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose. Entwicklungsstadium G32: Umstellungszeitpunkt für die beiden experimentellen Gruppen HN und NH.

Auch auf das Wachstum und die Entwicklung der *Bufo bufo*-Quappen hatten die Versuchsbedingungen einen signifikanten Einfluss, der sich allerdings erst in der zweiten Entwicklungshälfte bemerkbar machte: nach der ersten Entwicklungshälfte zeigten sich weder in der Entwicklungsgeschwindigkeit ($t=0.73$, $p>0.05$) noch im Wachstumsverlauf ($t=0.72$, $p>0.05$) Unterschiede zwischen den Gruppen, während sich die Tiere der einzelnen Gruppen sowohl in der Entwicklungsdauer bis zur Metamorphose ($H=12.90$, $p=0.005$, Abb.5.6, 5.8) als auch in der Metamorphosegröße ($H=10.84$, $p=0.02$, Abb.5.6, 5.7) unterschieden. Im Metamorphosetrockengewicht ($H=8.12$, $p=0.04$) zeigten die Quappen der einzelnen Gruppen im Gegensatz zum Frischgewicht der Tiere ($H=4.81$,

$p=0.19$) signifikante Unterschiede, allerdings erreichten die Anschlussstests für die einzelnen Gruppen kein Signifikanzniveau.

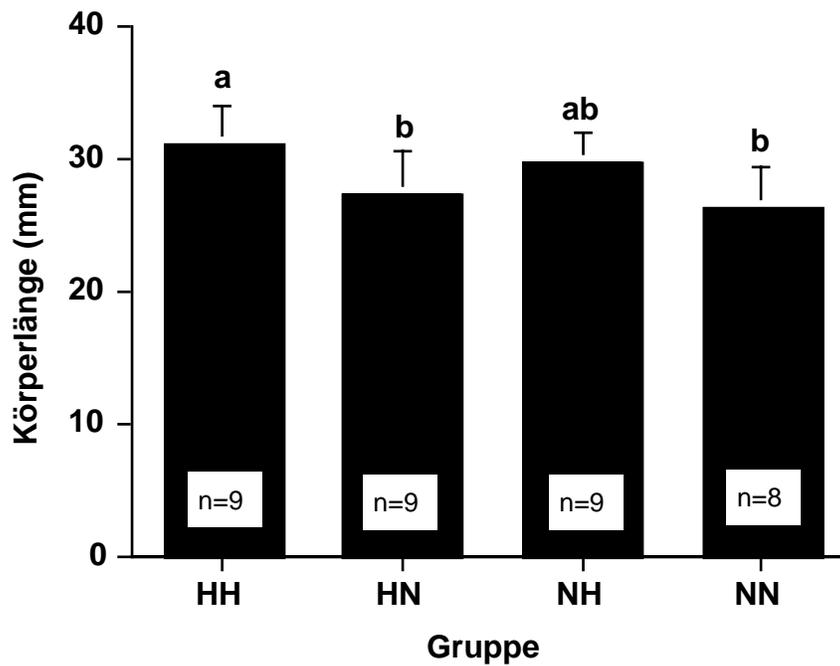


Abb.5.7: Mittlere Körperlänge (\pm SD) der *Bufo bufo* - Quappen der vier Versuchsgruppen während der Metamorphose.

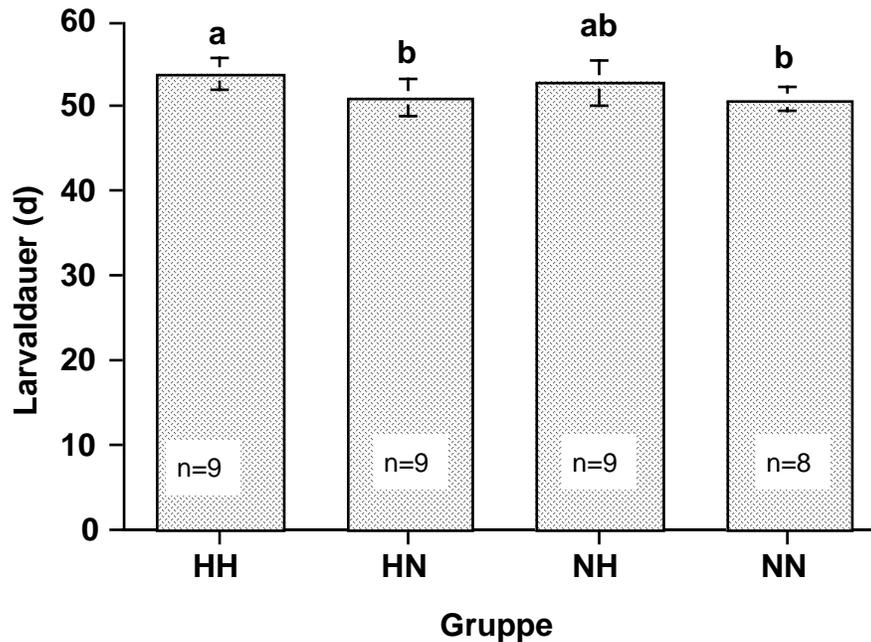


Abb.5.8: Mittlere Larvaldauer (\pm SD) der *Bufo bufo* - Quappen der vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose.

Larven unter verschlechterten (HN) und gleichbleibend schlechten Wasservolumenbedingungen (NN) metamorphosierten kleiner (Abb.5.7) und, anders als bei *B. variegata*, auch schneller (Abb.5.8) als Tiere unter konstant günstigen Bedingungen (HH). Quappen der NH-Gruppe hatten eine mittlere Metamorphosegröße nach einer mittleren Entwicklungsdauer und unterschieden sich statistisch von keiner der anderen Gruppen (Abb.5.7+5.8).

Erst nach Tag 45 zeigten die Tiere der einzelnen Gruppen signifikante Unterschiede im Wachstums- ($H=8.58$, $p=0.035$, Abb.5.6) und Entwicklungsverlauf ($H=11.03$, $p=0.012$), d.h. erst mit Beginn der Prometamorphose reduzierten die Tiere der HN- und NN-Gruppe ihre Wachstumsraten und ermöglichten dadurch eine beschleunigte Entwicklung, die zu einer signifikant früheren Metamorphose als bei den Tieren der HH-Gruppe führte.

5.4 DISKUSSION

Bufo bufo gilt als typischer "explosive breeder", der zeitig im Frühjahr innerhalb von wenigen Tagen bis Wochen in ausdauernden Gewässern ablaicht (Eibl-Eibesfeld 1950, Cooke 1975, Davies und Halliday 1977). Nach Wilbur und Collins (1973) sollten Arten, die permanente Gewässer besiedeln, nicht in der Lage sein, flexibel auf Wasserstandsveränderungen im Gewässer zu reagieren, die mit beginnender Austrocknung einhergehen. Diese Hypothese konnte Wilbur (1987) in einem Freilandexperiment mit *Rana utricularia*, einer permanenten Gewässerart, bestätigen. Unsere Ergebnisse dagegen zeigten, dass *B. bufo*-Quappen durchaus in der Lage sind, auf fluktuierende Gewässerbedingungen zu reagieren: in Übereinstimmung mit dem Wilbur/Collins - Modell für temporäre Gewässerarten metamorphosierten Kaulquappen unter verschlechterten bzw. konstant ungünstigen Wasserstandsbedingungen früher (Abb.5.8) und kleiner (Abb.5.7) als unter konstant günstigen Bedingungen. In der NN- und HN-Gruppe erfolgte ein adaptiver "trade-off", d.h. die Tiere beschleunigten ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums, während Quappen der NH-Gruppe

nicht ganz so deutlich auf verbesserte Bedingungen reagierten, aber zumindest eine mittlere Metamorphosegröße nach einer Entwicklungsdauer mittlerer Länge erreichten. Bei den *Bufo*-Quappen begannen sich die Unterschiede in den Wachstums- und Entwicklungsverläufen der einzelnen Gruppen erst mit Beginn der Prometamorphose zu entwickeln. Dies steht ganz im Gegensatz zu dem Ressourcenallokationsmodell von Leips und Travis (1994), wonach während dieser Entwicklungsphase unabhängig von den herrschenden Versuchsbedingungen eine Fixierung der Entwicklungsrate einsetzen sollte, wie es auch in mehreren Untersuchungen beobachtet wurde (z.B. *Pseudacris crucifer*, Hensley 1993, *Hyla chrysoscelis*, Audo et al. 1995).

Allzu erstaunlich sind diese adaptiven Reaktionen jedoch nicht: mehrere Autoren haben über "atypische" Laichplätze berichtet, wo *Bufo bufo* in ephemeren Gewässern ablaichte (Heusser und Ott 1968, Schmidtler und Gruber 1980, Kuhn 1993). Eigene Beobachtungen zeigten, dass *Bufo bufo* an zwei Standorten über mehrere Jahre hinweg kontinuierlich in temporäre, meist großflächige Pfützen ablaichte (Anhang D). Abgelaicht wurde, im Gegensatz zu den sonst beobachteten frühen Laichterminen, jedoch nicht vor Ende April, meist im Mai, in einzelnen Jahren auch noch Anfang Juni. In zwei Jahren wurde sogar mehrfach abgelaicht (Anhang D). Kuhn (1993) untersuchte über mehrere Jahre eine *Bufo bufo*-Population in einer der letzten natürlichen Wildflussauen Deutschlands, dem Isartal am Alpennordrand. Gelaicht wurde, sobald sich die Mulden ehemaliger Flutrinnen durch Regenfälle füllten und ephemere Tümpel bildeten. Dies erfolgte frühestens Ende März, teilweise jedoch erst im Juli. Seit 1990 wird dieser Teil des Isartals geflutet, so dass der Fluss nun fast das gesamte Jahr über Wasser führt. Dies hatte zur Folge, dass die Kröten ihre Fortpflanzungsstrategie änderten und sich wie die Kröten umliegender Populationen zeitig im Frühjahr fortpflanzten. Auch die Hammelburger Krötenpopulation laichte regelmäßig nach der Winterruhe im überschwemmten Talgrund, Einzeltiere derselben Population waren aber auch in der Lage, künstlich geschaffene Pfützen später im Jahr als Laichgewässer zu nutzen (Anhang D). Es ist durchaus wahrscheinlich, dass dynamische Wildflussauen mit stark schwankenden Wasserständen, die in der heutigen Kulturlandschaft kaum noch zu finden sind, zu den

ursprünglichen Laichhabitaten der Erdkröte gehörten. In diesem Falle sollten Erdkrötenquappen an unvorhersehbare Fluktuationen in ihrem aquatischen Habitat angepasst sein.

Bombina variegata reagierte wie *Bufo bufo* adaptiv auf beginnende Austrocknungsbedingungen, d.h. die Quappen beschleunigten erwartungsgemäß ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums. Allerdings zeigten die *Bombina*-Quappen, obwohl typische Pfützenlaicher, unter anfänglich kritischeren Bedingungen ein abweichendes Bild: Quappen, die unter konstant ungünstigen Wasserverhältnissen aufwuchsen (NN), metamorphosierten zwar wie erwartet kleiner als die Tiere unter konstant günstigen Bedingungen (HH), aber nicht nach einer kürzeren, sondern nach einer signifikant längeren Entwicklungszeit (Abb.5.1), ein deutlicher Hinweis, dass die Tiere in dem geringen Wasservolumen unter erhöhtem Stress litten. Möglicherweise spielten erhöhte Ionenkonzentrationen (negativer Einfluss, s. Kap.7.3.2) oder auch verstärktes bakterielles Wachstum eine Rolle, da Unkenquappen deutlich größer als *Bufo*-Quappen sind und bei gleichem Wasservolumen entsprechend größere Futterrationen bekamen. Es ist auch nicht auszuschließen, dass sich die Unkenquappen, die sich im Gegensatz zu *Bufo bufo* in den Pfützen möglichst unauffällig verhalten, in dem geringen Wasservolumen besonders exponiert fühlten und ihre von Haus aus geringe Aktivität (s. Kap.9.4) und damit auch die Nahrungsaufnahme noch stärker einschränkten. Auch Crump (1989) beobachtete in einem Laborversuch, dass *Hyla pseudopuma* - Quappen, die in konstant niedrigem Wasservolumen aufwuchsen, später und kleiner metamorphosierten als Quappen unter konstant günstigeren Bedingungen, während Quappen, die in abnehmendem Wasservolumen aufwuchsen, ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums beschleunigten und nach der kürzesten Entwicklungszeit metamorphosierten.

Bombina-Quappen der NH-Gruppe, die während der ersten Entwicklungshälfte unter den gleichen unwirtlichen Bedingungen aufwuchsen wie die Tiere der NN-Gruppe, hatten bis zur Umstellung der Wasserverhältnisse auf günstigere Bedingungen die gleichen eingeschränkten Wachstums- und Entwicklungsraten. Obwohl die Tiere dieser Gruppe während der zweiten Entwicklungshälfte einen adaptiven "trade-off" zwischen Wachstum und Entwicklung zeigten und ihre

Wachstumsrate signifikant erhöhten, gelang es ihnen nicht, ihr früheres Wachstumsdefizit völlig aufzuholen, so dass sie mit einer mittleren Körpergröße nach einer verlängerten Entwicklungsdauer metamorphosierten. Auf dieser Entwicklungsstrategie ist allerdings kein starker Selektionsdruck zu erwarten, da *B. variegata* - Weibchen nur nach stärkeren Regenfällen (s. Anhang A, Seidel 1988, Barandun und Reyer 1997) ablaichen, so dass Kaulquappen während früher Entwicklungsphasen kaum kritischen Wasserständen ausgesetzt sind. Wo dies der Fall ist, haben die Quappen so gut wie keine Chance, bis zur Metamorphose zu gelangen (Anhang A).

6 Wie hoch ist die phänotypische Plastizität von *Bombina variegata* - Quappen während unterschiedlicher Entwicklungsphasen?

6.1 EINLEITUNG

Die beiden vorangegangenen Versuche haben ergeben, dass sowohl *Bombina variegata*- als auch *Bufo bufo*-Quappen Veränderungen des Wasservolumens wahrnehmen und ihre Wachstums- und Entwicklungsstrategie adaptiv daran anpassen können. Es stellt sich nun zum einen die Frage, ob *Bombina variegata*-Quappen während der gesamten Entwicklung fähig sind, ihre Entwicklungsrate adaptiv an Umweltveränderungen anzupassen, oder ob sie nur während bestimmter Entwicklungsphasen dazu in der Lage sind. Zum anderen ist von Interesse, ob und welche Gewässerfaktoren den Quappen als Indikatoren für eine nahende Austrocknung ihres Laichgewässers bzw. eine Verbesserung der Gewässersituation dienen. Auf diese Fragestellung wird ausführlich in Kapitel 7 eingegangen.

Wilbur und Collins (1973) gehen in ihrem adaptiven Entwicklungsmodell explizit davon aus, dass Kaulquappen, sobald sie eine minimale Körpergröße erreicht haben, die ein Überleben im terrestrischen Habitat erlaubt, ihre Entwicklungsstrategie flexibel an die herrschenden Wachstumsbedingungen anpassen können. Bei Alford und Harris' (1988) Untersuchung mit *Bufo woodhousei*-Quappen, deren Futterration zu drei unterschiedlichen Zeitpunkten erhöht bzw. limitiert wurde, entsprachen die Ergebnisse von fünf der sechs Versuchsgruppen dem adaptiven Modell; nur bei Quappen der zum spätesten Entwicklungszeitpunkt umgestellten Gruppe trat eine Fixierung der Entwicklungsrate ein, wie sie von Vertretern rein physiologischer, nicht-adaptiver Modelle vorhergesagt wird (Travis 1984, Leips und Travis 1994). Leips und Travis (1994) dynamisches Allokationsmodell geht von einer Fixierung der herrschenden Entwicklungsgeschwindigkeit während der zweiten Entwicklungshälfte aus. Mehrere Laborversuche, die analog zu Alford und Harris (1988) Untersuchung durchgeführt wurden, stehen im Einklang mit diesem Modell (Hensley 1993, Leips and

Travis 1994, Audo et al. 1995, Beachy et al. 1999). Es macht jedoch keine Aussagen darüber, wie Kaulquappen auf den Einfluss anderer wichtiger Faktoren als Futtermittelverfügbarkeit, wie z. B. Räuberdruck oder Austrocknungsrisiko, reagieren sollten. Wilbur/Collins Modell (1973) sagt dagegen konkret voraus, dass Kaulquappen bei Austrocknungsgefahr ihre Entwicklung beschleunigen, bei ausreichender Wasserführung dagegen ihr Wachstum maximieren sollten. Unter natürlichen Bedingungen ist zu erwarten, dass eine flexible Anpassung der Entwicklungsstrategie an die Gewässersituation besonders in der zweiten Entwicklungshälfte eine wesentliche Rolle spielen sollte, da hier eine Beschleunigung der Entwicklung über Leben oder Tod entscheiden kann; trocknet das Gewässer dagegen während einer frühen Entwicklungsphase der Quappen aus, haben die Tiere grundsätzlich keine Überlebenschance (s. Kap.5, Anhang A). Denver et al. (1998) Laboruntersuchungen an *Scaphiopus hammondi* ergaben, dass die Kaulquappen wie erwartet auf reduzierte Wasservolumina reagierten: während der ersten Entwicklungshälfte führten erniedrigte Wasserstände zum Entwicklungsstillstand und schließlich zum Tod der Quappen, während der zweiten Entwicklungshälfte dagegen durchgängig zu einem adaptiven 'trade-off' zwischen Entwicklungsrate und Wachstum zugunsten einer beschleunigten Entwicklung. Die Kaulquappen reagierten nicht nur auf abnehmende, sondern auch auf zunehmende Wasservolumina mit entsprechend verlängerten Entwicklungszeiten und größeren Metamorphosegrößen.

6.2 MATERIAL UND METHODE

Da im folgenden Versuch untersucht werden sollte, während welcher Entwicklungsphasen *Bombina variegata* - Quappen sensibel auf Veränderungen des aquatischen Habitats reagieren, und im nächsten Kapitel, inwieweit einzelne physikalische oder chemische Faktoren als Signale für eine Verschlechterung der Gewässersituation dienen, waren sämtliche Versuche bis auf den jeweiligen,

zu untersuchenden Faktor soweit wie möglich standardisiert und analog zu dem Versuch im vorangegangenen Kapitel (s. 5.2.1) aufgebaut. Eine völlige Standardisierung sämtlicher Versuche ließ sich jedoch aus folgenden Gründen nicht erreichen:

Da *Bombina variegata* - Weibchen während der Fortpflanzungsperiode nur nach heftigen Regenfällen geklumpt ablaichen, war es wünschenswert, nach einem solchen Ereignis möglichst mehrere Versuche gleichzeitig anzusetzen. Durch den hohen Zeit- und Platzaufwand, den jeder einzelne Versuch erforderte, war es teilweise notwendig, parallele Versuchsansätze in unterschiedlichen Räumen bzw. Folgeversuche in unterschiedlichen Jahren durchzuführen. Hinzu kam, dass im Verlauf der Arbeit der Umzug des Instituts in das Biozentrum erfolgte, wo wiederum andere räumliche Gegebenheiten herrschten. Einen weiteren Punkt stellte die Futtermittelversorgung der Tiere dar: zu Beginn der Versuchsserien gab es kommerziell kein rein pflanzliches Kaulquappen- bzw. Fischfutter zu kaufen, so dass die Tiere mit dem Fischfutter mit den höchsten pflanzlichen Anteilen gefüttert wurden (TetraTabimin), während in der zweiten Untersuchungshälfte auf rein pflanzliche Futtertabletten zurückgegriffen werden konnte. Abweichungen von den Rahmenbedingungen des Ausgangsversuches sind jeweils unter den einzelnen Versuchen aufgeführt (s.u. und 7.2).

Für den folgenden, wie für alle weiteren Versuche, wurden mehrere Laichballen aus dem Freiland ins Labor geholt, damit eine ausreichende Anzahl frisch geschlüpfter Quappen gleicher Größe und gleichen Stadiums für die einzelnen Versuchsgruppen zur Verfügung stand. In diesem Versuch wurden neben den Tieren der Kontrollgruppen, die in konstant hohen (HH) bzw. konstant niedrigen (NN) Wasservolumina gehalten wurden, jeweils 10 einzeln gehaltene Quappen im Stadium G32 (beginnende Ausdifferenzierung der Fußknospen), G36 (Ausdifferenzierung der Zehen) und G39 (Eintritt in den Metamorphoseklimax) auf ver-

besserte (NH32, NH36, NH39) bzw. verschlechterte Bedingungen (HN32, HN36, HN39) umgestellt.

Die Tiere wurden in abgestandenem Leitungswasser gehalten, das mit aq. dest. auf 450 μ S verdünnt wurde. Die mittlere Raumtemperatur betrug $25.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$.

STATISTISCHE AUSWERTUNG

Gruppenunterschiede in Wachstum und Entwicklung wurden nach der Hälfte der Entwicklung, da die Daten normalverteilt waren und homogene Varianzen besaßen, mit dem Student t-Test analysiert. Analog wurden die Metamorphosedaten der Tiere der einzelnen Gruppen Varianzanalysen unterzogen. Ermittelte Gruppenunterschiede wurden mit Scheffe'-Anschluss tests für normalverteilte Daten analysiert.

6.3 ERGEBNISSE

Bereits nach der Hälfte der Entwicklung (G32) unterschieden sich die Tiere, die unter unterschiedlich günstigen Bedingungen aufwuchsen, in ihrer Körpergröße (H: 24.1 ± 1.0 mm, N: 23.1 ± 1.0 mm; $t=4.24$, $p<0.0001$) und ihrem Körpergewicht (H: 232 ± 33 mg, N: 199 ± 27 mg; $t=4.71$, $p<0.00001$), nicht aber in ihrer Entwicklungszeit (H: 9.8 ± 1.1 d, N: 9.9 ± 1.4 d; $t=-0.47$, $p=0.64$).

Die Unterschiede zwischen den Gruppen hinsichtlich Körperlänge (ANOVA: $F=7.55$, $p<0.0001$, Abb.6.1) und Körpergewicht ($F=5.33$, $p<0.0001$, Abb.6.2) wurden bis zur Metamorphose beibehalten, während wiederum keine Unterschiede in der Länge der Larvalentwicklung ($F=0.86$, $p=0.54$, Abb.6.3) zu verzeichnen waren. Auffallend ist die relativ kurze Entwicklungsdauer der Kaulquappen aller Gruppen (25.3 - 27.0 d), obwohl die Temperatur mit $25.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$ gegenüber der Raumtemperatur im vorangegangenen Versuch (s. Kap.5, $T=24.6 \pm 1.8^\circ\text{C}$) nicht wesentlich erhöht war.

Anders als erwartet, zeigten die Tiere der Kontrollgruppe HH eine mittlere Körpergröße und mittleres Metamorphosegewicht; ansonsten entsprachen die Metamorphosegrößenergebnisse den Erwartungen, d.h. Quappen, die im Stadium G32 und G36 auf verbesserte Bedingungen umgestellt wurden, verließen signifikant größer das Wasser als Quappen, die zum gleichen Entwicklungszeitpunkt auf verschlechterte Bedingungen umgestellt oder in konstant niedrigen Wasservolumina gehalten wurden (NH32>HN32; NH36>HN36; NH32/NH36> NN; Abb.6.1).

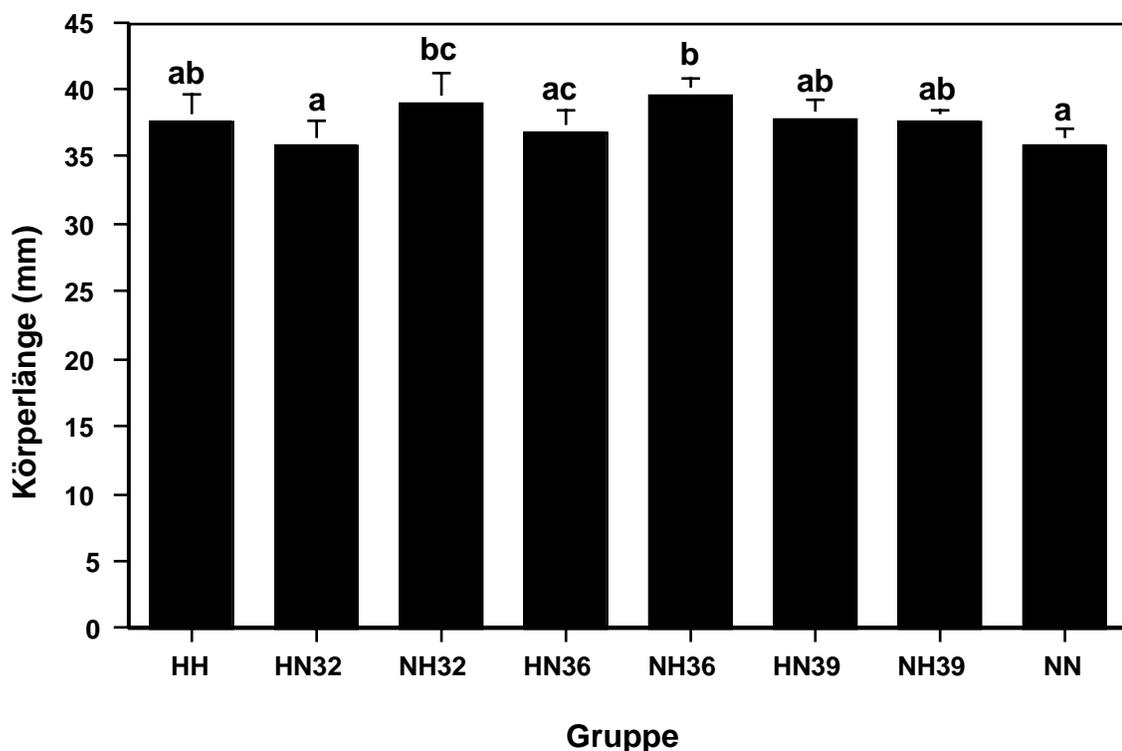


Abb.6.1: Metamorphosegröße (\pm SD) der Tiere der verschiedenen Versuchsgruppen.

Quappen der Gruppen HN39 und NH 39, die erst kurz vor Eintritt in den Metamorphoseklimax umgestellt wurden, zeigten mittlere Metamorphosegrößen. Im Metamorphosegewicht unterschieden sich die Quappen der einzelnen Gruppen nicht so deutlich, wenn auch die Trends übereinstimmten (Abb.6.2): Tiere der HN32-Gruppe metamorphosierten signifikant leichter als Tiere der NH32- und der NH36-Gruppe, und Tiere der NH36-Gruppe signifikant schwe-

rer als Tiere, die in konstant niedrigem Wasservolumen gehalten wurden. Larven, die ab dem Stadium G32 unter verbesserten Bedingungen aufwuchsen, waren trendmäßig schwerer als Larven der NN-Kontrollgruppe ($p=0.09$). Quappen, die kurz vor dem Metamorphoseklimax umgestellt wurden (HN39, NH39), hatten mittlere Metamorphosegewichte.

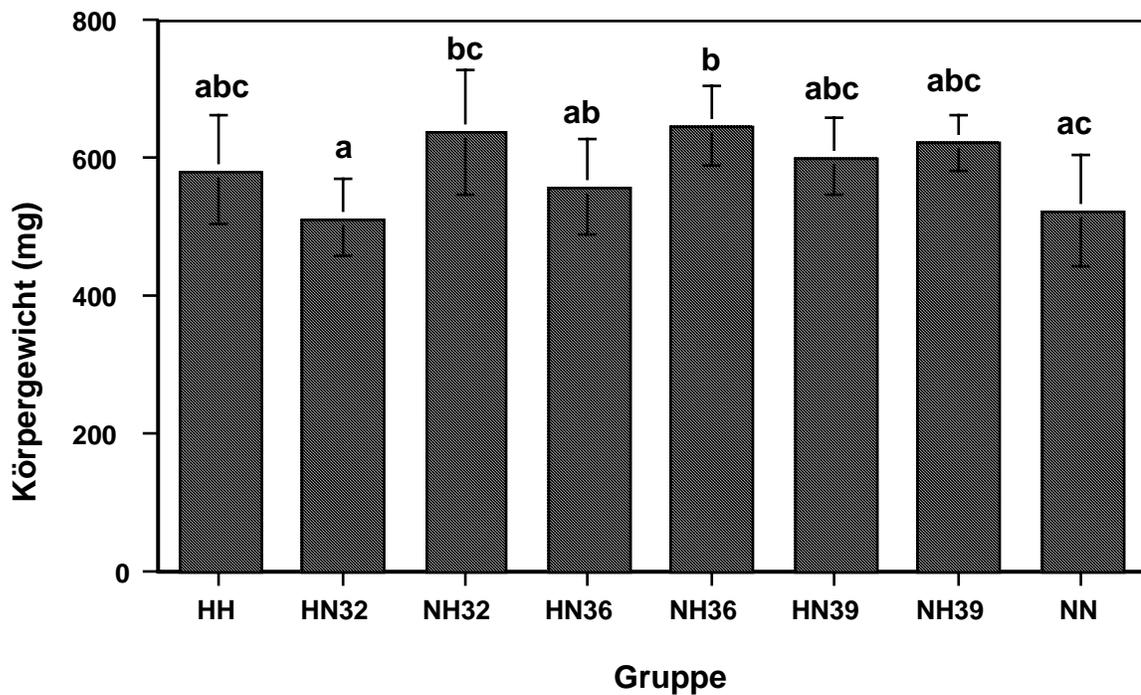


Abb.6.2: Metamorphosegewicht (\pm SD) der Tiere der verschiedenen Versuchsgruppen.

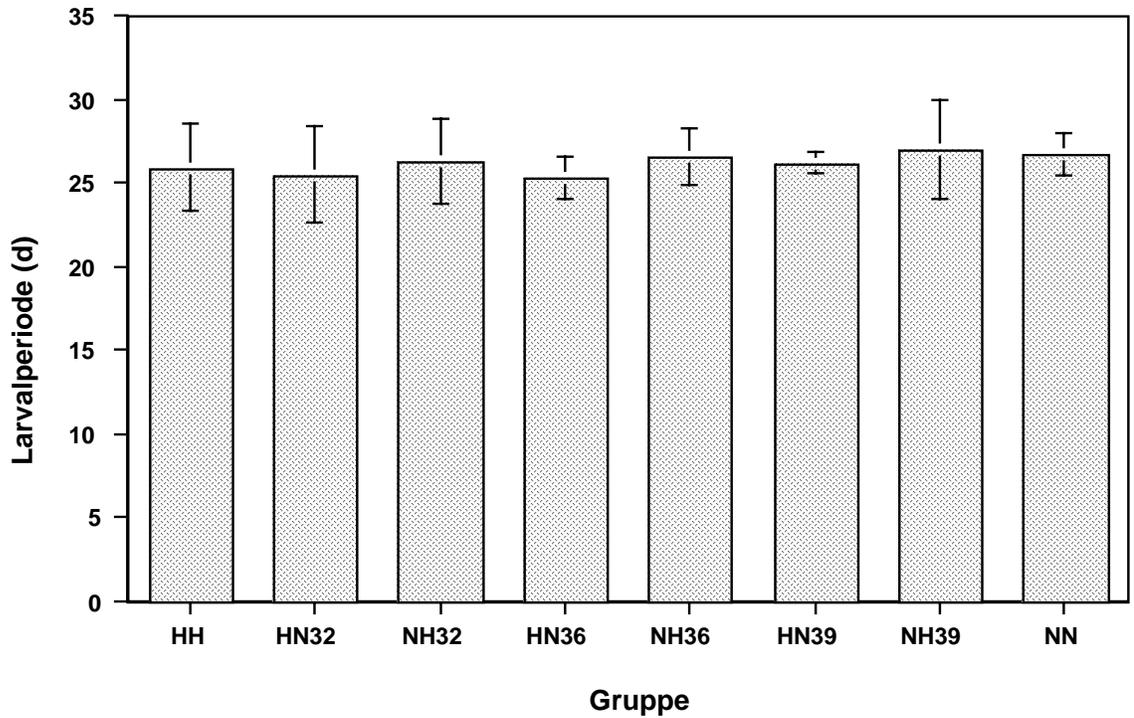


Abb.6.3: Entwicklungsdauer (\pm SD) der Tiere der verschiedenen Versuchsgruppen.

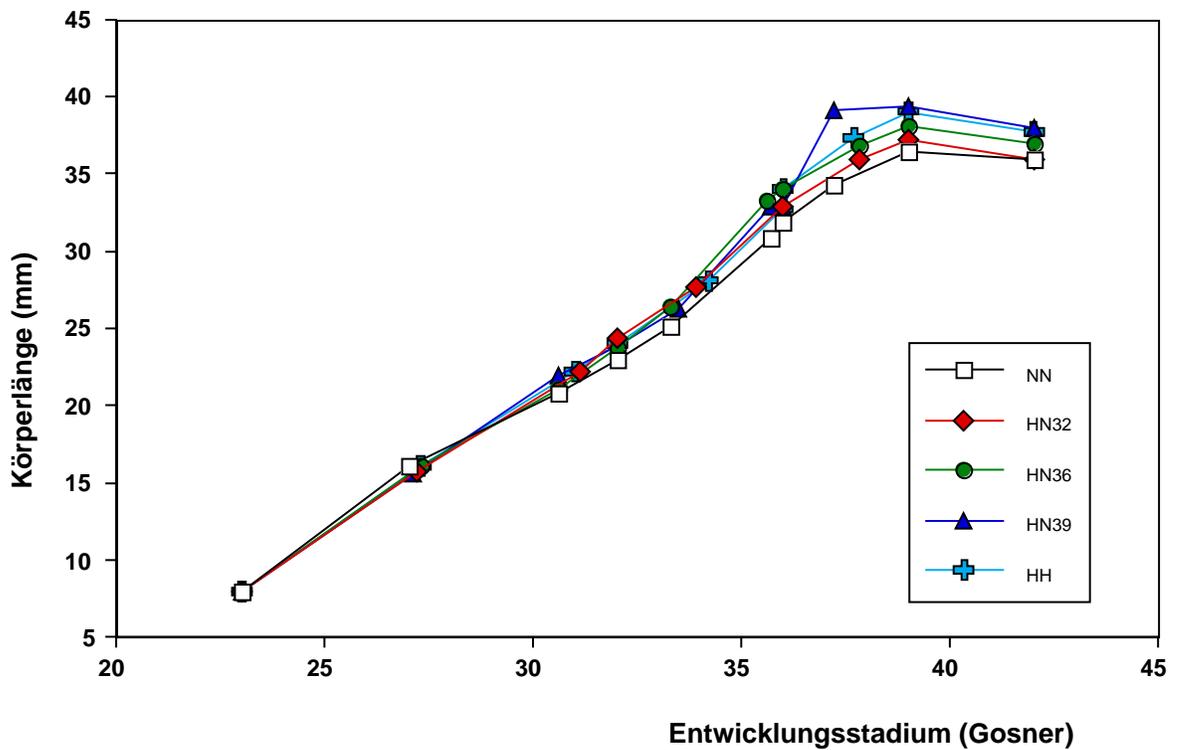


Abb.6.4: Stadienspezifische Wachstumsraten der Quappen der Kontroll- und Versuchsgruppen unter verschlechterten Bedingungen.

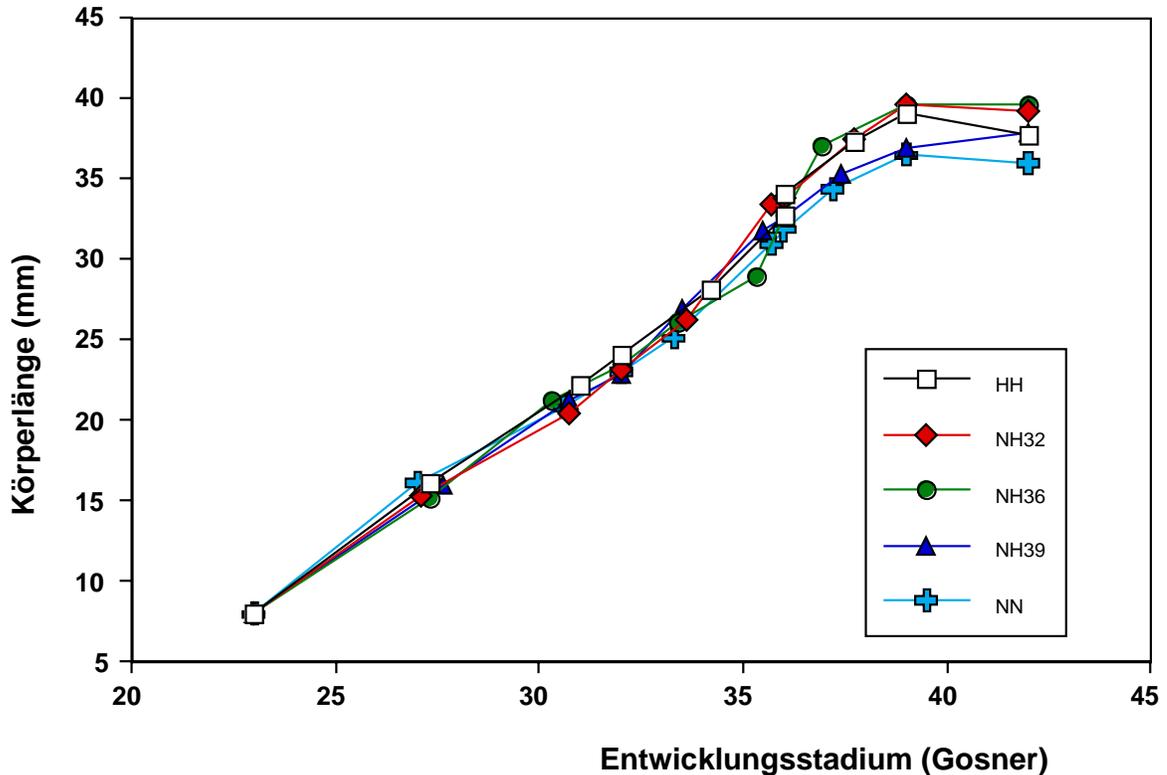


Abb.6.5: Stadienspezifische Wachstumsraten der Quappen der Kontroll- und Versuchsgruppen unter verbesserten Bedingungen.

Abb.6.4 und Abb.6.5 vermitteln den Eindruck, dass die Quappen, die bereits im Stadium G32 auf verschlechterte bzw. verbesserte Bedingungen umgestellt wurden, erst ab dem Entwicklungsstadium G36 mit Wachstumseinbußen bzw. -zuwachsen in der Körperlänge reagierten.

6.4 DISKUSSION

In bisherigen Arbeiten wurden - mit wenigen Ausnahmen (Spieler 1997, Denver et al. 1998) - ausschließlich unterschiedliche Futterrationen verwendet, um die phänotypische Plastizität in der Entwicklung und dem Wachstum von Kaulquappen während unterschiedlicher Entwicklungsphasen zu untersuchen (Travis 1984, Alford und Harris 1988, Hensley 1993, Leips und Travis 1994, Audo et al. 1995, Beachy et al. 1999). Diese Untersuchungen zeigen überwiegend ein

sehr ähnliches Bild, das im Einklang mit dem dynamischen Allokationsmodell von Leips und Travis (1994) steht: Kaulquappen, die während früher oder mittlerer Entwicklungsstadien auf veränderte Bedingungen umgestellt wurden, reagierten flexibel in ihrer Entwicklung: eingeschränkte Futterrationen führten zu einer verlangsamten Entwicklung, erhöhte Futterrationen dagegen beschleunigten die Entwicklung. Verbesserte Wachstumsbedingungen führten gleichzeitig zu einer signifikant größeren Metamorphosegröße. Wurden Quappen dagegen zu einem relativ späten Entwicklungszeitpunkt umgestellt, nahmen veränderte Futterrationen keinen Einfluss mehr auf die Entwicklungsrate, sondern wirkten sich nur noch auf das Wachstum der Tiere aus. So metamorphosierten Quappen bei eingeschränkter Nahrungsverfügbarkeit zwar signifikant kleiner als Quappen unter ad. lib. Bedingungen, aber unterschieden sich nicht in ihrer Larvaldauer. Wann ein „spätes“ Entwicklungsstadium erreicht ist, ab dem die Entwicklungsgeschwindigkeit fixiert wird, ist unklar, da nur Audo et al. (1995) und Hensley (1993) die Entwicklungsstadien der Quappen der einzelnen Versuchsgruppen sporadisch protokollierten. Bei *Hyla chrysoscelis* - Quappen setzte die Fixierung irgendwann zwischen den Stadien G33 und G38 ein (Audo et al. 1995), während Hensley (1993) bei der von ihm untersuchten Art *Pseudacris crucifer* eine Fixierung ungefähr zu Beginn der Prometamorphose (G35 - G37) nachweisen konnte. Beachy et al. (1999) geben zumindest an, dass das Gros der *Hyla versicolor* - Quappen zum „späteren“ Umstellungszeitpunkt das Stadium G34 erreicht hatte, zu dem bereits eine Fixierung der Entwicklung vorlag. Allerdings könnte die Fixierung auch etwas später zu Beginn der Prometamorphose ähnlich wie bei *Pseudacris crucifer* erfolgt sein, da die Kaulquappen nur alle 10 Tage vermessen wurden. Denver et al. (1998) kommen in ihren umfangreichen Untersuchungen an *Scaphiopus hammondi* zu einem anderen Ergebnis: Kaulquappen, die während der Prämetamorphose (G 34/35) bzw. der Prometamorphose (G 37/38) auf verschlechterte Futterbedingungen umgestellt wurden, zeigten weder eine verlangsamte noch eine fixierte Entwicklung, im Gegenteil: die Tiere beider Gruppen beschleunigten ihre Entwicklung und metamorphosierten kleiner und schneller als die Tiere unter ad. lib. Bedingungen. Quappen, die relativ früh (G32) auf Hungerrationen gesetzt wurden, reagierten

mit Entwicklungsstillstand und verstarben. Zum gleichen Ergebnis kommen Mo-
rey und Reznick (2000), allerdings in einem weitaus drastischeren Experiment:
bei Quappen dreier *Scaphiopus* - Arten wurde in unterschiedlichen Stadien die
Fütterung eingestellt. Bis zu einem kritischen Stadium stellten die Quappen
daraufhin Wachstum und Entwicklung ein und verstarben. Ab diesem Schwel-
lenstadium beschleunigten die Quappen ihre Entwicklung und metamorphosier-
ten früher als die Kontrolltiere. Darüber hinaus erreichte *Scaphiopus couchii*, die
Art, die unter den extremsten ariden Bedingungen lebt und ihre Entwicklung
innerhalb einer Woche abschließen kann, dieses Schwellenstadium ein Ent-
wicklungsstadium früher als ihre beiden Schwesterarten. Auch D' Angelo et al.
(1941) beobachteten, dass *Rana silvatica* - und *Rana pipiens*- Quappen, die ab
Ende der Prämetamorphose nicht mehr gefüttert wurden, ihre Entwicklung be-
schleunigten und früher als die Kontrollgruppe das Wasser verließen.

Denver et al. (1998) untersuchten nicht nur den Einfluss unterschiedlicher Fut-
terverfügbarkeit auf das Wachstum und die Entwicklung von Kaulquappen, son-
dern vor allem, inwieweit ein erhöhtes bzw. vermindertes Austrocknungsrisiko
die Entwicklungsstrategie von *Scaphiopus hammondii* - Quappen bestimmt.
Diese Untersuchung ist neben der Arbeit von Spieler (1997) und dem eigenen
Versuch die einzige ihrer Art, in der der Einfluss veränderter Wasservolumina
auf Kaulquappen temporärer Gewässer während unterschiedlicher Entwick-
lungsphasen untersucht wurde. Kaulquappen wurden in vier Versuchsgruppen
unter geringen Dichteverhältnissen in unterschiedlich schnell abnehmenden
bzw. zunehmenden Wasservolumina gehalten (10l → 0.5l, bzw. 0.5l → 10l). Die
Ergebnisse zeigten, wie schon im vorangegangenen Versuch, eine klare Über-
einstimmung mit dem Wilbur/Collins-Modell: Kaulquappen, die während der
zweiten Entwicklungshälfte einem zunehmenden Austrocknungsrisiko ausge-
setzt waren, reagierten wie erwartet mit einer Entwicklungsbeschleunigung, die
auf Kosten des Wachstums ging. Die Reaktion erfolgte in abgestufter Form, d.h.
je früher Quappen einem kritischen Wasservolumen ausgesetzt wurden, um so
früher metamorphosierten sie. Auch einzeln gehaltene Quappen zeigten den
gleichen adaptiven „trade-off“ unter sich verschlechternden Bedingungen. Um-
gekehrt verlangsamten Kaulquappen, deren Lage sich zunehmend verbesserte,

ihre Entwicklungsgeschwindigkeit zugunsten einer erhöhten Wachstumsrate, wenn auch nicht so deutlich, wie bei abnehmenden Wasservolumina. Spieler (1997, 1999) kommt in seinen Versuchen mit Kaulquappen der tropischen Art *Bufo maculatus* zu widersprüchlichen Ergebnissen: im ersten Versuchsansatz wurden die Quappen entweder von 640 ml auf 320 ml/Quappe oder von 320 ml auf 160 ml/Quappe umgestellt. Der Umstellungszeitpunkt lag sehr spät kurz vor Eintritt in die Metamorphose (G38). Trotz dieses späten Zeitpunkts beschleunigten Quappen der ersten Gruppe, die insgesamt weniger extremen Austrocknungsbedingungen ausgesetzt waren, wie erwartet ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums. Dagegen zeigten Tiere der zweiten Gruppe zwar signifikante Wachstumseinbußen, aber keine Entwicklungsbeschleunigung. In einem weiteren Versuch, wo Quappen bereits nach der Hälfte der Entwicklung (G33) auf veränderte Bedingungen umgestellt wurden, ergab sich das gleiche Bild einer fixierten Entwicklungsrate; hier wurden die Tiere grundsätzlich unter den kritischeren Wasserbedingungen gehalten und von 320 ml auf 160 ml/Quappe umgestellt.

Im eigenen Versuch hatten unterschiedliche Wasservolumina wie erwartet einen signifikanten Einfluss auf die Wachstumsraten der *Bombina variegata* - Quappen: Larven, die unter ungünstigeren Bedingungen aufwuchsen, hatten bereits nach der Hälfte der Entwicklung sowohl eine signifikant kleinere Körpergröße als auch ein signifikant geringeres Körpergewicht als Tiere aus Gruppen, die unter günstigeren Wasserstandsbedingungen aufwuchsen. Larven, die während der exponentiellen Wachstumsphase (NH32) und gegen Ende der Prämetamorphosephase (NH36) auf höhere Volumina umgestellt wurden, metamorphosierten signifikant größer als Larven, die ab diesen Entwicklungsstadien (HN32, HN36) in geringerem Wasservolumen aufwuchsen (Abb.6.1). Auch Quappen, die erst kurz vor Eintritt in den Metamorphoseklimax (G39) auf verschlechterte bzw. verbesserte Bedingungen umgestellt wurden, reagierten auf Veränderungen und verließen mit mittleren Metamorphosegrößen das Wasser. Parallel zur Metamorphosegröße verhielt sich das Metamorphosegewicht der Tiere der einzelnen Gruppen, wenn auch die Unterschiede weniger deutlich und nicht in allen Fällen signifikant waren (Abb.6.2).

Unabhängig vom Umstellungszeitpunkt zeigten die Larven aller Gruppen, die unter verschlechterten Wasservolumenbedingungen aufwuchsen, gegenüber der jeweiligen Parallelgruppe unter verbesserten Bedingungen eine leicht verkürzte Entwicklung, die allerdings zu schwach ausgeprägt war, um Signifikanzniveau zu erreichen (Abb.6.3).

Diese fast vollständige Fixierung der Entwicklungsrate lässt sich weder mit dem Wilbur/Collins-Modell (1973) noch mit dem dynamischen Allokationsmodell von Leips und Travis (1994) in Einklang bringen und steht im Widerspruch zu den Ergebnissen des letzten Kapitels (s. 5.3.1). Im Vergleich zu diesem Versuch zeigten die Quappen allerdings eine insgesamt stark verkürzte Entwicklungsdauer um mehr als eine Woche (26.1 Tage vs. 34.4 Tage), die sich nur bedingt durch die im Schnitt um 1°C höhere Aufzuchttemperatur erklären lässt. Ein schnelleres Durchlaufen einzelner Entwicklungsschritte dürfte Allokationsverschiebungen (z.B. ein Drosseln der Entwicklungsgeschwindigkeit zugunsten einer Wachstumssteigerung) erschweren. Dafür sprechen Newmans (1998) Ergebnisse: während *Scaphiopus couchii* - Quappen bei niedrigen Aufzuchttemperaturen auf eingeschränkte Futterverfügbarkeit mit Entwicklungsbeschleunigung reagierten und früher und kleiner an Land gingen als Quappen, die ad lib. gefüttert wurden, gab es zwischen den beiden Versuchsgruppen unter hohen Temperaturbedingungen keine Unterschiede in der Larvaldauer oder Metamorphosegröße. Möglicherweise führte die im Vergleich zum vorangegangenen Versuch niedrigere Ausgangskonzentration (450µS gegenüber 650µS) zu einer verringerten Stressbelastung und dadurch zu einer insgesamt beschleunigten Entwicklung (s. Kap.7, Abb.7.13). Alternativ wäre es möglich, dass die Kaulquappen eine grundsätzlich andere Entwicklungsstrategie verfolgten als im vorangegangenen Versuch: da Laich portionsweise in Pfützen verteilt wird (s. Kap.3), ist es nicht auszuschließen, dass, obwohl mehrere Gelegeportionen für den Versuchsansatz ins Labor geholt wurde, dennoch über die Auswahl von Kaulquappen gleicher Größe und gleichen Stadiums zu Beginn des Versuchs vermehrt Quappen eines Geleges angesetzt wurden, die genetisch bedingt eine höhere Entwicklungsgeschwindigkeit zeigten. Newman (1988b) wies in einem Kreuzungsexperiment nach, dass *Scaphiopus couchii*-Quappen, die genetisch

bedingt eine hohe Entwicklungsgeschwindigkeit aufwiesen, einen Fitnessvorteil in kurzlebigen Pfützen hatten. Im Gegenzug metamorphosierten sie in länger ausdauernden Pfützen signifikant kleiner als Kaulquappen, die eine geringere inhärente Entwicklungsgeschwindigkeit, aber dafür höhere phänotypische Plastizität zeigten.

Neben dem offensichtlichen Vorteil einer genetisch bedingten hohen Entwicklungsgeschwindigkeit für Kaulquappen, die in Pfützen mit hohem Austrocknungsrisiko aufwachsen (Leips et al. 2000), kann eine damit einhergehende Fixierung der Entwicklungsrate ebenfalls vorteilhaft sein, wenn sich dadurch zunehmend kritischere Habitatbedingungen nur auf das Wachstum, nicht aber auf die Entwicklungsgeschwindigkeit auswirken (s.a. Kap.7.4 und Kap.4.3.5).

7 Abiotische Gewässerfaktoren: Indikatoren für Habitatveränderungen und Austrocknungsrisiko?

7.1 EINLEITUNG

Wenn Kaulquappen in der Lage sind, ihre Entwicklungsgeschwindigkeit bei zunehmendem Austrocknungsrisiko des Laichgewässers auf Kosten des Wachstums zu beschleunigen (Kap.5) oder zumindest beizubehalten (Kap.4+6), müssen sie den Zustand sowie Veränderungen ihres Larvalhabitats wahrnehmen können. Da in den bisher beschriebenen Versuchen nur abiotische Faktoren eine Rolle spielen konnten, könnten entweder physikalische und/oder chemische Faktoren als Indiz für die herrschenden Gewässerbedingungen herangezogen werden. Kirschbaum (1979) z. B. konnte zeigen, dass Veränderungen des Wasserstands und der Leitfähigkeit bei dem schwach elektrischen, tropischen Fisch *Eigenmannia virescens* den Reproduktionszyklus steuerten: bei sinkender Leitfähigkeit, steigendem Wasserpegel und künstlicher Beregnung, Zustände, die unter natürlichen Verhältnissen Regenzeit signalisieren, erfolgte eine Reifung der Gonaden, während unter umgekehrten Verhältnissen, d.h. bei steigender Leitfähigkeit und sinkendem Wasserstand, die Gonaden zurückgebildet wurden. Jeder der erstgenannten Faktoren bildete einen "Zeitgeber", der das Wachstum der Gonaden anregte, aber nur alle drei Faktoren zusammen führten dazu, dass die Gonaden vollständig ausreiften, und die Tiere sich fortpflanzen konnten. Kirschbaum mutmaßte, dass die Fische Wasserstandsveränderungen über hydrostatische Druckveränderungen wahrnahmen. Juliano und Stoffregen (1994), die den Einfluss abnehmender Wasservolumina bei konstanter Ionenkonzentration an der nordamerikanischen Stechmückenlarve *Aedes triseriatus* untersuchten, die sich in Wasseransammlungen von Baumhöhlen entwickelt, fanden z.T. widersprüchliche Effekte: abnehmende Wasservolumina führten zu einer reduzierten Metamorphosegröße bei den Weibchen, nicht aber

den Männchen. Gleichzeitig war die Entwicklung der Weibchen in einem von zwei durchgeführten Experimenten beschleunigt, während die Männchen nicht auf das steigende Austrocknungsrisiko reagierten. Die Autoren vermuten, dass von den Weibchen entweder hydrostatische Druckveränderungen oder die Zeit oder Energie, die benötigt wird, um vom Boden des Wasserlochs bis zur Wasseroberfläche zu schwimmen, gemessen und als Indiz für das Austrocknungsrisiko verwendet wird. Pandian und Marian (1985), die den Einfluss unterschiedlicher Wasserstandshöhen auf die indische Froschart *Rana tigrina*, deren Larven in temporären Gewässern aufwachsen, untersuchten, fanden dagegen in einem Bereich von 2.5 bis 55 cm Wassertiefe keinen Einfluss des Wasserstands auf die Entwicklungsgeschwindigkeit oder die Metamorphosegröße der Quappen. Allerdings hielten die Autoren in ihren Untersuchungen den jeweiligen Wasserstand konstant. Denvers et al. (1998) umfangreiche Laboruntersuchungen an *Scaphiopus hammondii* zeigten (s. Kap.6), dass die Kaulquappen sowohl auf reduzierte als auch auf erhöhte Wasservolumina adaptiv reagierten. Folgeexperimente ergaben, dass die Entwicklung der Quappen ebenfalls beschleunigt war, wenn das Wasservolumen konstant blieb, aber der zur Verfügung stehende Wasserpegel durch manipulierbare Beckenböden kontinuierlich abnahm. Um in Erfahrung zu bringen, ob bei abnehmendem Wasservolumen der abnehmende Wasserstand oder steigende Ionenkonzentrationen eine Rolle spielten, benutzten die Autoren einen Versuchsansatz, in dem die Quappen in konstanten Volumina gehalten wurden, ihnen aber durch ein vertikal verschiebbares Gitter ein zunehmend verringertes Schwimmvolumen zur Verfügung stand. Auch hier metamorphosierten die Versuchstiere signifikant schneller und kleiner als die Kontrolltiere; allerdings waren die Auswirkungen deutlich geringer als in dem vorhergehenden Versuch. Die Autoren kommen zu dem Schluss, dass die Kaulquappen Wasserstandsveränderungen wahrnehmen und adaptiv darauf reagieren können, ohne dass Ionenkonzentrationsveränderungen vorliegen müssen. Ungeklärt blieb, wie die Tiere den relativen Wasserstand maßen. Neben der abnehmenden Wassertiefe misst man im Freiland nach länger andauernden regenfreien Perioden in temporären Pfützen deutlich zunehmende Ionenkonzentrationen, die je nach Untergrund und Bewuchs der Pfütze sowie

Dichte und Besatz mit Kaulquappen sehr hohe Werte erreichen können (s. Anhang E; Williams 1987). Bisher ist der Einfluss unterschiedlicher Ionenkonzentrationen auf das Wachstum und die Entwicklung von Anurenlarven nicht untersucht worden. Juliano und Stoffregens (1994) diesbezügliche Untersuchungen an *Aedes triseriatus* ergaben widersprüchliche Ergebnisse: erhöhte Ionenkonzentrationen führten, anders als erwartet, zu einem signifikant höheren Metamorphosegewicht sowohl der Weibchen als auch der Männchen. Gleichzeitig hatten die Männchen eine signifikant verlängerte Larvalzeit, nicht aber die Weibchen. In einem Wiederholungsversuch, bei dem mehr Tiere pro Behälter überlebten und somit eine höhere Dichte herrschte, konnte kein Einfluss erhöhter Ionenkonzentrationen auf das Wachstum oder die Entwicklung der Larven nachgewiesen werden. Gleichzeitig waren die Versuchstiere des Wiederholungsansatzes im Gegensatz zum ersten Versuch unterschiedlicher Herkunft, so dass neben reinen Dichteeffekten, die statistisch nicht signifikant waren, auch der unterschiedliche genetische Hintergrund eine Rolle gespielt haben kann. Das erhöhte statt wie erwartet niedrigere Metamorphosegewicht der Tiere im ersten Versuch führten die Autoren auf möglicherweise erhöhtes bakterielles Wachstum dank höherer Ionenkonzentrationen zurück, das wiederum als verbesserte Nahrungsgrundlage für *A. triseriatus* diente.

Unter den Ionen, die sich bei abnehmendem Wasserspiegel anreichern, könnte Ammoniak als Hauptexkretionsprodukt der meisten wasserlebenden Organismen eine wesentliche Rolle spielen. Ammoniak hat eine hohe Zelltoxizität (Hochachka und Somero 1980). Durch notwendige Detoxifizierungsprozesse, wie sie für die Regenbogenforelle nachgewiesen sind (Fromm und Gilette 1968), könnten erhöhte Ammoniumkonzentrationen rein physiologisch einen negativen Einfluss auf die Entwicklung und/oder das Wachstum eines Organismus haben oder alternativ unterhalb toxischer Schadschwellen als Signal für sich verschlechternde Umweltbedingungen dienen. Carpenters (1982) Laboruntersuchungen an den Mückenlarven von *Aedes triseriatus* zeigten, dass erhöhte Ammoniumkonzentrationen (9.1 mg/l) sich negativ auf das Wachstum und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere auswirkten. Auch Kurihara (1983) nahm an, dass das Wachstum in Bambusstümpfen lebender Mosquitolarven durch

hohe Ammoniumkonzentrationen gehemmt wurde. Bei Amphibienlarven fanden de Wijer et al. (1997) einen negativen Einfluss erhöhter NH_4NO_3 -Konzentrationen auf das Überleben und die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Rana temporaria* - Quappen, während gleichzeitig das Metamorphosegewicht der überlebenden Quappen signifikant erhöht war. Erhöhte $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -Konzentrationen hatten dagegen keinen Einfluss auf die Länge der Larvalperiode, führten aber ebenfalls zu einem signifikant höheren Metamorphosegewicht. Schmuck et al. (1994) konnten dagegen bei einer tropischen (*Hyperolius viridiflavus ommatostictus*) und einer einheimischen Anurenart (*Bufo bufo*) zeigen, dass die Quappen unter erhöhten Ammoniumkonzentrationen von der Ammoniak- zur Harnstoffausscheidung übergingen und somit aktiv dem weiteren Anstieg toxischer Stoffwechselendprodukte in ihrer Umgebung entgegenwirkten. Eine weitere tropische Riedfroschart (*Hyperolius marmoratus taeniatus*) tolerierte dagegen hohe Ammoniumkonzentrationen.

7.2 MATERIAL UND METHODE

Die folgenden Versuche waren, abgesehen von dem jeweilig zu untersuchenden Faktor, soweit wie möglich (s. a. 6.2) analog zu den vorangegangenen Versuchen (s. 5.2.1, 6.2) aufgebaut. Abweichungen von den Rahmenbedingungen des Ausgangsversuches sind jeweils unter den einzelnen Versuchen aufgeführt.

7.2.1 Wasserstandsversuch

In diesem Versuch wurde der Wasserstand, nicht aber das Wasservolumen (750 ml) verändert.

- HH konstant hoher Wasserstand, entsprechend der HH-Gruppe im Ausgangsversuch (h=4,4 cm)
- NN konstant niedriger Wasserstand (h=2,2 cm)
- HN der Wasserstand wurde in der zweiten Entwicklungshälfte verringert
- NH der Wasserstand wurde in der zweiten Entwicklungshälfte erhöht

Die Tiere unter niedrigen Wasserstandsbedingungen (N) wuchsen in Polystyrolgefäßen mit den Maßen 19x19 cm auf, die in der Mitte mit einem verzinkten Drahtgitter unterteilt waren. Somit stand den Kaulquappen die gleiche Schwimmgrundfläche wie in den H-Gruppen (19x9.5 cm) zur Verfügung, denn die Größe der Grundfläche kann einen Einfluss auf das Wachstum und die Entwicklung haben (Adolph 1931, John und Fusaro 1981). In jeweils zwei zusätzlichen Gefäßen mit 19x19 cm Grundfläche (siehe N-Gruppe) bzw. 19x9.5 cm (siehe H-Gruppe) wurde die Wassertemperatur mit einem Datenlogger fortlaufend registriert, und an den Messtagen die Verdunstungsrate bestimmt. Des Weiteren wurden bei jeweils zwei Tieren jeder Versuchsgruppe während des Wasserwechsels der Ammoniumgehalt des Haltungswasser und der O₂-Gehalt bestimmt. Die Raumtemperatur betrug während des Versuchs 25.1 ± 1.3 °C.

7.2.2 Ionenkonzentrationsversuche

In einer Versuchsserie wurde der Einfluss veränderter Ionenkonzentrationen untersucht. Wasserstands- und Volumenänderungen wurden weitestgehend vermieden, während durch unterschiedlich häufige Wasserwechsel in den einzelnen Gruppen eine unterschiedlich starke Ionenakkumulation erfolgte.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die Unterschiede in den Versuchsbedingungen der einzelnen Ionenkonzentrationsversuche:

	1993	1994	1995
Wasserwechsel nach	2 d / 6 d	2 d / 4 d	2 d / 6 d
Leitfähigkeit/ Ausgangswert (μ S)	650	150	150
Futter	TetraTabimin	rein pflanzl. Tab.	TetraTabimin/ pflanzl. Tabl.: 1:9
Licht	L:D=14:10	L:D=14:10	L:D=14:10
Verdunstungsrate zwischen zwei Was- serwechseln	ohne Deckel 13-19%/ 46-48%	mit Deckel 0-1% / 4-6%	mit Deckel 0-1% / 8-10%

Tab.7.1: Unterschiede in den Versuchsbedingungen der einzelnen Versuche 1993-1995.

Die Tiere wurden in allen Versuchen einzeln in 250 ml Wasser gehalten, das entspricht den N-Gruppen mit ungünstigen Bedingungen im Ausgangsversuch (Kap.5). In den beiden späteren Versuchen wurden die Gefäße mit Deckeln abgedeckt, um die Verdunstungsrate zu minimieren. Die Deckel waren mit Löchern versehen, um einen ungehinderten Gasaustausch zu gewährleisten. Mit der unterschiedlichen Ausgangsleitfähigkeit nach einem Wasserwechsel in den Versuchen '93 und '94/'95 sollte der absolute Einfluss der Ionenkonzentration näher untersucht werden, wobei 150 μ S eher Freilandwerten nach einem Regen, 650 μ S dagegen Werten nach einer längeren Trockenperiode entsprachen (s. Anhang E, Kap.8). Während 1993 und 1995 der seltenere Wasserwechsel erst nach 6 Tagen erfolgte, wurde 1994 analog zum Ausgangsversuch bereits nach vier Tagen das Wasser gewechselt. Um eine gleichmäßige Behandlung der Tiere aller Versuchsgruppen zu gewährleisten, wurden auch die Tiere der Gruppen, in denen

das Wasser seltener gewechselt wurde, alle zwei Tage vorsichtig aus dem Wasser gekeschert.

1993 wurden vor jedem Wasserwechsel die Leitfähigkeit (Fa. WTW, LF 196), die Ammoniumkonzentration und der Sauerstoffgehalt (Fa. WTW, OXI 96) im Haltungswasser von je zwei Quappen pro Gruppe bestimmt, während 1994 und 1995 zusätzlich noch der pH-Wert sowie der Nitrit-, Nitrat- und Phosphatgehalt gemessen wurden. Die kalorimetrische Analyse der einzelnen Ionen wurde mit einem Photometer MPM 3000 der Fa. WTW durchgeführt. Die Wasseranalyse wurde 1994 bei jeweils drei Tieren pro Gruppe durchgeführt, während 1995 das Haltungswasser aller Tiere einer Gruppe gepoolt wurde. Eine Sauerstoffbestimmung wurde 1995 nicht mehr durchgeführt, da sich in den vorangegangenen Versuchen keine oder nur geringfügige Unterschiede im insgesamt hohen Sauerstoffgehalt zwischen den Gruppen ergeben hatten (s. Tab.7.4).

7.2.3. Ammoniumkonzentrationsversuch

Mit diesem Versuch sollte geklärt werden, ob die Akkumulation von Exkretionsprodukten der Kaulquappen, also erhöhte Ammoniumkonzentrationen wie man sie in austrocknenden Pfützen erwarten sollte, als Indiz für eine Verschlechterung der Gewässersituation herangezogen wird und zu einer beschleunigten Entwicklung auf Kosten einer geringeren Metamorphosegröße führt.

Die Quappen aller Gruppen wurden in 750 ml Wasser gehalten. Gruppen mit zusätzlichem Ammonium (+Gruppen) wurde alle vier Tage 8.0 mg NH_4^+ /l während des Wasserwechsels in Form von pH-neutralem Ammoniumhydrogencarbonat $\text{NH}_4(\text{HCO}_3)$ zugesetzt. Ähnliche Konzentrationen werden im Freiland in

Pfützen mit hohen Kaulquappendichten gemessen, die kurz vor der Austrocknung stehen (s. auch Anhang H). Durch Diffusion reduzierte sich der Ammoniumgehalt der +Gruppen innerhalb von vier Tagen von 8 mg/l z.T. auf 6 mg/l, lag aber immer deutlich über dem der Gruppen ohne Ammoniumzusatz.

- kein zusätzliches Ammonium
- ++ konstante Zugabe von 8.0 mg NH₄⁺/l
- + - Zugabe von 8.0 mg NH₄⁺/l in der ersten Entwicklungshälfte
- + Zugabe von 8.0 mg NH₄⁺/l in der zweiten Entwicklungshälfte

Die mittlere Raumtemperatur betrug 25.7±2.2 °C.

In zwei der Versuche war es notwendig, drei Tiere (Versuch 7.2.1) bzw. fünf Tiere (Versuch 7.2.2/1993) vorübergehend aufgrund einer leichten Verpilzung des Schwanzsaumes mit einem Fungizid (FUNGIZONE[®] der Fa. GIBCO) in der Dosierung 0,25mg/ml zu behandeln. FUNGIZONE[®] wird in der Medizin bei Zellkulturen in einer 10fach stärkeren Dosierung eingesetzt und hat keine entwicklungs- oder wachstumshemmende Wirkung, wie sich in einem Kontrollexperiment mit *B. variegata* bestätigte (s. Anhang F). Im Gegenteil, bei Daueranwendung hatte es einen positiven Einfluss auf das Gewicht, nicht aber auf die Körperlänge oder die Entwicklung der Versuchstiere (Anhang F). Die Auswertung der Ergebnisse führte unter Berücksichtigung oder Ausschluss der Fungizid-behandelten Tiere zu denselben Ergebnissen.

STATISTISCHE AUSWERTUNG

Gruppenunterschiede in Wachstum und Entwicklung wurden nach der Hälfte der Entwicklung, soweit die Daten normalverteilt waren und homogene Varianzen

besaßen, mit dem Student t-Test analysiert, ansonsten mit dem U-Test für nicht-parametrische Daten getestet. Analog wurden die Metamorphosedaten der Tiere der einzelnen Gruppen einer parametrischen oder nicht-parametrischen (H-Test von Kruskal-Wallis) Varianzanalyse unterzogen. Entsprechend wurden ermittelte Gruppenunterschiede mit Scheffe'-Anschlusstests für normalverteilte Daten oder aber mit einem Tukey-ähnlichen Test für nicht-parametrische Daten (Zar 1984) weiteranalysiert. Physikalische und chemische Wasserparameter der einzelnen Versuchsgruppen wurden mit dem Student t-Test verglichen. Bei Ammonium- und anderen Ionenkonzentrationsmessungen wurde der Wilcoxon-Paardifferenztest verwendet, da die Ionenkonzentrationen mit zunehmender Entwicklung und Größe der Kaulquappen ansteigen und nicht unabhängig voneinander sind.

7.3 ERGEBNISSE

7.3.1 Wasserstandsversuch

Veränderungen in der Wasserstandshöhe hatten keinen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Quappen: die Tiere der einzelnen Versuchsgruppen zeigten insgesamt eine relativ schnelle Entwicklung von weniger als 30 Tagen und unterschieden sich nicht in der Länge ihrer Entwicklungsdauer ($H=1.86$, $p=0.60$, Abb.7.1). Tiere, die in der zweiten Entwicklungshälfte mit einem höheren Wasserstand aufwuchsen, hatten ein höheres Metamorphosegewicht und eine größere Körperlänge; allerdings waren diese Unterschiede statistisch nur für den Körperlängenunterschied ($H=10.78$, $p=0.01$) signifikant (Metamorphosegewicht: $H=4.86$, $p=0.18$).

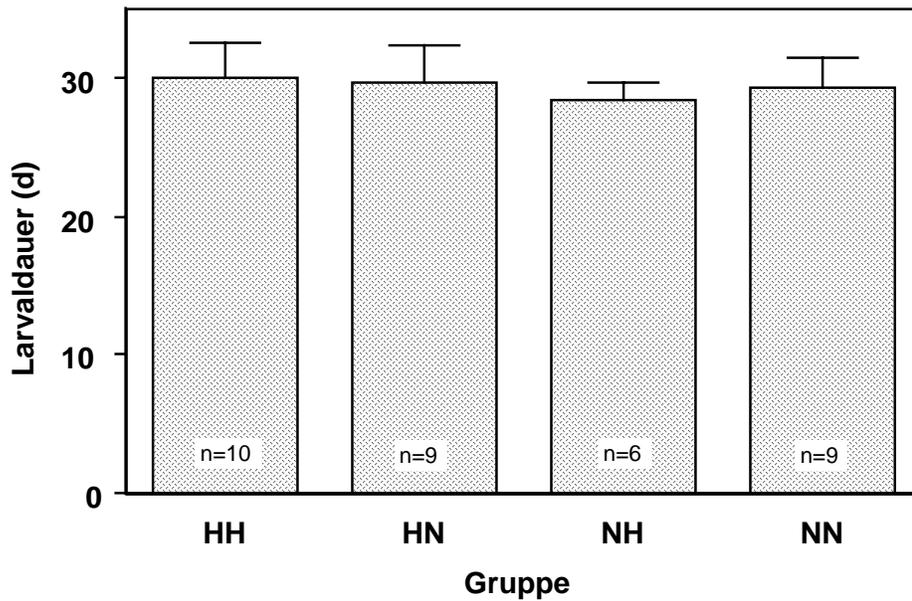


Abb.7.1: Mittlere Entwicklungsdauer der Quappen der vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose. H: 4,4 cm; N: 2,2 cm Wassertiefe.

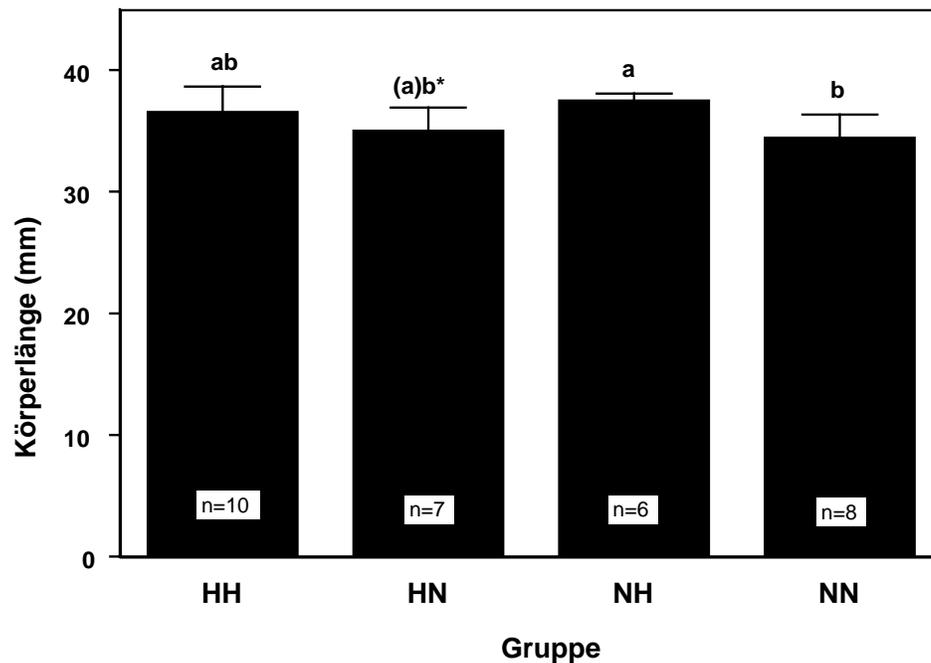


Abb.7.2: Mittlere Körperlänge (\pm SD) der *B. variegata*-Kaulquappen der vier Versuchsgruppen während des Metamorphoseklimaxstadiums. Der * gibt eine deutliche Tendenz zur statistischen Signifikanz wieder.

Tiere der NH-Gruppe mit erhöhtem Wasserstand verließen das Wasser signifikant größer als Tiere der NN-Gruppe mit konstant niedrigem Wasserstand ($Q=3.14$, $p=0.005$) und trendmäßig größer als die Tiere der HN-Gruppe mit erniedrigtem Wasserstand ($Q=2.51$, $p=0.07$; Abb.7.2), während sie sich in der Metamorphosegröße nicht von den Tieren der HH-Gruppe mit konstant hohem Wasserstand unterschieden ($Q=1.48$, $p>0.05$).

Betrachtet man die stadienspezifische Wachstumsrate (mm/Stadium) in der zweiten Entwicklungshälfte bis zu dem Zeitpunkt, bevor die metamorphosebedingte Körperlängenreduzierung einsetzt (G32-G40), so zeigt sich, dass sich die Wachstumsraten der Quappen in den verschiedenen Versuchsgruppen signifikant voneinander unterschieden ($H=12.9$, $p<0.005$, Abb.7.3): Anschlusstests ergaben, dass die Wachstumsrate der Tiere der HN-Gruppe (10.8 ± 1.7 mm) mit verringertem Wasserstand in der Tendenz unter der der HH-Gruppe mit konstant hohem Wasserstand (12.5 ± 1.1 mm; $Q=2.54$, $p=0.07$; Tukey-type Test, Zar 1984) und signifikant unter der der NH-Gruppe (13.0 ± 1.5 mm; $Q=2.72$, $p<0.05$) lag; auch die Wachstumsrate der Tiere der NN-Gruppe (11.3 ± 1.9 mm) war niedriger als die der HH- oder NH-Gruppen, ohne sich jedoch signifikant zu unterscheiden.

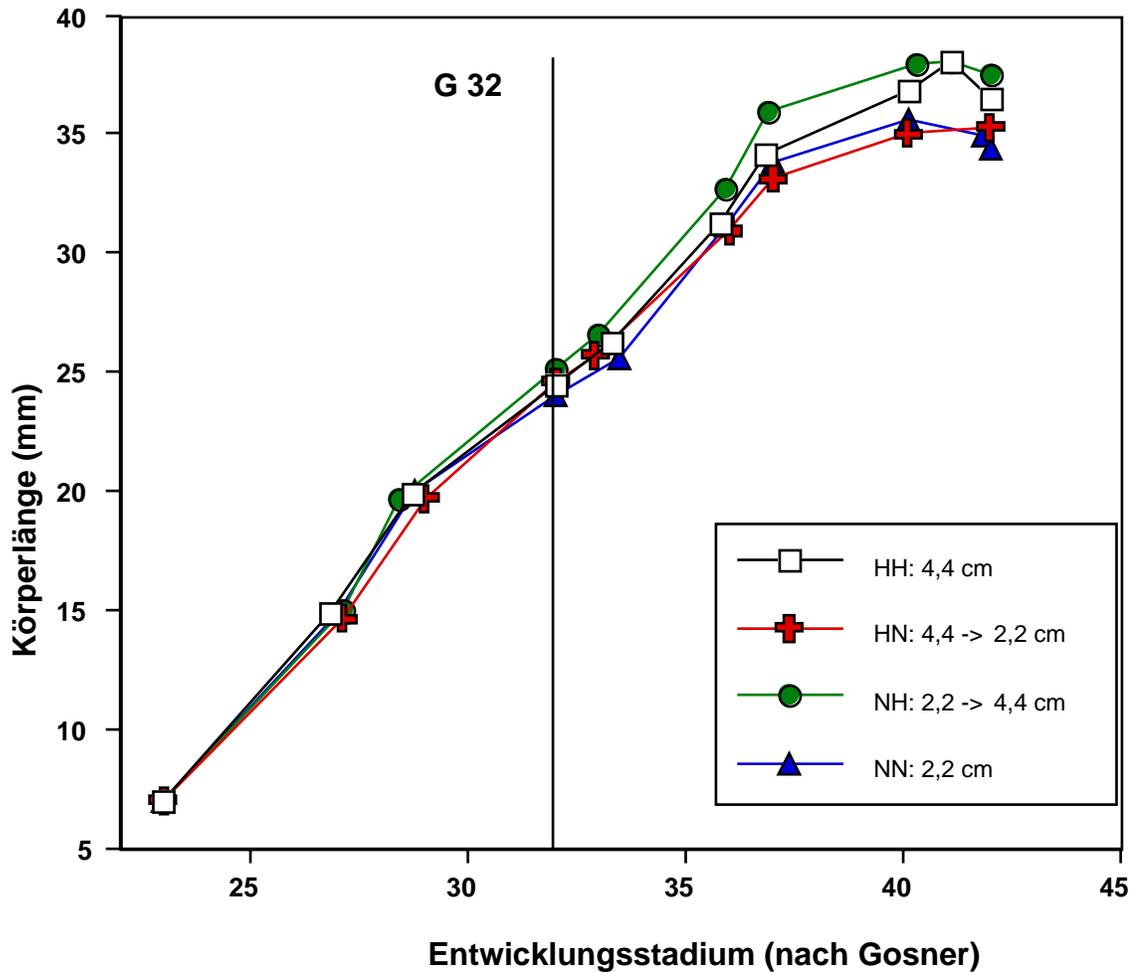


Abb.7.3: Stadienspezifische Wachstumsraten der Quappen in den vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose.

Die Wassertemperatur ($t=0.72$, $p=0.49$) und der Ammoniumgehalt ($z=0.94$, $p=0.35$) unterschieden sich nicht in den Gefäßen mit unterschiedlich hohem Wasserstand. Der O_2 -Gehalt war in allen Gruppen hoch und lag fast durchgängig über 80%, dennoch war er in den N-Gruppen mit niedrigem Wasserstand (7.5 ± 0.4 mg/l) signifikant höher als in den H-Gruppen (7.0 ± 0.5 mg/l; $t=-2.45$, $p=0.03$). Auch die Verdunstungsraten lagen bei den N-Gruppen mit niedrigem Wasserstand signifikant höher ($19.4 \pm 3.5\%$) als bei den H-Gruppen ($8.6 \pm 3.7\%$; $t=-4.26$, $p=0.005$).

7.3.2 Ionenkonzentrationsversuche

Die Häufigkeit des Wasserwechsels und die damit verbundene Veränderung der Ionenkonzentration hatte in den drei Versuchen einen unterschiedlichen Einfluss auf die Metamorphosegröße bzw. -gewicht sowie die Länge der Larvaldauer der Tiere der einzelnen Versuchsgruppen. Die Tiere 1993 zeigten sowohl signifikante Unterschiede in der Metamorphosegröße ($F=19.3$, $p<0.0001$) als auch im Metamorphosegewicht ($F=14.9$, $p\leq 0.0001$), wobei die Tiere unter konstant günstigen (OO) sowie verbesserten Bedingungen (SO) signifikant größer (Abb.7.4) und schwerer an Land gingen (Abb.7.5).

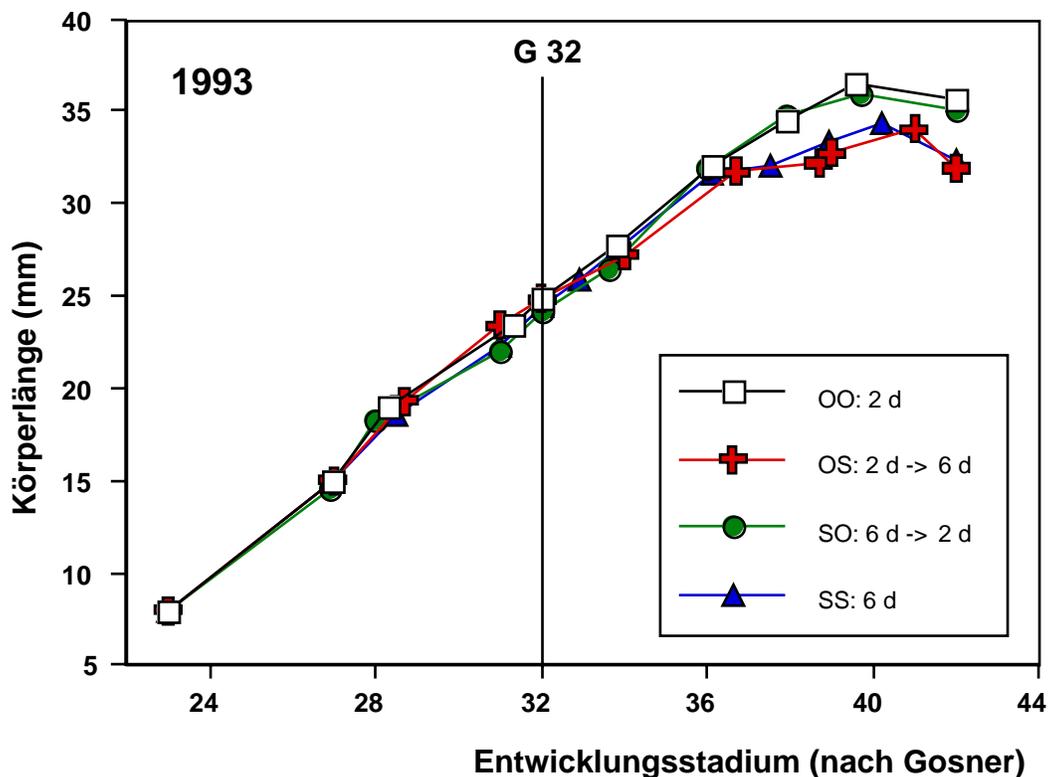


Abb.7.4: Stadienabhängige Körperlängenentwicklung.
O=2-tägiger („oft“), S=6-tägiger Wasserwechsel („selten“).

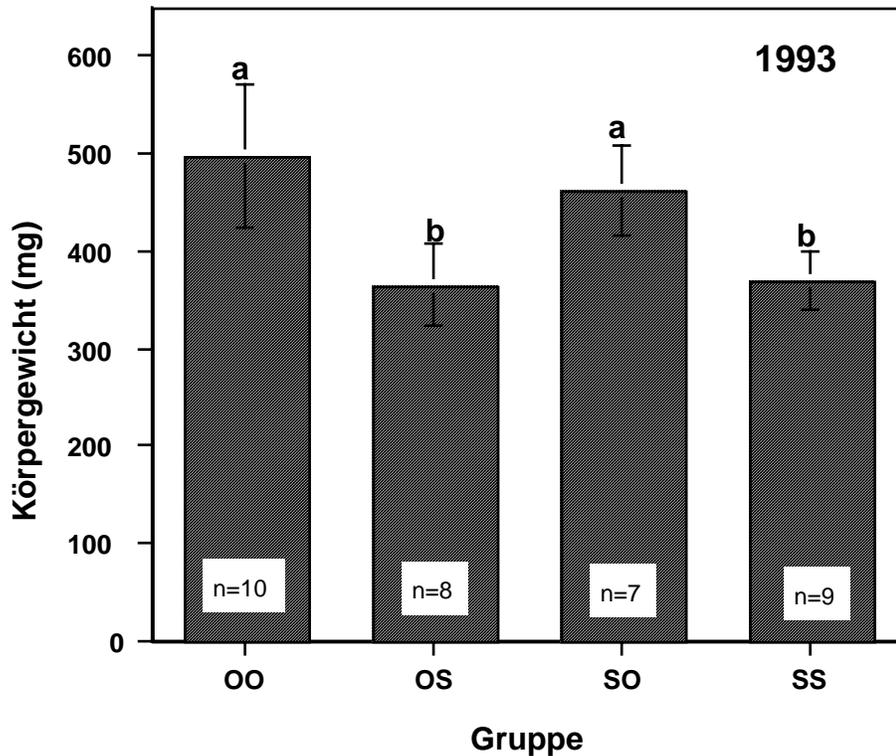


Abb.7.5: Mittleres Körpergewicht (\pm SD) der Tiere der vier Versuchsgruppen während der Metamorphose. O=2-tägiger, S=6-tägiger Wasserwechsel.

1994 unterschieden sich die Tiere der einzelnen Versuchsgruppen im Metamorphosegewicht ($n=28$, $F=4.82$, $p<0.01$), nicht aber in der Metamorphosegröße ($F=1.78$, $p=0.18$), wobei die Quappen insgesamt größer und schwerer metamorphosierten als 1993 (Tab.7.2). Die Tiere unter verbesserten Ionenkonzentrationsbedingungen (SO) waren signifikant schwerer als die Tiere der SS-Gruppe ($p=0.03$) und der OS-Gruppe ($p=0.05$).

	1993	1994	1995
<u>Körperlänge (mm)</u>			
OO	35.6 ± 1.3	OO 38.3 ± 1.7	OO 41.2 ± 1.1
SS	32.3 ± 1.2	SS 37.2 ± 1.3	SS 40.3 ± 1.2
OS	31.9 ± 1.1	OS 37.3 ± 2.1	OS 39.8 ± 2.6
SO	35.0 ± 1.3	SO 39.3 ± 2.3	SO 39.1 ± 2.2
<u>Körpergewicht (mg)</u>			
OO	498 ± 73	OO 665 ± 73	OO 829 ± 46
SS	369 ± 30	SS 572 ± 29	SS 801 ± 59
OS	365 ± 42	OS 589 ± 108	OS 757 ± 119
SO	462 ± 46	SO 724 ± 101	SO 737 ± 117
<u>Entwicklungsdauer (d)</u>			
OO	31.4 ± 2.6	OO 22.2 ± 1.1	OO 24.0 ± 1.9
SS	33.9 ± 2.4	SS 25.5 ± 1.9	SS 26.3 ± 1.6
OS	32.4 ± 3.5	OS 24.8 ± 1.7	OS 25.0 ± 1.8
SO	31.6 ± 2.4	SO 25.0 ± 2.0	SO 25.4 ± 1.7
<u>Wasserwechsel</u>			
O/S:	2/6 d	2/4 d	2/6 d
<u>T (°C):</u>	24.8 ± 0.9	28.1 ± 0.8	21.3 ± 1.2

Tab.7.2: Übersicht über die Metamorphosedaten (Mittelwert ± Standardabweichung) der Tiere der einzelnen Gruppen für die Versuche 1993-1995. Des Weiteren sind die Wasserwechselhäufigkeit sowie die mittlere Raumtemperatur (± SD) für den jeweiligen Versuch angegeben.

Aus dem Versuch 1995 gingen die größten und schwersten Tiere hervor. Weder in der Metamorphosegröße ($n=34$, $H=6.4$, $p>0.05$) noch im Metamorphosegewicht ($H=3.4$, $p>0.05$) bestanden statistisch signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen, obwohl die Tiere unter anfangs günstigeren Ionenkonzentrationen (OO, OS) nach der ersten Entwicklungshälfte signifikant größer ($t=2.85$, $p<0.008$) und schwerer ($t=3.36$, $p<0.003$) waren als die Tiere unter erhöhten Ionenkonzentrationen (SS, SO) (Abb.7.6, Tab.7.3).

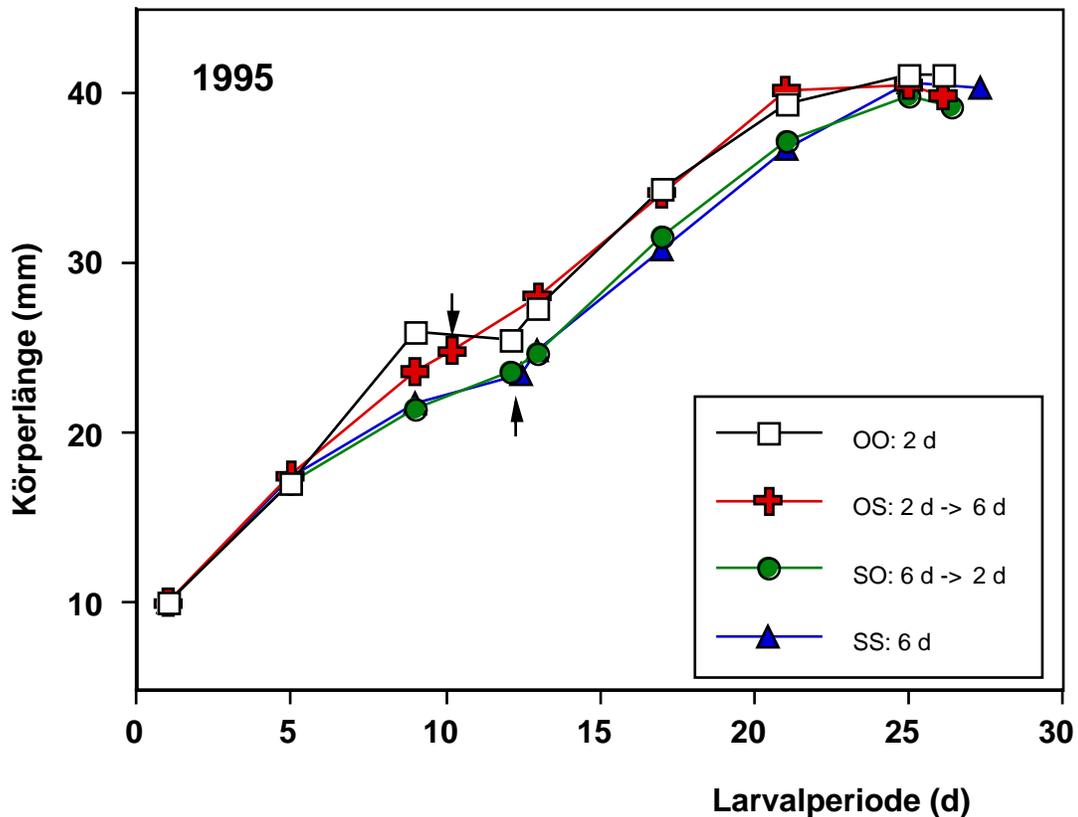


Abb.7.6: Wachstumsverlauf der Kaulquappen in den vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose. Die Pfeile geben die Umstellung der Versuchsbedingungen in den beiden experimentellen Gruppen an.

Nur im Versuchsansatz 1994 ergaben sich signifikante Unterschiede in der Entwicklungsdauer bis zur Metamorphose zwischen den Tieren der einzelnen Grup-

pen (1993: $F=1.52$, $p=0.22$, 1994: $F=5.25$, $p=0.006$, 1995: $H=2.8$, $p>0.05$), die sich bereits nach der ersten Hälfte der Entwicklung manifestiert hatten ($t=-3.9$, $p=0.0007$; Tab.7.3, Abb. 7.7): die Tiere der Gruppen OO und OS, die einer geringeren Ionenakkumulation ausgesetzt waren, erreichten das mittlere Entwicklungsstadium G32 signifikant schneller (11.4 ± 1.2 d) als die Quappen der beiden Gruppen mit erhöhten Ionenkonzentrationen (13.5 ± 1.5 d). Jedoch metamorphosierten nur die Tiere der OO-Gruppe signifikant schneller als die Tiere der anderen Gruppen (Abb.7.7, Tab.7.3).

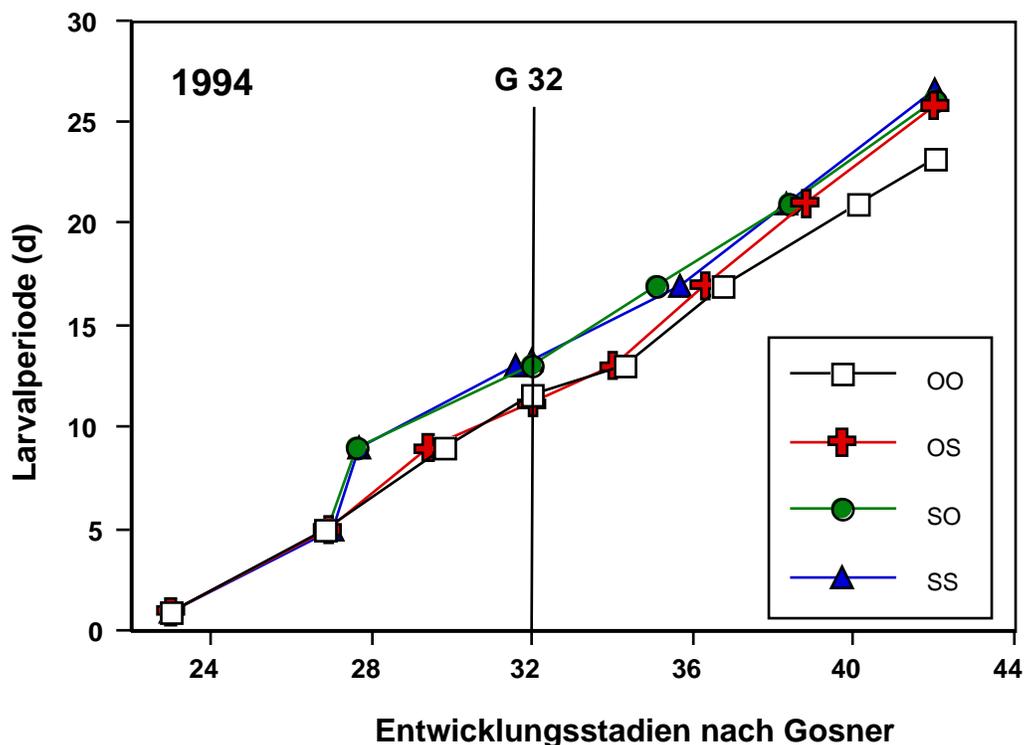


Abb.7.7: Entwicklungsverlauf der Kaulquappen der vier Versuchsgruppen.

Die Tiere des Versuchsansatzes 1994 hatten, entsprechend der im Vergleich am höchsten herrschenden Raumtemperatur, die kürzeste mittlere Entwicklungsdauer von nur dreieinhalb Wochen (Tab.7.2). Doch trotz niedrigster Zimmertemperatur metamorphosierten auch die Quappen aus dem dritten

Versuch 1995 wesentlich schneller als die Tiere 1993 und nur geringfügig langsamer als die Quappen des zweiten Versuchs. Ein Einfluss des Futters (Tab.7.1) auf die Entwicklungsgeschwindigkeit kann an dieser Stelle ebenfalls ausgeschlossen werden: wie ein Kontrollversuch ergab, entwickelten sich Quappen, die mit proteinhaltigerem Futter gefüttert wurden, schneller als rein pflanzlich ernährte Quappen (Anhang G), während in dieser Versuchsserie die Quappen, die mit tierproteinhaltigem TetraTabimin gefüttert wurden (1993), die langsamste Entwicklung zeigten.

Entwicklungsstadium		1993	1994	1995
G 32	LD	n.s.	***	n.s.
	KL	n.s.	n.s.	**
	KG	n.s.	n.s.	**
G 42	LD	n.s.	** (OO < OS,SO,SS)	n.s.
	KL	***	n.s.	n.s.
	KG	***	* (außer OO)	n.s.

Tab.7.3: Übersicht über statistisch signifikante Unterschiede in der Körperlänge, im Körpergewicht und der Entwicklungsdauer der Tiere der einzelnen Gruppen nach der Hälfte der Entwicklung (G32) und zum Metamorphosezeitpunkt in den verschiedenen Versuchsansätzen.

LD=Larvaldauer, KL=Körperlänge, KG=Körpergewicht. * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001.

Die Verdunstungsraten waren im Versuchsansatz 1993, als die einzelnen Gefäße nicht mit Deckeln abgedeckt waren, sehr hoch und betragen in den S-Gruppen entsprechend der Wasserwechselfrequenz das dreifache der O-

Gruppen (Tab.7.4). In den Jahren 1994 und 1995, in denen die Haltungsgefäße mit perforierten Deckeln versehen waren, spielte die Verdunstungsrate keine Rolle mehr.

	1993	1994	1995
Wasserwechsel	2d / 6 d	2d / 4 d	2d / 6 d
O ₂ -Konzentration (mg)	6.8±0.4/7.0±0.4	5.4±0.3/5.8±0.4	-
pH-Wert	-	7.8±0.1/7.9±0.2	7.6±0.1/7.9±0.2
Verdunstung (%)	16±4 / 45±4	2±1 / 5±2	1±0 / 4±0

Tab.7.4: Mittlere Sauerstoffkonzentrationen, pH-Werte und Verdunstungsraten für die Gruppen mit unterschiedlich häufigem Wasserwechsel in den Versuchsansätzen von 1993-1995.

Der O₂-Gehalt lag in den Versuchsansätzen 1993 und 1994 insgesamt relativ hoch mit jeweils über 70%. 1993 war kein Unterschied in der O₂-Konzentration zwischen den einzelnen Versuchsgruppen zu beobachten ($t=-1.02$, $p=0.33$), während 1994 die Gruppen mit häufigerem Wasserwechsel einen signifikant niedrigeren Sauerstoffgehalt aufwiesen ($t=2.68$, $p=0.01$; Tab.7.4), der auf ein geringes Algenwachstum in den S-Gruppen hindeutet. Die pH-Werte unterschieden sich 1994 zwischen den Versuchsgruppen unterschiedlicher Ionenkonzentration nicht signifikant ($t=0.80$, $p=0.43$), während 1995 die pH-Werte in den Gruppen mit häufigerem Wasserwechsel signifikant niedriger lagen, aber auch hier waren die Unterschiede absolut betrachtet nur geringfügig ($t=-3.13$, $p=0.02$; Tab.7.4). Die Ionenkonzentration war 1993 bereits im Versuchsansatz mit einem Ausgangswert von 650 μ S gegenüber 1994 und 1995 mit jeweils 150 μ S deutlich höher und zeigte darüber hinaus einen wesentlich stärkeren Anstieg, sowohl in den

Gruppen mit häufigem als auch mit seltenerem Wasserwechsel (Abb.7.8), der wohl auf das unterschiedliche Futter zurückzuführen ist. Während 1993 im Verlauf der Larvalperiode kein zeitlicher Trend in der Zunahme der Ionenkonzentration zu beobachten war, nahm in den anderen beiden Jahren die Ionenkonzentration in allen Gruppen mit zunehmendem Wachstum und fortschreitender Entwicklung der Tiere zu (Abb.7.8). 1993 lagen die Ionenkonzentrationen bei den Tieren mit seltenerem Wasserwechsel durchgängig ungefähr doppelt so hoch wie bei den Tieren mit häufigem Wasserwechsel (Wilcoxon Paardifferenztest: $z=2.02$, $p=0.04$; Abb.7.8). 1994, als in den S-Gruppen bereits nach vier Tagen der Wasserwechsel erfolgte, war kein signifikanter Unterschied in der Ionenkonzentration zwischen den Gruppen zu finden ($z=1.21$, $p>0.05$). 1995 zeigten die Gruppen mit seltenerem Wasserwechsel über die gesamte Entwicklungszeit eine zunehmend höhere Ionenkonzentration als die O-Gruppen (Abb.7.8; $z=1.80$, $p=0.06$).

Betrachtet man einzelne Ionen, insbesondere die Ammoniumkonzentration, die als Wasserqualitätsindikator eine Rolle spielen könnte, so ergibt sich für die verschiedenen Versuchsansätze folgendes Bild:

Die Ammoniumkonzentrationen im Versuchsansatz 1993 lagen weit unter den 1994 und 1995 gemessenen Konzentrationen und unterschieden sich nicht signifikant zwischen den einzelnen Gruppen (Wilcoxon Paardifferenztest: $z=0.4$, $p=0.68$; Abb.7.9). 1994 und 1995 fand offensichtlich trotz der zahlreichen Belüftungslöcher in den Gefäßdeckeln, die eine zu starke Verdunstung verhindern sollten, nur ein ungenügender Gasaustausch statt; die Ammoniumkonzentrationen nahmen in beiden Jahren mit dem Entwicklungsverlauf der Tiere deutlich zu und lagen in den S-Gruppen mit seltenerem Wasserwechsel durchgängig über denen der O-Gruppen (1994: $z=2.02$, $p=0.04$; 1995: $z=2.02$, $p=0.04$; Abb.7.9). Auch der Gesamtstickstoffgehalt im Wasser, berechnet aus den gemessenen

Ammonium-, Nitrit- und Nitratwerten, lag in den S-Gruppen durchgängig über dem der O-Gruppen (1994: Wilcoxon Paardifferenztest: $z=2.02$, $p=0.04$, 1995: $z=1.8$, $p=0.06$).

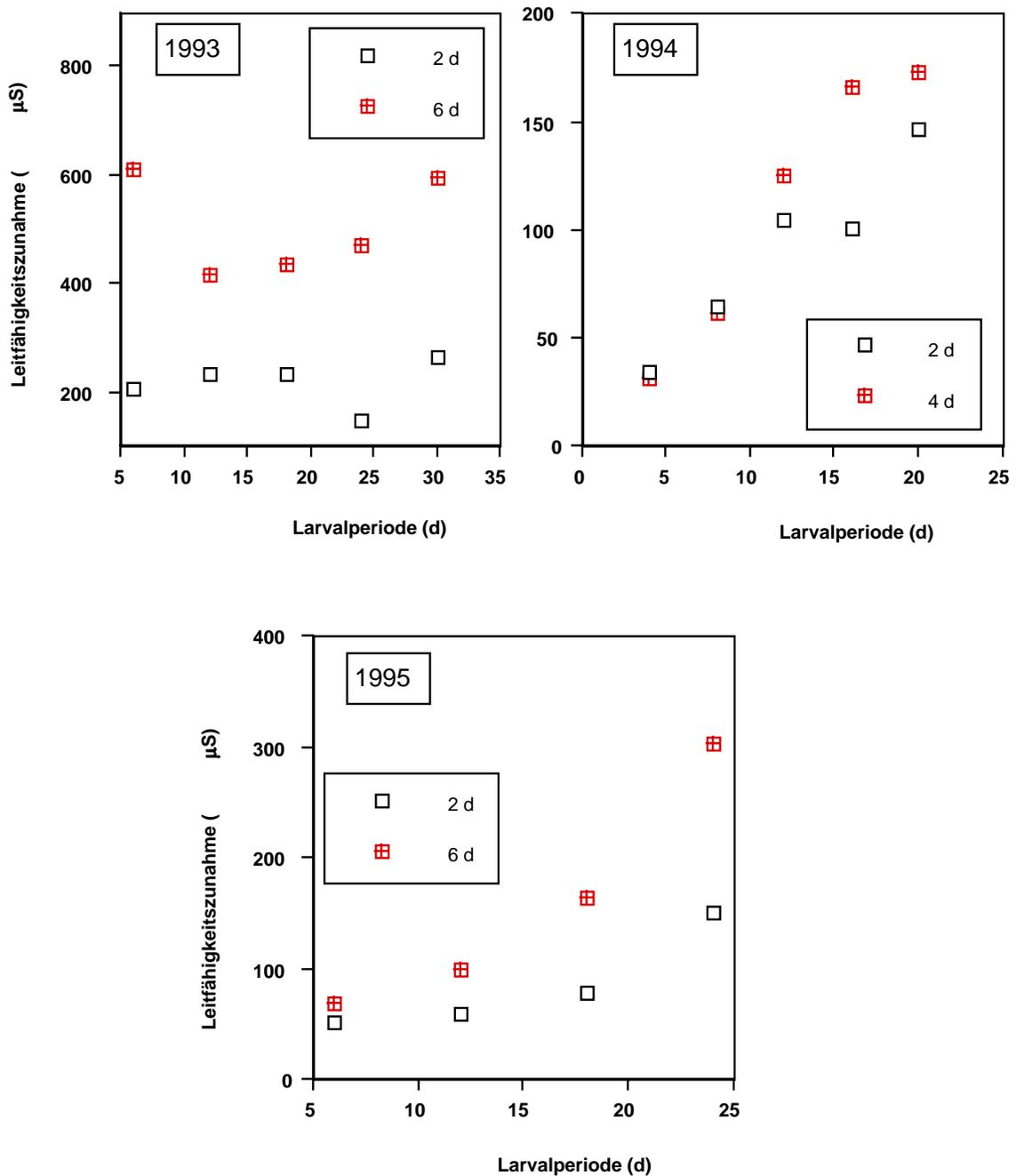


Abb.7.8: Mittlere Ionenkonzentrationszunahme in den Versuchsgruppen mit häufigerem und seltenerem Wasserwechsel im Verlauf der Larvalperiode der Versuchsansätze 1993-1995.

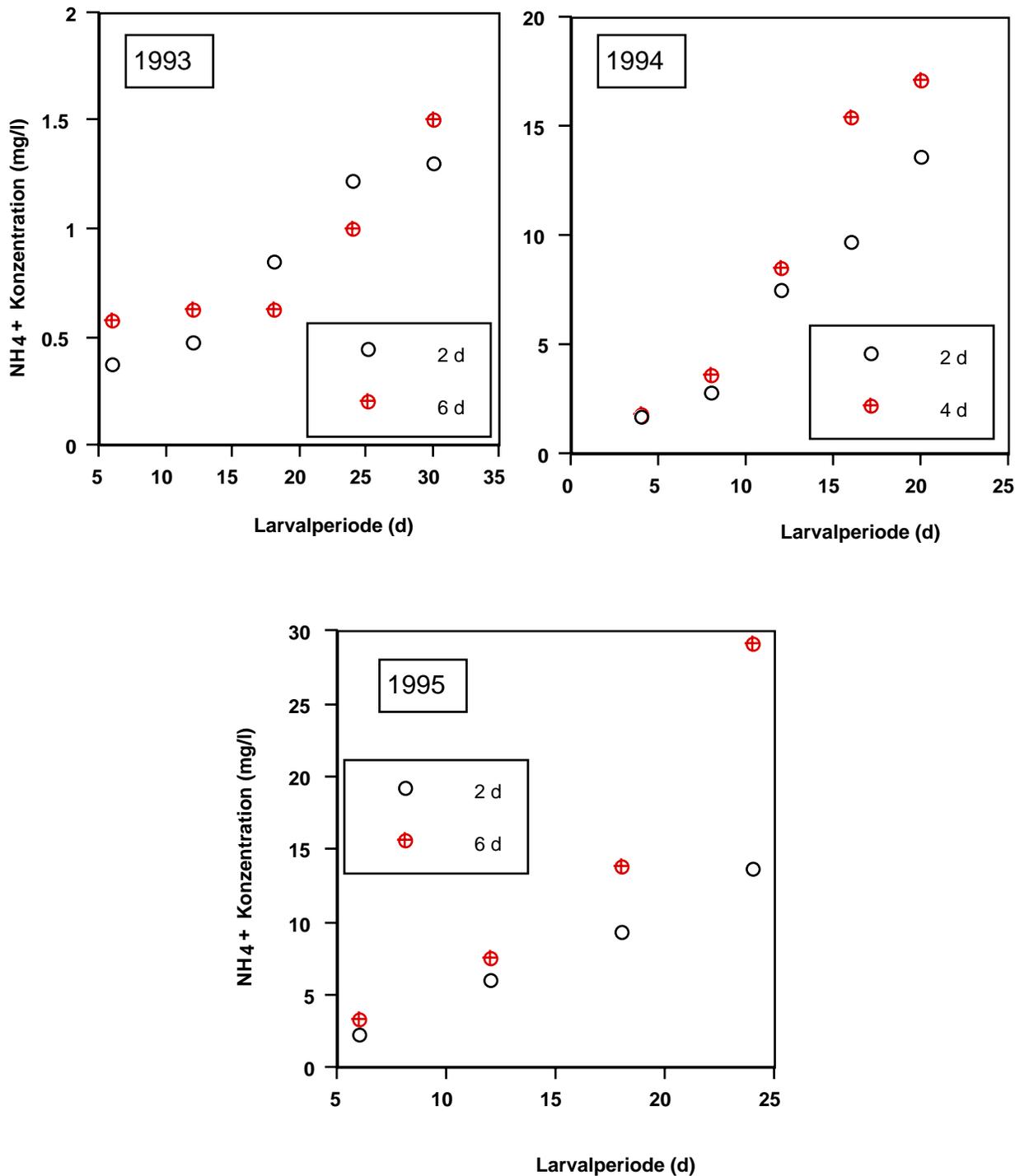


Abb.7.9: Mittlere Ammoniumkonzentrationen in den Versuchsgruppen mit häufigerem und seltenerem Wasserwechsel im Verlauf der Larvalperiode der Versuchsansätze 1993-1995.

7.3.3 Ammoniumkonzentrationsversuch

Die Ammoniakbehandlung hatte einen deutlichen Einfluss auf das Wachstum und die Entwicklung der Tiere, die sich jedoch in der ersten und zweiten Entwicklungshälfte unterschiedlich auswirkte. In der ersten Hälfte der Entwicklung (G32) hatte eine zusätzliche Ammoniakgabe in den +Gruppen keinen signifikant negativen Einfluss auf die Entwicklung (+: 12.5 ± 1.0 d, -: 12.1 ± 0.5 d; $t=1.37$, $p=0.18$), aber auf das Wachstum der Quappen (Körperlänge: 24.7 ± 1.0 vs. 26.4 ± 1.5 mm, $t=-3.62$, $p=0.001$; Körpergewicht: 252 ± 30 vs. 315 ± 50 mg, $t=-3.90$, $p=0.0006$).

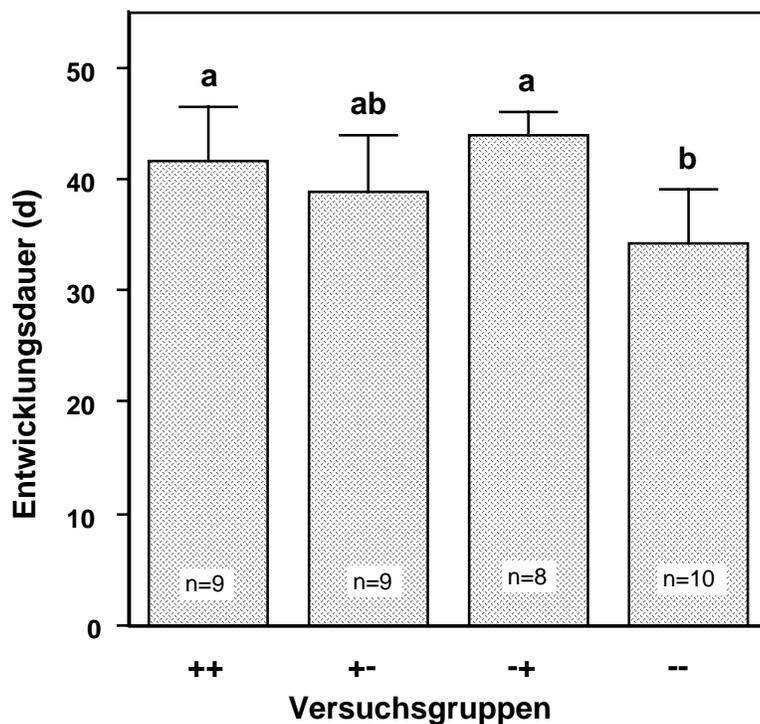


Abb.7.10: Entwicklungsdauer bis zur Metamorphose in den verschiedenen Versuchsgruppen. +: zusätzlich 8 mg NH_4^+/l , -: kein zusätzliches NH_4^+ .

In der zweiten Entwicklungshälfte hatten erhöhte Ammoniumkonzentrationen einen starken Einfluss auf die Entwicklung der Tiere der einzelnen Gruppen ($F=7.89$, $p=0.0004$): Quappen der konstant bzw. in der zweiten Entwicklungshälfte mit Ammoniak belasteten Gruppen zeigten eine signifikant verlangsamte Entwicklungszeit gegenüber der --Gruppe, während die Tiere der Gruppe unter verbesserten Bedingungen eine mittlere Entwicklungszeit durchliefen (Abb.7.10). Während der Metamorphose unterschieden sich die Tiere der einzelnen Gruppen weder in der Körperlänge ($F=2.60$, $p=0.07$, Abb.7.11) noch im Körpergewicht ($F=1.36$, $p=0.27$).

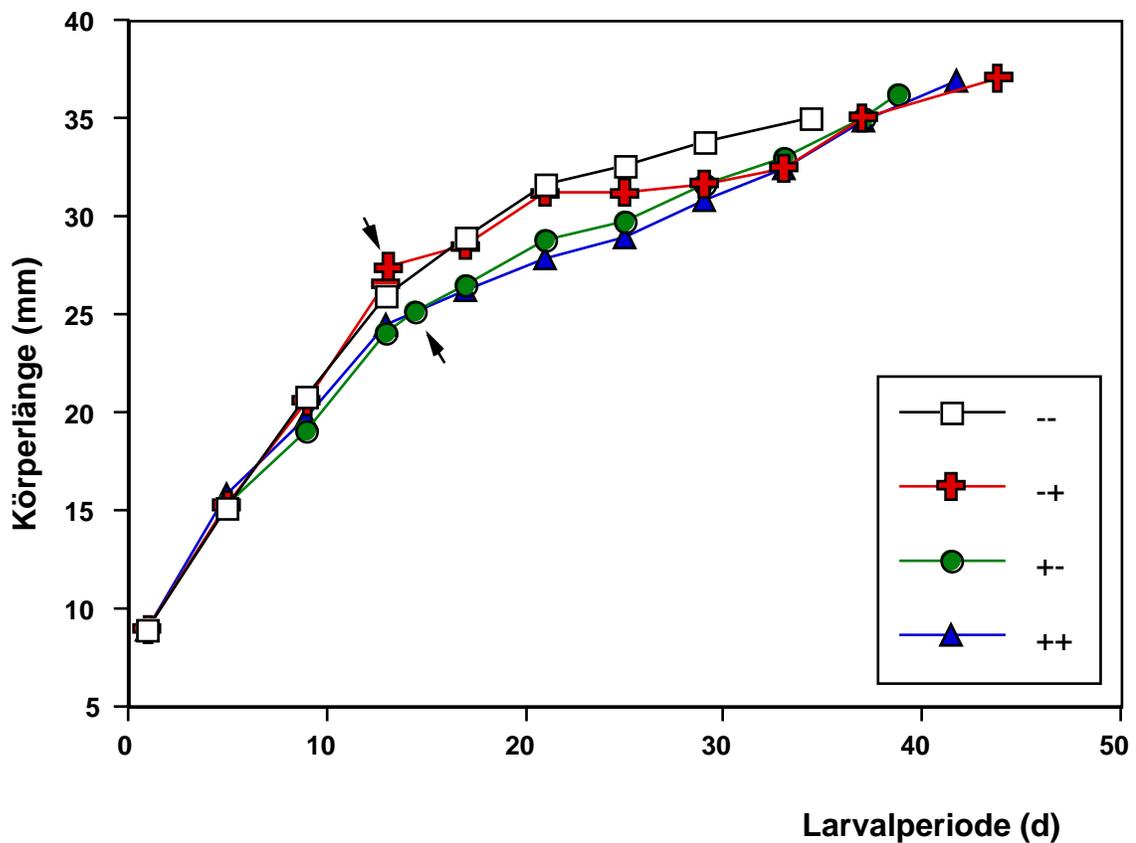


Abb.7.11: Wachstumsverlauf der Tiere in den vier Versuchsgruppen bis zur Metamorphose. Die Pfeile geben den Zeitpunkt der Umstellung der Bedingungen in den beiden experimentellen Gruppen an.

In den Gruppen mit zusätzlichem Ammoniak lagen die Ammoniumkonzentrationen zwischen 6-8 mg/l, während bei den Tieren der - Gruppen Maximalwerte von 1.6 mg/l gemessen wurden.

7.4 DISKUSSION

Bombina variegata - Quappen reagierten trotz konstanter ad lib. Fütterung sowohl auf abnehmende Wasserstände als auch auf steigende Ionenkonzentrationen (zumindest in zwei der drei durchgeführten Ionenkonzentrationsversuche) mit verminderten Wachstumsraten, die entsprechend zu kleineren Metamorphosegrößen bzw. -gewichten führten. Analog zeigten die Quappen dieser Versuche bei erhöhten Wasserständen bzw. unter verringerten Ionenkonzentrationen erhöhte Wachstumsraten und gingen signifikant größer und schwerer an Land als Quappen unter konstant schlechteren Bedingungen, wie bei einer adaptiven Antwort auf entsprechende Umweltsignale zu erwarten wäre.

Anders als erwartet, unterschieden sich die Quappen der einzelnen Versuchsgruppen in keinem der genannten Versuche (mit Ausnahme von 1994, aber siehe unten) signifikant in der Länge ihrer Larvaldauer. Diese Ergebnisse deuten daraufhin, dass die Entwicklung der Quappen in den vorliegenden Versuchen fixiert war, und kein adaptiver 'trade-off' zwischen Wachstum und Entwicklung stattgefunden hat.

In den Versuchen wurden die Quappen der Versuchsgruppen, die unter veränderten Bedingungen aufwuchsen, jeweils nach der Hälfte ihrer Entwicklung (\cong nach 50% der Larvaldauer) umgestellt. Hätten die Kaulquappen entsprechend des dynamischen Allokationsmodells, das von einer Fixierung während der zweiten Entwicklungshälfte ausgeht (Leips und Travis 1994, s. Kap.5.1), auf veränderte Bedingungen reagiert, so wären zu dem Umstellungszeitpunkt signi-

signifikante Unterschiede in der Entwicklungszeit zu erwarten gewesen, die durch die Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit in der zweiten Entwicklungshälfte bis zur Metamorphose beibehalten worden wären. Hinzukommen sollten signifikante Unterschiede in der Metamorphosegröße und dem Metamorphosegewicht der Tiere entsprechend der verbesserten bzw. verschlechterten Situation während der zweiten Entwicklungshälfte.

Entwicklungsstadium		1993	1994	1995
G 32	LD	(*) O < S	*** O < S	n.s.
	KL	n.s.	(*)	** O > S
	KG	n.s.	n.s.	** O > S
G 42	LD	n.s.	** OO < OS, SO, SS	n.s.
	KL	*** OO, SO > SS, OS	n.s.	n.s.
	KG	*** OO, SO > SS, OS	* SO > SS, OS	n.s.

Tab.7.5: Übersicht über statistisch signifikante Unterschiede in der Körperlänge, im Körpergewicht und in der Entwicklungsdauer der Tiere der einzelnen Gruppen nach der Hälfte der Entwicklung (G32) und zum Metamorphosezeitpunkt (G42) in den verschiedenen Ionenkonzentrationsversuchen.

LD=Larvaldauer, KL=Körperlänge, KG=Körpergewicht.

(*) 0.05 < p < 0.10, * p < 0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001.

Unterschiedliche Wasserstandshöhen nahmen weder in der ersten noch in der zweiten Entwicklungshälfte Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit (Abb.7.1). Dagegen unterschieden sich die Quappen in zwei der drei Ionenkonzentrationsversuche (1993 bzw. 1994) nach der Hälfte ihrer Entwicklungszeit in der Dauer ihrer Entwicklung, während 1995 keine signifikanten Unterschiede in der Entwicklungszeit zwischen den Versuchsgruppen festgestellt wurden (Tab.7.5). Gleichzeitig bestanden in den ersten beiden Versuchen in Überein-

stimmung mit dem dynamischen Allokationsmodell keine signifikanten bzw. nur geringe Wachstumsunterschiede zwischen den Untersuchungsgruppen. 1995 dagegen waren die Kaulquappen unter niedrigeren Ionenkonzentrationsbedingungen zum Umstellungszeitpunkt signifikant größer und schwerer als unter erhöhten Konzentrationen.

In der zweiten Entwicklungshälfte ergibt sich folgendes Bild (Tab.7.5):

Im ersten Versuch hatten erhöhte Ionenkonzentrationen einen stark negativen Einfluss auf das Wachstum der Kaulquappen, wie nach Leips und Travis (1994) zu erwarten war. Dagegen nivellierten sich die tendenziell vorhandenen Unterschiede in der Entwicklungsdauer: zwar brauchten Quappen unter konstant erhöhten Konzentrationen die längste, und Quappen unter konstant niedrigeren Konzentrationen die kürzeste Zeit bis zur Metamorphose, während die Entwicklungszeiten der Versuchsgruppen unter veränderten Bedingungen dazwischen lagen, (wie auch in den anderen beiden Ionenkonzentrationsversuchen, s. Tab.7.2), aber die Unterschiede in der Larvaldauer ließen sich nicht statistisch absichern.

Auch 1994 war ein negativer Einfluss erhöhter Ionenkonzentrationen auf das Wachstum der Tiere während der zweiten Entwicklungshälfte zu verzeichnen: Quappen der SS- und der OS- Gruppe metamorphosierten kleiner und leichter als Quappen der anderen beiden Gruppen. Durch die deutlich höheren Standardabweichungen in den beiden experimentellen Gruppen OS und SO gegenüber dem Vorjahr (s. Tab.7.2) waren die Unterschiede nur für das Metamorphosegewicht statistisch absicherbar (Tab.7.5). Tiere unter konstant günstigeren Bedingungen erreichten nur ein mittleres Metamorphosegewicht, aber metamorphosierten signifikant schneller als die Kaulquappen der übrigen Versuchsgruppen, die sich ansonsten nicht signifikant in ihrer Entwicklungszeit unterschieden. Am interessantesten ist der Wachstums- und Entwicklungsverlauf der Tiere der OS-Gruppe (Abb.7.7): offensichtlich verlangsamte sich unter verschlechterten Bedingungen sowohl das Wachstum als auch die Entwicklung der Tiere während der zweiten Entwicklungshälfte, anders als von Leips und Travis (1994) postuliert.

Dagegen hatten 1995 erhöhte Ionenkonzentrationen während der zweiten Entwicklungshälfte keinen negativen Einfluss auf das Wachstum der Quappen, im Gegenteil: während die Wachstumskurven der einzelnen Gruppen bis gegen Ende der Prometamorphose unbeeinträchtigt parallel verliefen (Abb.7.6), steigerten die Quappen der SS- und OS- Gruppe noch während des Metamorphoseklimax ihre Wachstumsraten gegenüber den anderen Gruppen, so dass die zur Entwicklungshälfte bestehenden Größen- und Gewichtsunterschiede ausgeglichen werden konnten, und die Tiere der einzelnen Gruppen während der Metamorphose keine signifikanten Unterschiede aufwiesen.

		1993	1994	1995
bis G32	LD	(ja)	ja	nein
	KL	ja	ja	nein
bis G42	LD	nein	nein	nein
	KL	ja	(ja)	nein

Tab.7.6: Übereinstimmung der Entwicklungs- und Wachstumsverläufe der Kaulquappen in den einzelnen Ionenkonzentrationsversuchen während der ersten und zweiten Entwicklungshälfte mit dem dynamischen Allokationsmodell von Leips und Travis (1994).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass zumindest in den ersten beiden Ionenkonzentrationsversuchen gewisse Übereinstimmungen mit dem dynamischen Allokationsmodell (Leips und Travis 1994) bestanden, während das Wachstum und die Entwicklung der Quappen 1995 in keinsten Weise dem Modell entsprachen.

Auch die Ergebnisse des Ammoniumkonzentrationsversuches deuten weder darauf hin, dass *B. variegata*- Quappen erhöhte Ionenkonzentrationen als Signal für sich verschlechternde Umweltbedingungen nutzen, noch stimmen sie mit den Vorhersagen des dynamischen Allokationsmodells von Leips und Travis (1994) überein. Im Gegenteil: erhöhte Ammoniumkonzentrationen, wie sie unter

Austrocknungsbedingungen auftreten können, wirkten sich nicht während der ersten Entwicklungshälfte auf die Entwicklung der Tiere aus, wie das Modell fordert, sondern beeinträchtigten ganz maßgeblich die Entwicklung während der zweiten Entwicklungshälfte: Quappen, die konstant erhöhten (++) bzw. während der zweiten Entwicklungshälfte (-+) erhöhten Ammoniumkonzentrationen ausgesetzt waren, hatten eine signifikant längere Entwicklungszeit als die Kontrollgruppe (--), während die Tiere, die nur während der ersten Entwicklungshälfte unter hohen Konzentrationen aufwuchsen, eine mittlere Entwicklungszeit zeigten. Hier wäre eine fixierte Entwicklungsgeschwindigkeit zu erwarten gewesen. Interessanterweise wiesen die Quappen der + Gruppen während der ersten Hälfte der Entwicklung ein signifikant vermindertes Wachstum auf, das jedoch durch die stark verlängerten Entwicklungszeiten der entsprechenden Gruppen bis zur Metamorphose kompensiert wurde, so dass sich die Gruppen weder im Metamorphosegewicht noch in der Metamorphosegröße unterschieden. Das deutet darauf hin, dass Ammonium einen direkten negativen Einfluss auf die jeweils vorherrschenden Prozesse hat, nämlich auf das Wachstum in der Wachstums- und auf die Entwicklung in der Umbauphase. Allerdings dürften hohe Ammoniumkonzentrationen im Freiland kaum eine Rolle spielen, da Ammoniak stark diffundiert und nennenswerte Ammoniumkonzentrationen auch unter hohen Dichtebedingungen erst unmittelbar vor dem Austrocknen der Pflütze auftreten, wie Freilandmessungen ergaben (Anhang H).

In den beiden Ionenkonzentrationsversuchen 1994 und 1995 traten in der zweiten Entwicklungshälfte allerdings auch stark erhöhte Ammoniumkonzentrationen auf (Abb.7.9), die sich jedoch nicht auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Quappen auswirkten. Der geringe Einfluss der erhöhten Ammoniumkonzentrationen war eventuell darauf zurückzuführen, dass sich hier nach jedem Wasserwechsel erst wieder erhöhte Konzentrationen aufbauten, während in dem oben besprochenen Versuch konstant erhöhte Konzentrationen auf die Kaulquappen einwirkten.

Anders als bei Denver et al. (1998), wo *Scaphiopus hammondii*-Quappen auf verringerte Wasserstände während der zweiten Entwicklungshälfte adaptiv reagierten und ihre Entwicklung auf Kosten ihres Wachstums signifikant beschleunigten

nigten, waren *Bombina variegata*-Quappen offensichtlich nicht in der Lage, Veränderungen in den physikalischen bzw. chemischen Parametern ihrer aquatischen Umgebung als Signal für eine Verschlechterung ihrer Gewässersituation zu nutzen. Stattdessen führten entsprechende Veränderungen trotz ad lib. Fütterung zu Wachstumseinbußen. Temperatureinflüsse können diesbezüglich ausgeschlossen werden (s. 7.3.1); auch Unterschiede im durchgängig hohen Sauerstoffgehalt oder pH-Wert, soweit überhaupt vorhanden, waren so geringfügig, dass sie ebenfalls nicht als Ursache für vermindertes Wachstum in Frage kommen. Wahrscheinlicher ist, dass die erhöhten Ionenkonzentrationen, eventuell auch in Verbindung mit der Akkumulation bakterieller Stoffwechselprodukte, zu einer höheren Stoffwechselrate der Kaulquappen führten, die sich negativ auf das Wachstum auswirkte. Alternativ wäre denkbar, dass Quappen, die im Versuch keine Versteckmöglichkeiten besaßen, in kritischen Wasservolumina ihren geringen Aktivitätsgrad (s. Kap.9.4, Tab.9.1) noch weiter verringerten und entsprechend weniger Nahrung aufnahmen.

Auch Spieler (1997, 1999) beobachtete in seinen Versuchen mit *Bufo maculatus* - Quappen, dass einzeln gehaltene Quappen unter ad lib. Fütterung in zwei von drei Versuchen mit signifikant vermindertem Wachstum auf verschlechterte Wasserstands- und Ionenkonzentrationsbedingungen reagierten, während die Entwicklung nicht beeinträchtigt war. Nur in dem Versuchsansatz, wo die günstigsten Bedingungen herrschten (=höhere Ausgangsvolumina), beschleunigten die Quappen ihre Entwicklung auf Kosten des Wachstums. Auch *Bufo calamita* - Quappen reagierten in einem Freilandversuch je nach Konkurrenzsituation unterschiedlich auf eine zunehmende Austrocknungsgefahr (Tejedo und Reques 1994): unter geringen Dichteverhältnissen beschleunigten sie ihre Entwicklung in abnehmenden Wasservolumina, sogar ohne Einschränkung ihrer Wachstumsrate. Höhere Dichteverhältnisse dagegen führten zu Stress: Kaulquappen in abnehmenden Wasservolumina metamorphosierten kleiner, aber nicht schneller, sondern zeitgleich mit den Quappen, die unter konstanten Volumenbedingungen aufwuchsen. Ähnlich reagierten *Scaphiopus multiplicatus* - Quappen auf unterschiedliche Futterrationen (Pfennig et al. 1991): eingeschränkte Futterrationen führten unter Austrocknungsbedingungen zu einer

verminderten Metamorphosegröße, ohne auf die Entwicklungsrate Einfluss zu nehmen. Auch wenn die Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit bei zunehmendem Austrocknungsrisiko keine Beschleunigung mehr erlaubt, ist es für eine pfützenlebende Art von Vorteil, wenn sich negative Einflüsse primär auf das Wachstum und nicht auf die Entwicklung auswirken.

Andererseits zeigt sich, dass bereits geringe Veränderungen in den Versuchsbedingungen zu grundsätzlich unterschiedlichen Reaktionen führten. Es fragt sich, inwieweit unterschiedliche Temperaturregime in den verschiedenen Versuchen Einfluss auf die Entwicklung der Quappen genommen haben, wie rein physiologisch zu erwarten wäre (Smith-Gill und Berven 1979, Harkey und Semlitsch 1988), und ob es eine Interaktion zwischen Temperaturhöhe und Ionenkonzentration gab. So zeigte Newman (1998), dass *Scaphiopus couchii* - Quappen bei niedrigen Aufzuchttemperaturen mit beschleunigter Entwicklung und einer verringerten Metamorphosegröße auf Futtereinschränkungen reagierten, während sie unter hohen Wassertemperaturen keine Unterschiede zur Kontrollgruppe aufwiesen.

Interessant sind in diesem Zusammenhang die Jahresvergleiche: berücksichtigt man alle Versuche, inklusive des Eigrößenversuchs (s. Kap.4), in denen Kaulquappen nur unter veränderten Ionenkonzentrationen oder veränderten Wasserstandsbedingungen bzw. sowohl unter veränderten Wasserstandsbedingungen als auch Ionenkonzentrationen wie im Ausgangsversuch aufwuchsen, so ergibt sich folgendes Bild (Abb.7.12):

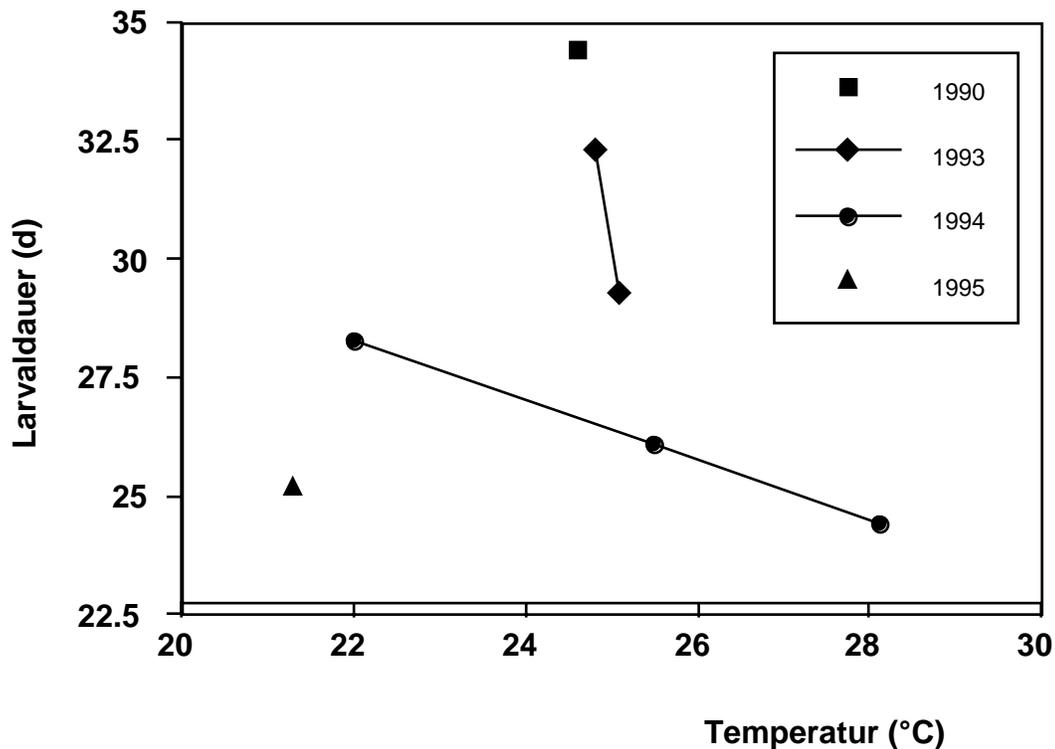


Abb.7.12: Unterschiedliche Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer der Quappen in den einzelnen Versuchsjahren.

Betrachtet man zuerst die Versuche von 1994, so zeigt sich wie erwartet, dass Quappen unter zunehmend höheren Temperaturbedingungen eine immer kürzere Entwicklungszeit hatten, unabhängig davon, ob es sich um allgemeine Ionenkonzentrations-/Wasserstandsversuche analog zum Ausgangsversuch (bei 22°C und 25.5°C) oder um einen reinen Ionenkonzentrationsversuch (bei 28.1°C) handelte. Betrachtet man nun den Temperaturbereich zwischen 24°C und 26°C, so wird deutlich, dass Kaulquappen der einzelnen Jahrgänge sehr unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten hatten: Kaulquappen des Ausgangsversuchs '90 benötigten mit im Schnitt 34.4 Tagen die längste Zeit, die Quappen aus dem Jahre '93 mittlere Entwicklungszeiten, Quappen von '94 dagegen die kürzeste Zeit bis zur Metamorphose mit 26.1 Tagen. Daraus ergibt sich ein Maximalunterschied zwischen den Jahren von über 8 Tagen bzw. fast einem Viertel der Gesamtentwicklungszeit der 1990 untersuchten Tiere. Quap-

pen, die 1995 bei den insgesamt niedrigsten Temperaturen aufwuchsen, zeigten die zweithöchste Entwicklungsgeschwindigkeit überhaupt und metamorphosierten beinahe ebenso schnell wie Tiere aus dem '94er Versuch, die im Schnitt bei 28.1 °C gehalten wurden. Diese enormen Unterschiede lassen sich sicherlich nicht oder nur zu einem geringen Teil auf die etwas veränderten Versuchsbedingungen zwischen den Jahren zurückführen.

Zumindest scheint die Ausgangskonzentration in den einzelnen Versuchen eine gewisse Rolle zu spielen (Abb.7.13): Quappen aus Versuchen mit hohen Ausgangskonzentrationen, die eher Leitfähigkeitswerten vor Austrocknung bedrohter Pfützen entsprachen (s. Anhang E), zeigten durchweg eine längere Entwicklungsdauer bei vergleichbaren Temperaturen als Quappen aus Versuchen mit niedrigen Ausgangskonzentrationen.

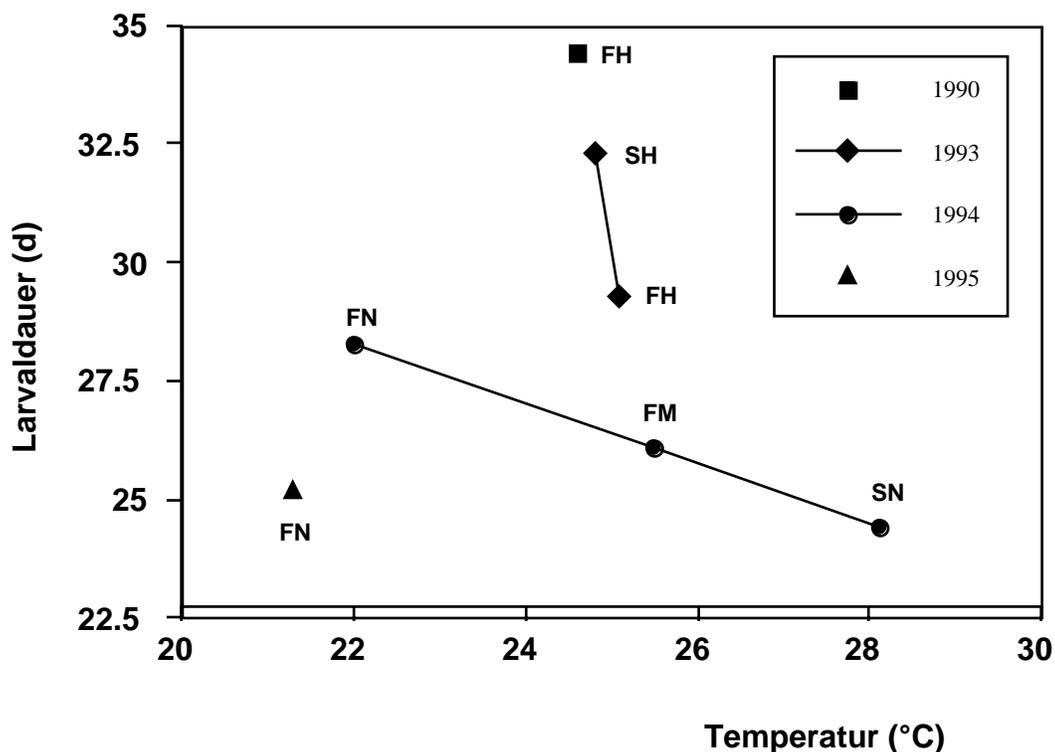


Abb.7.13: Unterschiedliche Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer der Quappen in den einzelnen Versuchsjahren.

F=Frühjahrsgelege, S=Sommergelege; H=hohe Ausgangskonzentration (650 S), M=mittlere Ausgangskonzentration (450 S), N=niedrige Ausgangskonzentration (150 S)

Möglicherweise war dies durch die relativ hohen Nitratkonzentrationen im Haltungswasser bedingt (Anhang I); es ist bekannt, dass hohe Nitratwerte bei Vertebraten die Jodaufnahme beeinträchtigen (Wiesner und Ribbeck 2000), was wiederum zu einer herabgesetzten Thyroxinbildung und damit verlangsamten Entwicklung geführt haben könnte. Aber auch dieser Faktor kann die ungewöhnlich hohe Variabilität in der Entwicklungsdauer der Quappen zwischen den einzelnen Versuchen nicht befriedigend erklären.

Vielmehr müssen externe Gründe eine wesentliche Rolle für die hohe Variabilität zwischen den einzelnen Jahren spielen. Möglich wäre, dass eine endogene Jahresrhythmik Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Quappen nimmt, wie von Crawshaw et al. (1992) für *Rana catesbeiana* beschrieben: die Entwicklungsgeschwindigkeit der Quappen nahm, trotz gleicher Temperatur und gleicher künstlicher Photoperiode, im Jahresverlauf zu. Dagegen spricht allerdings, dass die *B. variegata* - Quappen der einzelnen Versuche keine Untergruppierung nach Frühjahrs- und Sommergelegen erkennen lassen (Abb.7.13). Wahrscheinlicher ist, dass eine unterschiedliche qualitative Ausstattung der Eier, sei es, dass sie auf maternellen Effekten oder genetischen Unterschieden beruht, eine Rolle spielt. Zwar wurden im Freiland jeweils mehrere Gelege zum Ansatz der einzelnen Laborversuche entnommen, aber da nur frisch geschlüpfte Quappen gleichen Entwicklungsstadiums und gleicher Körperlänge angesetzt wurden, wäre es möglich, dass Quappen einzelner Gelege überproportional vertreten waren. Verschiedene Untersuchungen zeigen, dass Quappen unterschiedlicher Gelege sehr unterschiedlich auf identische Umweltbedingungen reagieren können (Travis 1981, Newman 1988a, Buchholz und Hayes 2000). So reichten die Reaktionen von *Scaphiopus couchii* - und *Spea multiplicata* - Quappen verschiedener Gelege auf drei verschiedene Aufzuchttemperaturen von signifikanten Unterschieden in Metamorphosegröße und -gewicht in der erwarteten Richtung über unerwartete signifikante Unterschiede (i.e. größere Metamorphosegröße trotz höherer Temperatur) bis hin zu keinerlei signifikanten Unterschieden in diesen Parametern (Buchholz und Hayes 2000), die nicht allein auf etwas unterschiedliche Dichte- und Futterbedingungen zurückzuführen

waren. Allerdings zeigten die Quappen aller Versuche eine signifikante Temperaturabhängigkeit in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit.

Neben der auffallend hohen Variabilität in den Wachstums- und Entwicklungsverläufen zwischen den einzelnen Ansätzen, die als Risikostreuung in der qualitativen Ausstattung der Nachkommen einzelner Gelege als Anpassung an die unvorhersehbare Dauer des Larvalhabitats gedeutet werden kann, zeichnet sich deutlich ab, dass *Bombina variegata* - Quappen innerhalb der jeweiligen Versuche eine wesentlich höhere Plastizität im Wachstum als in der Entwicklung aufweisen. In dem Großteil der Untersuchungen (s.a. Kap.4+6) reagierten die Kaulquappen zwar mit Wachstums-einbußen auf verschlechterte Bedingungen, verlangsamten aber ihre Entwicklungsrate nicht - ein deutlicher Vorteil in austrocknenden Pfützen.

8 Experimentelle Freilandversuche mit künstlichen Pfützen unterschiedlicher Tiefe

8.1 EINLEITUNG

In verschiedenen experimentellen Freilanduntersuchungen zeigten Quappen pfützenlebender Arten bei zunehmender Austrocknung des Laichgewässers den erwarteten „trade-off“ zwischen beschleunigter Entwicklung und vermindertem Wachstum: Newman (1989) fand sowohl in natürlichen als auch in experimentellen Pfützen, dass *Scaphiopus couchii*-Kaulquappen in schneller austrocknenden Pfützen signifikant früher und kleiner metamorphosierten als in längerlebigen Pfützen. Zum gleichen Ergebnis kamen Gascon und Travis (1992) in ihrem Freilandexperiment mit *Rana utricularia*-Quappen. Auch Wilbur (1987) beobachtete eine signifikant schnellere Entwicklung in austrocknenden Pfützen bei *Scaphiopus holbrooki*- und *Bufo americanus*-Quappen, wobei nur die verkürzte Entwicklungszeit der *Bufo*-Quappen eine echte Beschleunigung in der Entwicklungsgeschwindigkeit darstellte, da ein Großteil der *Scaphiopus*-Quappen durch die vorzeitige Austrocknung des Gewässers nicht zur Metamorphose gelangen konnte, und die Verteilung der Metamorphosedaten entsprechend rechtsseitig abgeschnitten war. Jedoch war bei keiner der beiden Arten ein Unterschied in der Metamorphosegröße der Tiere der unterschiedlichen Versuchsgruppen zu beobachten. Auch *Rana temporaria*-Larven (Loman 1999) und *Bufo calamita*-Quappen zeigten unter geringen Dichtebedingungen in austrocknenden Pfützen eine beschleunigte Entwicklung, die ebenfalls keinen Einfluss auf die Metamorphosegröße hatte (Tejedo und Reques 1994).

Alternativ wäre vorstellbar, dass temporäre Gewässerarten aufgrund des unvorhersehbaren Risikos und der häufig sehr schnell erfolgenden Aus-

trocknung ihre Entwicklungsgeschwindigkeit grundsätzlich maximieren und selbst unter energetisch ungünstigen Bedingungen (z.B. hohe Dichte) weitestgehend beibehalten, dafür aber umso stärkere Einbußen im Wachstum hinnehmen (Leips et al. 2000). Semlitsch und Reyers (1992b) Ergebnisse stehen damit im Einklang: sowohl *Rana esculenta*- als auch *Rana lessonae*-Quappen zeigten im experimentellen Freilandversuch mit ausdauernden und austrocknenden Pfützen keine Unterschiede in der Entwicklungsdauer bis zur Metamorphose, metamorphosierten aber signifikant kleiner unter Austrocknungsbedingungen.

Andere Untersuchungen lassen sich mit keiner der oben genannten theoretischen Überlegungen in Übereinstimmung bringen: so hatte z. B. die Dauer des Gewässers in einem mehrfaktoriellen Freilandversuch mit *Scaphiopus multiplicatus*-Quappen keinen direkten Einfluss auf die Länge der Larvalperiode oder die Metamorphosegröße der Tiere, zeigte aber komplexe Interaktionen mit dem Grad der Nahrungsverfügbarkeit zweier unterschiedlicher Nahrungstypen (Pfennig et al. 1991). Auch in Leips et al. (2000) Freilandexperiment reagierte keine der beiden untersuchten *Hyla* - Arten (*Hyla cinerea* und *Hyla gratiosa*) auf langsamer oder schneller abnehmende Wasserstände.

Die bisherigen Laboruntersuchungen haben gezeigt, dass *B. variegata*-Quappen auf ein erhöhtes Austrocknungsrisiko mit vermindertem Wachstum und dafür beschleunigter oder zumindest gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit reagieren. Freilandexperimente mit künstlichen Pfützen definierter Größe und unterschiedlicher Tiefe sollten klären, welchen Einfluss kritische Wasserstände unter komplexeren, seminatürlichen Bedingungen auf das Wachstum und/oder die Entwicklung der Kaulquappen dieser Art haben.

8.2 MATERIAL UND METHODE

8.2.1 Freilandversuch 1993



Abb.8.1: Paarweise angelegte Folienpfützen für die Freilandversuche 1993 und 1994 auf dem Truppenübungsplatz Hammelburg.

Auf dem Truppenübungsplatz in Hammelburg wurden paarweise je sieben flache und sieben tiefe 1.50 x 1.50 m große Folienpfützen angelegt. Der Boden der Pfützen wurde mit einer dünnen Erdschicht bedeckt und in jeder Ecke zur Stabilisierung mit einem Ziegelstein versehen, der den Kaulquappen gleichzeitig Versteckmöglichkeiten bot. Die Pfützen wurden mit Plastikzäunen umgeben und mit Vogelnetzen überspannt, damit weder laichbereite Amphibien noch Räuber Zugang zu den Pfützen hatten, und metamorphosierende Jungtiere nicht abwandern konnten. Jede der Pfützen war durch eine Latte in der Mitte, über die die Folie gespannt wurde, in zwei gleich große Hälften unterteilt, die in keinem Wasserkontakt standen.



Abb.8.2: Eine in zwei Hälften unterteilte, flache Folienpfütze.

In diesem Versuchsaufbau sollten ursprünglich Quappen zwei verschiedener Unkenpopulationen eingesetzt werden, die unterschiedliche Laichhabitats nutzen - ein permanentes Gewässer bzw. ephemere Pfützen -, um mögliche Anpassungen in den Entwicklungsstrategien an die jeweiligen Laichhabitats zu untersuchen. Doch war das ursprünglich permanente Laichgewässer in Hammelburg durch starke Grundwasserspiegelabsenkungen in den letzten Jahren, so auch 1993, mehrfach ausgetrocknet, so dass der Versuch nur mit Quappen aus dem Kirchheimer Steinbruch durchgeführt werden konnte.

Die Ausgangstiefe der flachen Pfützen betrug 15cm, die der tiefen Pfützen 30cm. In jede der Pfützen wurden zu Beginn des Versuchs 20 frisch geschlüpfte Kaulquappen gleicher Größe und gleichen Stadiums eingesetzt. Das entsprach einer Ausgangsdichte von 0.004 bzw. 0.002 Quappen/l, eine Dichtesituation, die im Vergleich zu anderen experimentellen Freilandstudien mit Kaulquappen, in denen häufig unterschiedliche Konkurrenzsituationen im Vordergrund des Interesses standen (Morin 1983, 1986, Rowe und Dunson 1995, Smith 1983: Ausgangsdichten von 0.1 - 6.0 Kaulquappen/l), bewusst

sehr gering gewählt war. Dadurch sollten dichteabhängige Mechanismen, die vor allem bei niedrigen Wasserständen auftreten und einen negativen Einfluss auf das Wachstum und die Entwicklung der Tiere haben können (Bsp. Morin 1986, Newton 1987), ausgeschlossen werden, so dass mögliche Unterschiede in der Länge der Larvaldauer sowie der Größe der metamorphosierenden Tiere den Einfluss der unterschiedlich starken Fluktuationen der Gewässertiefe bzw. des Wasservolumen der beiden Pfützentypen widerspiegeln sollten. Aus den Gelegen für den Versuchsansatz standen weitere Kaulquappen mit dem gleichen Entwicklungsstadium, aber einer um 1mm größere Ausgangsgröße zur Verfügung, so dass in jeweils zwei flache und zwei tiefe Pfützen zusätzlich 20 Kaulquappen in die zweite freie Hälfte eingesetzt werden konnten, und zu Versuchsbeginn insgesamt 9 Ansätze pro Pfützentyp bestanden. Da ein Laborversuch zeigte (s. Kap.4.3.5), dass deutlich größere Schlupfgrößenunterschiede zwar einen gewissen Einfluss auf die Entwicklungsdauer der Kaulquappen hatten, der aber von den Wasserstandsbedingungen per se unabhängig war und keinerlei Einfluss auf die Metamorphosegröße nahm, wurden die Daten gemeinsam ausgewertet. Eine probeweise Auswertung, in der nur die Pfützen mit Tieren gleicher Ausgangsgröße berücksichtigt wurden, kam im Übrigen zu gleichen Ergebnissen. Der Versuch wurde trotz aller Vorsichtsmaßnahmen unerwartet dahingehend beeinflusst, dass aus dem im Frühjahr überschwemmten, nahe gelegenen Talgrund, der vor allem der Erdkröte und Wasserinsekten als Laichgewässer dient, im Laufe des Versuchs Plattbauchlibellenlarven in die Pfützen einwanderten und einen in den einzelnen Pfützen sehr unterschiedlichen Räuberdruck ausübten. In der Folge konnte eine der tiefen Pfützen nicht in der Auswertung berücksichtigt werden, da hier nur zwei Kaulquappen überlebten. Eine der flachen Pfützen wurde während des Versuchs undicht und mußte ebenfalls aus der Auswertung herausgenommen werden.

Während des Versuchs wurde kontinuierlich die Wassertemperatur auf dem Grund der einzelnen Pfützen mit der Zuckerinversionsmethode nach Pallmann (s. Mühlenberg 1993) bestimmt: in allen Pfützen(-hälften) waren während der gesamten Versuchsdauer je zwei Glasröhrchen mit einer Saccharoselösung ausgebracht, die temperaturabhängig in Fructose und Glucose zerfällt. Der Fructoseanteil lässt sich polarimetrisch bestimmen und in eine mittlere Temperatursumme umrechnen. Darüber hinaus wurde die Bodentemperatur in jeweils drei der beiden Pfützentypen kontinuierlich mit elektronischen Datenloggern (Fa. Driesen & Kern) aufgezeichnet, die vor Ort über ein Computerprogramm ausgelesen und neu gestartet werden konnten. Zusätzlich wurden in wöchentlichen Abständen der pH-Wert (Fa. WTW, pH 95), der Sauerstoffgehalt (Fa. WTW, OXI 96), die Leitfähigkeit (Fa. neolab, DIST 3) und die maximale Wassertiefe der einzelnen Pfützen bestimmt.

8.2.2 Freilandversuch 1994

Der Versuchsaufbau entsprach im Wesentlichen dem des Vorjahres, nur waren die Ausgangstiefen diesmal geringer gewählt, um in den flachen Pfützen in noch kritischere Wasserstandsbereiche zu kommen. Die flachen Pfützen wurden nur 10cm tief, die tiefen Pfützen entsprechend 20cm tief mit Wasser aufgefüllt. Kurz vor Beginn des Versuchs wurden sämtliche Pfützen vollständig entleert, um eventuelle Räuber zu entfernen (darunter Berg- und Teichmolche und ihre Larven, Großlibellenlarven, Gelbrandkäfer und -larven). Es erfolgte keine weitere Einwanderung von Großlibellenlarven, da zu diesem Zeitpunkt der Talgrund längst ausgetrocknet war.

Je sieben flache und tiefe Pfützen wurden mit je 20 frisch geschlüpften Kaulquappen gleicher Größe und gleichen Entwicklungsstadiums bestückt. Da die Pfützen kurz vor Versuchsbeginn vollständig entleert worden waren, und deswegen möglicherweise trotz der geringen Quappendichte zu Beginn des Versuches Nahrungsengpässe herrschten, wurden die Kaulquappen zusätz-

lich zu den natürlich vorkommenden Algen einmal in der Woche mit je 3-7 Futtertabletten/Pfütze gefüttert (rein pflanzliches Futter), in Abhängigkeit von der Anzahl und dem Alter der Kaulquappen. Nach der ersten und dritten Woche nach Versuchsbeginn wurden aus jeder Pfütze je zwei Wasserproben unterhalb der Wasseroberfläche entnommen und der Chlorophyll-a-Gehalt photometrisch bestimmt (nach Lorenzen 1967). Dieser stellt ein gutes Maß für die Phytoplanktonbiomasse (Brylinski und Mann 1973) und damit für die potenzielle Nahrungsverfügbarkeit in den einzelnen Pfützen dar. In der flachen Pfütze F7 gelangten einige Kaulquappen nach starken Regenfällen auf die gegenüberliegende Seite der geteilten Pfütze, so dass die Tiere dieser Pfütze zeitweilig unter anderen Dichte- und Futterbedingungen als in den übrigen Pfützen aufwuchsen. Die Kaulquappen dieser Pfütze wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Physikalische Wasserparameter wurden analog zum Vorjahr erhoben.

STATISTISCHE AUSWERTUNG

Unterschiede physikalischer Wasserparameter zwischen den beiden Pfützentypen wurden mit dem Wilcoxon Paardifferenztest analysiert. Da 1993 in den einzelnen Pfützen unterschiedlich hohe Mortalitäten auftraten, wurden die Metamorphosedaten der Kaulquappen der einzelnen Pfützen mit einer Kovarianzanalyse untersucht, in der die Dichte als Kontrollvariable diente. 1994, als die Überlebensraten in allen Pfützen vergleichbar hoch waren, wurden die Metamorphosedaten der Kaulquappen mit Hilfe hierarchischer Varianzanalysen ausgewertet, um zu überprüfen, wie hoch die Variabilität der einzelnen Metamorphoseparameter zwischen den beiden Pfützentypen im Vergleich zu der Variabilität innerhalb der beiden Pfützentypen lag. Darüber hinaus wurde der Variabilitätsgrad der Metamorphoseparameter zwischen den beiden Pfützentypen ermittelt, d.h. es wurden für die Larvaldauer, die Metamorphosegröße und das Metamorphosegewicht der Tiere jeder

Pfütze relative Variationskoeffizienten berechnet und mit dem Mann-Whitney U-Test verglichen. Zusammenhänge zwischen der Dichte und der Anzahl überlebender Tiere in den einzelnen Pfützen sowie der Dichte und der Metamorphosegröße bzw. dem Metamorphosegewicht wurden mit Regressionsanalysen untersucht. Ebenso wurden Zusammenhänge zwischen der Larvaldauer und Metamorphosegröße bzw. -gewicht innerhalb der einzelnen Pfützen regressionsanalytisch ausgewertet. Ein Vergleich der Metamorphoseparameter zwischen den Untersuchungsjahren wurde mit Hilfe von Student t-Tests durchgeführt. 1994 wurde darüber hinaus der Einfluss der potenziellen Nahrungsverfügbarkeit, gemessen als Chlorophyll-*a*-Gehalt, auf das Wachstum und die Entwicklung der Kaulquappen der einzelnen Pfützen mit einer Regressionsanalyse untersucht.

8.3 ERGEBNISSE

8.3.1 1993

8.3.1.1 Physikalische Gewässerparameter

Die Leitfähigkeit in den flachen Pfützen unterschied sich, obwohl bis auf den 5.8. durchgängig höher als in den tiefen Pfützen, nicht signifikant ($n=5$, Wilcoxon-Paardifferenz-Test: $z=1.75$, $p=0.08$); sie nahm mit sinkendem Wasserstand in beiden Pfützentypen zu (Tab.8.1). Die mittlere Temperatur unterschied sich in den beiden Pfützentypen nicht und betrug über den Versuchszeitraum laut Loggermessergebnissen 19.9°C , laut Temperatursummenmessung (nach Pallmann) $19.2 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ in den flachen und $18.7 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ in den tiefen Pfützen. Dagegen waren die minimalen und maximalen Temperaturwerte in den flachen Pfützen mit einem durchschnittlichen

Tag-Nachtunterschied von $\Delta=8.9\pm 1.5^{\circ}\text{C}$ deutlich höher als in den tiefen Pfützen ($\Delta=5.8\pm 1.0^{\circ}\text{C}$, Tab.8.1).

Datum	Wassertiefe (cm)		Leitfähigkeit (μS)		min/max T ($^{\circ}\text{C}$)	
	F	T	F	T	F	T
30.6.	12.0 \pm 1.6	27.9 \pm 1.2	170 \pm 36	161 \pm 32	-	-
5.7.	9.8 \pm 1.7	25.1 \pm 1.2	181 \pm 42	151 \pm 24	-	-
13.7.	7.7 \pm 1.9	24.4 \pm 1.1	193 \pm 58	163 \pm 25	12.6/28.9	15.0/26.2
20.7.	8.3 \pm 1.3	24.6 \pm 1.1	-	-	14.0/27.9	15.2/26.1
29.7.	10.0 \pm 1.8	26.1 \pm 1.1	106 \pm 37	86 \pm 15	13.1/27.4	15.2/24.9
5.8.	8.4 \pm 3.1	24.8 \pm 0.8	123 \pm 23	130 \pm 10	13.4/29.4	15.5/26.5

Tab.8.1: Physikalische Gewässerparameter in den beiden Pfützentypen während der Versuchsdauer 1993. F=flache Pfützen, T=tiefe Pfützen.

Die O₂-Werte waren 14 Tage nach Versuchsbeginn in beiden Pfützentypen sehr hoch (Flach: 9.4 \pm 0.8 mg/l (=96% Sättigung), Tief: 9.4 \pm 0.6 mg/l (=96%)) und lagen 30 Tage nach Versuchsbeginn dank des starken Algenwachstums (und der Wasserpflanzen in den flachen Pfützen) über der 100% Sättigungsmarke (Flach: 10.5 \pm 2.2 mg/l (=125%), Tief: 9.5 \pm 0.5 mg/l (=105%)). Zwischen den einzelnen Pfützen bestand vier Wochen nach Versuchsbeginn kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Anzahl der überlebenden Quappen und dem prozentualen Sauerstoffgehalt ($r=0.08$, $p=0.77$, $n=16$). Die pH-Werte lagen zu Beginn des Versuchs (Flach: 6.7 \pm 0.3, Tief: 6.6 \pm 0.1) und 30 Tage später (Flach: 6.6 \pm 0.1, Tief: 6.8 \pm 0.1) sehr ähnlich im leicht sauren Bereich und unterschieden sich nicht zwischen den beiden Pfützentypen.

8.3.1.2 Metamorphosedaten

Die Kovarianzanalyse ergab, dass sich die Kaulquappen der beiden Pfützentypen während der Metamorphose weder in der Entwicklungsdauer ($F_{LD}=2.23$, $p=0.16$) noch in der Körpergröße ($F_{KL}=0.006$, $p=0.98$) oder im Körpergewicht ($F_{KG}=0.00$, $p=0.99$) unterschieden (Tab.8.2), dass dagegen aber die Dichte der Quappen sowohl einen Einfluss auf die Körpergröße (Effekt der Kovariablen: $F_{KL}=5.78$, $p=0.03$) als auch auf das Gewicht (Kov.: $F_{KG}=10.89$, $p=0.06$) hatte, während die Länge der Larvalperiode unbeeinflusst blieb (Kov.: $F_{LD}=0.02$, $p=0.89$).

	F	T	n Pfützen
Larvaldauer (d)	36.7 ± 1.8	38.0 ± 1.6	8x2
Körperlänge (mm)	39.5 ± 3.1	39.1 ± 1.9	8x2
Körpergewicht (mg)	821 ± 160	774 ± 93	8x2

Tab.8.2: Mittlere Entwicklungsdauer, Metamorphosegröße und -gewicht der Quappen beider Pfützentypen. F=flache, T=tiefe Pfützen.

Die beobachtete Dichteabhängigkeit führte zu einer hohen Variabilität der mittleren Metamorphosegrößen und -gewichte (Abb.8.3) zwischen den einzelnen Pfützen. Darüber hinaus herrschte ein signifikant negativer Zusammenhang zwischen der mittleren Entwicklungsdauer und der Metamorphosegröße (Abb.8.4) bzw. trendmäßig dem Metamorphosegewicht ($n=16$, $r=-0.47$, $p=0.06$) der Tiere der einzelnen Pfützen.

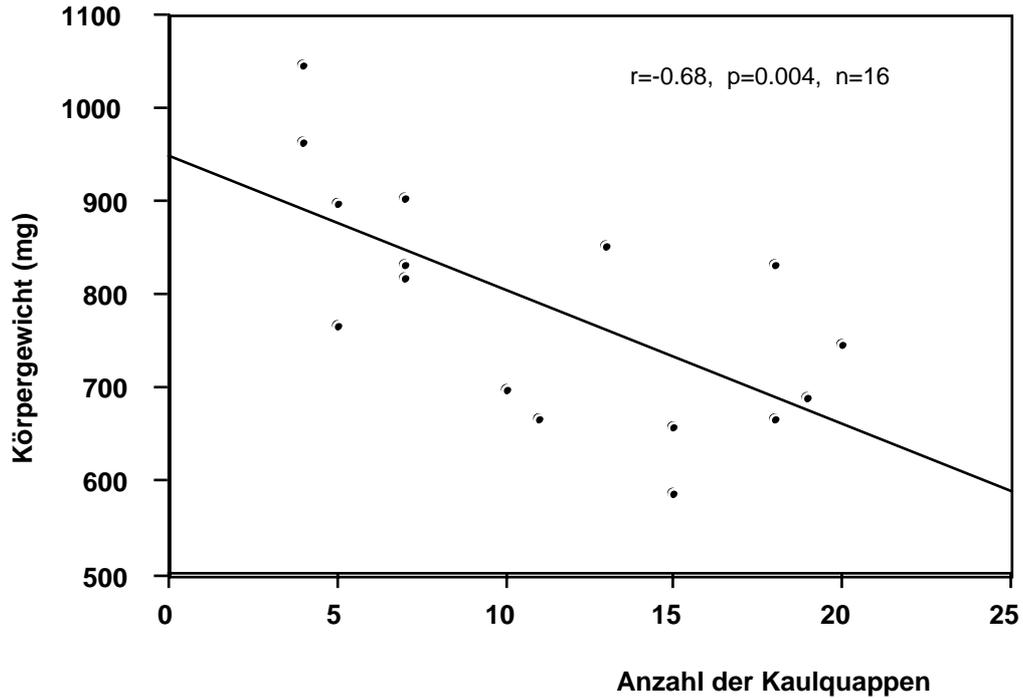


Abb.8.3: Zusammenhang zwischen Kaulquappendichte und Metamorphosegewicht der Tiere in den einzelnen Pfützen.

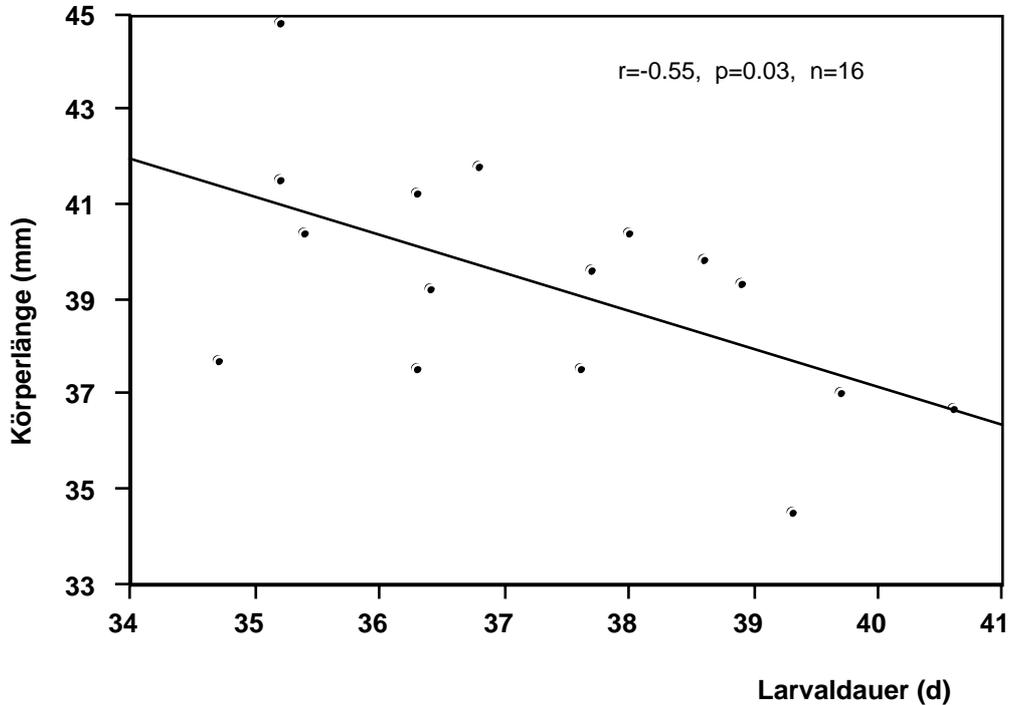


Abb.8.4: Zusammenhang zwischen der Länge der Larvaldauer und der Metamorphosegröße der Tiere in den einzelnen Pfützen.

Innerhalb aller flachen Pfützen, in denen mehr als 5 Kaulquappen überlebt hatten, war durchgängig ein negativer Zusammenhang zwischen Entwicklungsdauer und Körpergröße bzw. -gewicht der metamorphosierenden Tiere zu verzeichnen, der in drei Fällen Signifikanzniveau erreichte (Tab.8.3). In den tiefen Pfützen gab es keinen einheitlichen Zusammenhang zwischen Larvaldauer und Metamorphosegröße der Tiere (Tab.8.3).

Pfütze	LD x KL (mm)	LD x KG (mg)	n
F2	r=-0.48, p=0.07	r=-0.12, p=0.68	15
F4	r=-0.54, p=0.02	r=-0.38, p=0.11	18
F5	r=-0.29, p=0.32	r=-0.23, p=0.43	15
F6	r=-0.77, p=0.05	r=-0.93, p=0.002	7
F7/I	r=-0.79, p=0.03	r=-0.84, p=0.02	7
F7/II	r=-0.24, p=0.45	r=-0.54, p=0.07	13
T1/I	r=-0.23, p=0.34	r=-0.40, p=0.09	19
T1/II	r=0.05, p=0.82	r=-0.34, p=0.14	20
T2	r=-0.44, p=0.32	r=-0.27, p=0.55	7
T4	r=0.71, p=0.02	r=0.82, p=0.004	10
T5	r=-0.37, p=0.29	r=-0.50, p=0.15	10
T6	r=-0.36, p=0.14	r=-0.56, p=0.02	18

Tab.8.3: Zusammenhang zwischen Larvaldauer und Metamorphosegröße bzw. -gewicht der Kaulquappen in den einzelnen Pfützen. F=flache, T=tiefe Pfützen.

Zwischen den Pfützentypen gab es keine statistisch signifikanten Unterschiede, was die Variabilität der Tiere (berechnet als rel. Variationskoeffizient) innerhalb der Pfützen hinsichtlich der Länge der Larvaldauer, der Metamorphosegröße und des Metamorphosegewichts betraf (CV_{LD} : $z=-0.42$, $p=0.67$, CV_{KL} : $z=-0.42$, $p=0.67$, CV_{KG} : $z=-0.79$, $p=0.43$).

8.3.2 1994

8.3.2.1 Physikalische Gewässerparameter

Zwei Wochen nach Versuchsbeginn, am 29.7.94, war der Wasserstand in den flachen Pfützen so niedrig, dass ein vorzeitiges Austrocknen zu befürchten war, bevor die ersten Tiere hätten metamorphosieren können (Tab.8.4). Deshalb wurde der Wasserstand in allen flachen Pfützen auf eine Höhe von 8 cm aufgefüllt. Leider regnete es in der Folge wiederholt, so dass sich in den flachen Pfützen keine kritischen Wasserstandsveränderungen mehr ergaben, vielmehr eine ständige Verbesserung der Lebensbedingungen stattfand.

Datum	Wassertiefe (cm)		min/max T (°C)		LF(μ S)		pH-Wert	
	F	T	F	T	F	T	F	T
20.7.	9.8 _{+0.4}	20.0 ₊₀	-	-	187 ₊₁₄	216 ₊₁₅	9.2 _{+0.2}	9.4 _{+0.3}
27.7.	7.1 _{+1.0}	16.4 _{+1.0}	16.5/32.2	17.4/31.7	260 ₊₁₉	243 ₊₁₆	9.2 _{+0.3}	9.2 _{+0.3}
29.7.	4.8 _{+1.0}	14.9 _{+1.3}	-	-	338 ₊₂₆	303 ₊₂₉	9.3 _{+0.2}	9.1 _{+0.3}
3.8.	8.0 ₊₀	16.4 _{+1.4}	18.4/32.7	19.6/32.1	227 ₊₂₂	249 ₊₁₄	8.9 _{+0.2}	8.8 _{+0.2}
10.8.	11.0 _{+0.9}	18.7 _{+0.5}	16.7/33.2	18.5/31.0	213 ₊₂₇	207 ₊₁₂	8.8 _{+0.4}	9.0 _{+0.5}

Tab.8.4: Physikalische Gewässerparameter, gemessen in beiden Pfützentypen während der Versuchsdauer 1994. F=flache, T=tiefe Pfützen.

Die O₂-Werte lagen zwei Wochen nach Versuchsbeginn im oder über dem Sättigungsbereich und stiegen bis zum Ende der Untersuchung noch weiter an. Während nach der zweiten Woche der Sauerstoffgehalt in den flachen Pfützen signifikant höher war als in den tiefen Pfützen (Flach: 8.1_{±0.6} mg/l (=110% Sättigung), Tief: 7.2_{±0.7} mg/l (=95%); t-Test: t=2.4, p=0.03), ergaben sich nach vier Wochen keine statistischen Unterschiede mehr zwischen den beiden Pfützentypen (Flach: 10.5_{±1.4} mg/l (=122%), Tief: 11.3_{±1.8} mg/l

(=134%); $t=-0.9$, $p=0.39$). Auch bei den pH-Werten gab es keine statistischen Unterschiede zwischen den Pfützentypen (Flach: 9.0 ± 0.2 , Tief: 9.0 ± 0.3 , Wilcoxon-Paardifferenztest: $z=0.27$, $p=0.79$, s. Tab.8.4), aber sie lagen deutlich höher als im Vorjahr im basischen Bereich. Die Leitfähigkeitswerte waren ebenfalls wesentlich höher als im Vorjahr und stiegen mit zunehmender Austrocknung stark an bzw. nahmen nach Regenfällen deutlich ab (Tab.8.4). Statistisch bestanden zwischen den Pfützentypen keine Unterschiede in der Leitfähigkeit (Wilcoxon-Paardifferenz-Test: $z=0.13$, $p=0.89$). Auch in den mittleren Temperaturwerten unterschieden sich die beiden Pfützentypen kaum: nach den Loggermessungen lag die mittlere Temperatur in den flachen Pfützen bei 24.1°C , in den tiefen Pfützen bei durchschnittlich 24.2°C . Die Temperatursummenmessung nach Pallmann ergab für die flachen Pfützen eine Durchschnittstemperatursumme von $28.2\pm 0.9^{\circ}\text{C}$ und für die tiefen Pfützen $27.1\pm 0.4^{\circ}\text{C}$. Die Temperaturen lagen damit wesentlich höher als im Vorjahr; dies gilt insbesondere für die Nachttemperaturen (s. Minimaltemperaturen, Tab. 8.1, 8.4). Auch diesmal lagen die Minimal- und Maximaltemperaturen in den flachen Pfützen jeweils unter bzw. über denen der tiefen Pfützen, aber nicht so ausgeprägt wie im Jahr zuvor (Tab.8.1, 8.4).

8.3.2.2 Metamorphosedaten

Die 1994 insgesamt deutlich höheren Temperaturwerte spiegelten sich auch in der extrem kurzen Entwicklungszeit der Kaulquappen bei gleichzeitig geringerer Metamorphosegröße wider (Tab.8.5). Die Tiere aus flachen und tiefen Pfützen unterschieden sich statistisch weder in der Länge ihrer Entwicklungsdauer noch in ihrer mittleren Metamorphosegröße (Tab.8.5, 8.6), metamorphosierten aber signifikant schneller ($t=-9.64$, $p<0.0001$) und kleiner ($t=-4.07$, $p<0.0004$) bzw. leichter ($t=-6.6$, $p<0.0001$) als 1993.

	F	T	n Pfüten
Larvaldauer (d)	25.4 \pm 2.3	27.6 \pm 5.0	n _F = 6 n _T = 7
Körperlänge (mm)	35.5 \pm 0.8	36.3 \pm 2.6	
Körpergewicht (mg)	504 \pm 48	522 \pm 118	

Tab.8.5: Mittlere Entwicklungsdauer, Metamorphosegröße und -gewicht der Quappen der beiden Pfüzentypen.

	LD (d)	KL (mm)	KG (mg)
	F-Wert p	F-Wert p	F-Wert p
Pfüzentyp	0.001 > 0.05	0.28 > 0.05	0.09 > 0.05
Pfüten eines Typs	23.4 0.0001	16.5 0.0001	31.2 0.0001

Tab.8.6: Ergebnisse der hierarchischen Varianzanalysen, in denen Unterschiede der Tiere in der Larvaldauer, der Metamorphosegröße und dem Metamorphosegewicht zwischen den beiden Pfüzentypen sowie zwischen den Pfüten eines Typs untersucht wurden.

Wie 1993 zeigten die Tiere der einzelnen Pfüten eines Pfüzentyps eine enorme Variabilität hinsichtlich ihrer Larvaldauer und Metamorphosegröße bzw. -gewicht und unterschieden sich hochsignifikant in allen drei Parametern (Tab.8.6, 8.7). Die Ursache der hohen Variabilität ist unklar, aber sicher nicht auf eine Dichteabhängigkeit zurückzuführen, da die Anzahl der überlebenden Tiere in allen Pfüten ähnlich hoch war (Tab.8.7, 8.8). Es wurden

auch keine signifikanten Korrelationen zwischen Larvalperiode und Körperlänge bzw. Körpergewicht der Tiere während der Metamorphose beobachtet (Tab.8.8).

	Länge der Entwicklungsdauer (d)		Metamorphosegröße (mm)
F1:	23.1±1.4 d	n=16	36.2±1.8 mm
F2:	28.2±2.5 d	n=18	35.4±2.0 mm
F3:	28.1±1.0 d	n=14	34.4±1.7 mm
F4:	24.5±1.4 d	n=17	34.6±2.3 mm
F5:	23.3±1.7 d	n=18	36.4±1.7 mm
F6:	24.3±1.4 d	n=18	36.1±2.2 mm
T1:	21.3±1.2 d	n=19	37.3±3.3 mm
T2:	27.9±4.4 d	n=16	33.2±1.5 mm
T3:	22.7±1.4 d	n=18	40.2±2.4 mm
T4:	27.2±4.0 d	n=18	36.3±1.9 mm
T5:	27.9±2.6 d	n=19	37.1±1.9 mm
T6:	30.1±3.9 d	n=18	32.8±1.9 mm
T7:	36.4±2.9 d	n=18	36.9±1.7 mm

Tab.8.7: Mittlere Metamorphosegröße, Entwicklungsdauer und Anzahl der metamorphosierten Kaulquappen der einzelnen Pfützen.
F=flache Pfützen, T=tiefe Pfützen.

	r	p	
LD x KL	-0.32	0.29	n=13
LD x KG	-0.50	0.08	

Tab.8.8: Zusammenhang zwischen Larvaldauer und Metamorphosegröße bzw. -gewicht der Kaulquappen in den einzelnen Pfützen.
LD= Larvaldauer, KL=Körperlänge, KG=Körpergewicht bei Metamorphose.

Obwohl sowohl nach der ersten als auch nach der dritten Woche nach Versuchsbeginn eine hohe Variabilität im Chlorophyll-*a*-Gehalt und damit der Phytoplanktonbiomasse im Wasser der einzelnen Pfützen gemessen wurde (Chlorophyll-*a* (1.Woche): 1.24 ± 0.77 mg/l, CV=17.9, Chlorophyll-*a* (3.Woche): 3.65 ± 1.67 mg/l, CV=13.2), bestand kein Zusammenhang zwischen der potenziellen Nahrungsverfügbarkeit in den einzelnen Pfützen und der entsprechenden mittleren Larvaldauer bzw. der Metamorphosegröße und dem Metamorphosegewicht der Tiere (Tab.8.9).

	1.Woche		3.Woche		
	r	p	r	p	
Chlorophyll- <i>a</i> x LD	0.26	0.40	0.13	0.67	n=13
Chlorophyll- <i>a</i> x KL	-0.03	0.92	0.04	0.90	
Chlorophyll- <i>a</i> x KG	0.09	0.78	-0.04	0.90	

Tab.8.9: Zusammenhang zwischen Chlorophyll-*a*-Gehalt im Wasser der einzelnen Pfützen und der mittleren Larvaldauer bzw. Metamorphosegröße und -gewicht der Tiere dieser Pfützen.

Auch innerhalb der einzelnen Pfützen ergab sich kein einheitlicher Zusammenhang zwischen der Länge der Larvalperiode und der Metamorphosegröße bzw. dem Metamorphosegewicht (Tab.8.10). Zwar war in der überwiegenden Anzahl von Pfützen eine negative Korrelation zwischen den Parametern zu verzeichnen, die aber nur in jeweils zwei Fällen Signifikanzniveau erreichte; in einer der übrigen Pfützen wurde ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen der Entwicklungsdauer und der Metamorphosegröße bzw. dem Metamorphosegewicht, in einer weiteren Pfütze zwischen der Entwicklungsdauer und dem Metamorphosegewicht der Tiere beobachtet.

Pfütze	LD x KL (mm)	LD x KG (mg)	n
F1	r=-0.15, p=0.59	r=-0.37, p=0.16	16
F2	r=-0.33, p=0.17	r=-0.37, p=0.14	18
F3	r=-0.20, p=0.50	r=-0.54, p=0.05	14
F4	r=0.71, p=0.002	r=0.49, p=0.05	17
F5	r=-0.32, p=0.21	r=-0.51, p=0.03	18
F6	r=-0.01, p=0.97	r=0.20, p=0.43	18
T1	r=-0.20, p=0.40	r=-0.19, p=0.57	19
T2	r=-0.003, p=0.99	r=-0.27, p=0.31	16
T3	r=-0.31, p=0.20	r=-0.48, p=0.05	18
T4	r=-0.58, p=0.05	r=-0.29, p=0.25	18
T5	r=-0.46, p=0.05	r=-0.33, p=0.17	19
T6	r=-0.34, p=0.16	r=0.19, p=0.45	18
T7	r=0.06, p=0.80	r=0.48, p=0.04	18

Tab.8.10: Zusammenhang zwischen Larvaldauer (LD) und Metamorphosegröße (KL) bzw. -gewicht (KG) der Kaulquappen in den einzelnen Pfützen. F=flache, T=tiefe Pfützen.

In der Variabilität der Länge der Larvalperiode, der Metamorphosegröße und des Metamorphosegewichts innerhalb der Pfützen, bestimmt als relative Variationskoeffizienten, unterschieden sich die Tiere der beiden Pfützentypen nicht: U-Test: CV_{LD} : $z=-1.21$, $p=0.23$, CV_{KL} : $z=-0.41$, $p=0.68$, CV_{KG} : $z=-0.89$, $p=0.37$.

Auch zwischen den Jahren war die Variabilität innerhalb der Pfützen ähnlich hoch, was die Metamorphosegröße und -gewicht der Tiere betraf (U-Test: CV_{KL} : $z=-0.21$, $p=0.83$, CV_{KG} : $z=-0.91$, $p=0.36$), allerdings war die Variabilität in der Larvaldauer der Tiere 1994 deutlich größer (CV_{LD} : $z=-3.2$, $p=0.001$).

8.4 DISKUSSION

Wie die Untersuchungen ergaben, waren flachere Pfützen in beiden Jahren vor allem durch deutlich stärkere Tag-Nachtschwankungen im circadianen Verlauf der Bodenwassertemperatur charakterisiert; sie unterschieden sich aber weder in ihren mittleren Tagestemperaturen von den tieferen Pfützen noch in einem der anderen gemessenen abiotischen Parameter wie Leitfähigkeit, pH-Wert oder Sauerstoffgehalt des Wassers (s. Tab.8.1, 8.4). Auch andere Autoren beobachteten bei Freilanduntersuchungen in unterschiedlich tiefen Kleingewässern, dass flachere Pfützen durch eine höhere Varianz im circadianen Temperaturverlauf gekennzeichnet sind (Newman 1989, Semlitsch und Reyer 1992b, Tejedo und Reques 1994, Loman 1999), sich die mittleren Temperatursummen aber kaum von denen tieferer Pfützen unterscheiden (Leips et al. 2000). Da allgemein sehr wenig über das Verhalten physikalischer Parameter in Kleingewässern bekannt ist (Williams 1987, Dunson und Travis 1991), liegen keine vergleichbaren Daten zu den anderen abiotischen Parametern vor.

In beiden Untersuchungsjahren metamorphosierten die Quappen aus den flachen Pfützen im Schnitt etwas früher als aus den tiefen Pfützen, allerdings ließen sich die Befunde aufgrund der hohen Varianz zwischen den einzelnen Pfützen statistisch nicht absichern. In Metamorphosegröße und -gewicht der Tiere bestanden keinerlei signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Pfützentypen. Dies lässt sich wahrscheinlich darauf zurückführen, dass in beiden Jahren zwar vorübergehend relativ kritische Wasserstände in den flachen Pfützen erreicht wurden, aber während der Prometamorphosephase zunehmend günstigere Bedingungen herrschten (s. Tab. 8.1, 8.4). Deshalb bestand für die Quappen in den flachen Pfützen keine Notwendigkeit, eine

beschleunigte Metamorphose einzuleiten, im Gegenteil, möglicherweise war dieser Entwicklungsabschnitt durch kompensatorisches Wachstum für eventuell früher erfolgte Wachstumseinbußen gekennzeichnet, wie Pearman (1993) in seiner Freilanduntersuchung mit *Bufo americanus*-Quappen fand. Die in beiden Jahren insgesamt etwas kürzere Entwicklungszeit der Tiere der flachen Pfützen könnte ein Hinweis darauf sein, dass die Quappen der flachen Pfützen bei durchgängig kritischeren Wasserstandsbedingungen gegen Ende der Larvalperiode schneller das Wasser verlassen hätten als die Tiere der tiefen Pfützen mit konstanterem Wasservolumen, ähnlich wie Newman (1989) es bei *Scaphiopus couchii*-, Gascon und Travis (1992) bei *Rana utricularia*- und Loman (1999) bei *Rana temporaria* - Quappen beobachteten.

8.4.1 Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsjahren

Zwischen den beiden Untersuchungsjahren bestanden deutliche Unterschiede, die zeigen, welche Variabilität in den Umweltbedingungen selbst in Pfützen definierter Größe zwischen einzelnen Jahren herrschen kann: die Kaulquappen metamorphosierten 1994 sowohl signifikant schneller als auch signifikant kleiner als 1993 (s. Tab.8.2, 8.5), d.h. mit einer im Schnitt um 29% verkürzten Entwicklungszeit und einer um 35% kleineren Körpergröße bzw. einem um 9% geringeren Körpergewicht. Die schnellere Entwicklung und damit verbundene geringere Metamorphosegröße ist sicher auf die 1994 wesentlich höheren mittleren und vor allem auch nächtlichen minimalen Wassertemperaturen zurückzuführen, wie sich auch an den im Vergleich zu den Logger-ermittelten Durchschnittswerten deutlich höheren mittleren Temperatursummen ablesen lässt. Dagegen dürfte die 1994 geringer gewählte Ausgangstiefe der beiden Pfützentypen keinen großen Einfluss gehabt haben, da zwischen den Pfützentypen, die ähnliche Differenzen in der Ausgangswassertiefe aufwiesen wie die einzelnen Pfützentypen zwischen den beiden Untersuchungsjahren, in keinem der Jahre signifikante Unterschiede in den

Metamorphoseparametern bestanden. Smith-Gill und Berven (1979) wiesen experimentell für *Rana pipiens*- und *R. sylvatica*-Quappen nach, dass unter konstanten Temperaturverhältnissen die Differenzierungsrate mit steigender Temperatur stärker ansteigt als die Wachstumsrate, wohl auch dadurch bedingt, dass bei Ectothermen ein zunehmend höherer Anteil der verfügbaren Energie in den Erhaltungsmetabolismus fließt. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Berven (1982) für *Rana sylvatica*- und Harkey und Semlitsch (1988) für *Pseudacris ornata*-Quappen. Interessanterweise zeigten die Quappen 1994 neben der insgesamt beschleunigten Entwicklung eine signifikant höhere Variabilität in der Larvaldauer innerhalb der einzelnen Pfützen, während die Variabilität in der Metamorphosegröße und dem Metamorphosegewicht gegenüber 1993 vergleichbar war. Dies steht teilweise im Widerspruch zu Laborergebnissen von Baker (1990), der bei *Triturus vulgaris*-Larven bei abnehmenden Temperaturen einen Anstieg in der Variabilität der Larvalperiode der Tiere fand, während die Variabilität in der Metamorphosegröße im Einklang mit den eigenen Ergebnissen keine Temperaturabhängigkeit zeigte. Es ist bekannt, dass Amphibienlarven unter zunehmend schlechteren Umweltbedingungen im allgemeinen nicht nur herabgesetzte Wachstums- und Entwicklungsraten zeigen, sondern dass häufig eine höhere Variabilität in diesen Parametern mit einhergeht (Wilbur und Collins 1973). Dies ist besonders gut für erhöhte Dichteverhältnisse (Gromko et al. 1973, Wilbur und Collins 1973) oder eingeschränkte Nahrungsverfügbarkeit dokumentiert (z.B. Travis 1983), wobei auch Travis nur eine höhere Variabilität in der Larvalperiode, nicht aber der Metamorphosegröße der Tiere fand. Über den Einfluss abiotischer Faktoren existieren so gut wie keine Daten (Dunson und Travis 1991); lediglich zwei Freilanduntersuchungen zeigen, dass zunehmend schlechtere abiotische Bedingungen wie stärker fluktuierende Temperaturen und Sauerstoffkonzentrationen (Travis und Trexler 1986) sowie eine zunehmende Versauerung des Gewässers (Warner et al. 1991) zu einer Verstärkung von

Dichteeffekten führen. Während die höheren Temperaturen den *Triturus*-Larven unter den gewählten Laborbedingungen eine optimalere Entwicklung ermöglichten (Baker 1990), haben die insgesamt sehr hohen Freilandtemperaturen, denen *B. variegata*-Quappen 1994 ausgesetzt waren, zwar einerseits die Entwicklung stark beschleunigt, andererseits aber mit großer Wahrscheinlichkeit auch stark erhöhten Stress bedeutet (s. Maximaltemperaturen, Tab.8.4; die Letaltemperatur liegt bei 36°C, eigene Freilandbeobachtung), der sich individuell in einer höheren Variabilität der Entwicklungsgeschwindigkeit geäußert hat.

8.4.2 Unterschiede zwischen den einzelnen Pfützen gleicher Ausgangstiefe

Auffallend war in beiden Untersuchungsjahren die enorm hohe Variabilität sowohl in der Larvalperiode als auch Metamorphosegröße und -gewicht der Tiere zwischen den einzelnen Pfützen eines Typs, die damit im krassen Gegensatz zu den nicht signifikanten Unterschieden zwischen den Pfützen unterschiedlicher Tiefe steht und trotz gleicher Ausgangslage auf unvorhersehbare, starke abiotische und biotische Unterschiede im Entwicklungsverlauf der einzelnen Pfützen schließen lässt.

1993 war die Überlebensrate der Kaulquappen stark durch Räuber beeinflusst und zeigte eine hohe Variabilität zwischen den einzelnen Pfützen, während der Pfützentyp selbst keine Rolle spielte. Zwischen den einzelnen Pfützen bestand sowohl ein signifikant negativer Zusammenhang zwischen der Anzahl überlebender Kaulquappen und Metamorphosegröße und -gewicht (Abb.8.3) als auch zwischen der Länge der Larvaldauer und Metamorphosegröße bzw. -gewicht (Abb.8.4). Beides lässt auf den ersten Blick auf ein limitiertes Nahrungsangebot und Nahrungskonkurrenz zwischen den Kaulquappen schließen. Unter diesen Umständen hätte man allerdings einerseits deutlich niedrigere O₂-Werte aufgrund stärker eingeschränkter Algenwachs-

tums in den Pfützen mit hoher Quappenzahl und andererseits positive Korrelationen zwischen der Länge der Larvaldauer und der Metamorphosegröße der Quappen in den einzelnen Pfützen aufgrund nachlassender Konkurrenz erwartet, wie ein Laborversuch unter hohen Dichtebedingungen auch belegt (s. Anhang J). Beides ist jedoch nicht der Fall; im Gegenteil, innerhalb der flachen Pfützen waren durchgängig, wenn auch nicht immer signifikante, negative Korrelationen zwischen der Entwicklungsdauer und Metamorphosegröße der Quappen zu verzeichnen, während innerhalb der tiefen Pfützen kein einheitlicher Trend festzustellen war (Tab.8.3). Wahrscheinlicher ist, dass unter der bewusst sehr gering gewählten Ausgangsdichte der Quappen keine Nahrungskonkurrenz unter den Tieren herrschte (Ausnahme evt. T4), sondern die genetische Ausstattung der einzelnen Tiere zum Tragen kam - oder, um mit Morin zu sprechen: "when tads are not food-limited, patterns of size and age at metamorphosis may simply reflect natural variation among individuals in growth and differentiation, with rapidly developing individuals leaving sooner and at larger body sizes" (zitiert aus Pfennig et al. 1991). Auch andere Autoren fanden unter geringen Dichtebedingungen in natürlichen bzw. künstlichen Kleingewässern negative Korrelationen zwischen der Larvalperiode und der Metamorphosegröße der Tiere (Pfennig et al. 1991, Tejedo und Reques 1994), während unter hohen Dichten (Tejedo und Reques 1994) oder eingeschränkter Nahrungsverfügbarkeit (Pfennig et al. 1991), also unter Konkurrenzbedingungen, ein positiver Zusammenhang zwischen diesen Parametern bestand.

Da bekannt ist, dass die Kaulquappen der meisten Arten im Laufe der Entwicklung aus dem Beutespektrum räuberischer Libellenlarven herauswachsen (Caldwell et al. 1980, Travis et al. 1985), erreichen schneller wachsende Quappen früher den sicheren Größenbereich. Möglicherweise sind daher unter hohem Räuberdruck, wie er mit ziemlicher Sicherheit in den Pfützen mit einer geringen Anzahl überlebender Quappen herrschte, die langsamer

wachsenden Quappen quantitativ stärker gefressen worden als in Pfützen mit niedrigerem Räuberdruck, woraus eine scheinbar dichteabhängige mittlere Metamorphosegröße der Tiere der einzelnen Pfützen resultierte.

1994 ließ sich kein Zusammenhang zwischen der Länge der Larvaldauer und der Metamorphosegröße der Tiere der einzelnen Pfützen erkennen (Tab.8.8), noch ergaben sich eindeutige Zusammenhänge zwischen diesen Parametern innerhalb der einzelnen Pfützen. D.h., dass die hohe Variabilität in der Entwicklung und dem Wachstum der Tiere der einzelnen Pfützen wohl, trotz standardisierter Größe und zeitgleicher Entstehung der aquatischen Habitate, auf einen individuell sehr unterschiedlichen biotischen und abiotischen Entwicklungsverlauf der einzelnen Pfützen zurückzuführen ist. Dies wird exemplarisch durch die sehr unterschiedliche Primärproduktion (gemessen als Chlorophyll-a-Gehalt in der Wassersäule) in den einzelnen Pfützen belegt, die aber wiederum keinen direkten Einfluss auf das Wachstum und die Entwicklung der Quappen hatte (Tab.8.9). Die Phytoplanktonbiomasse, die den Quappen neben der Periphytonmasse als Nahrungsgrundlage dient (Viertel 1991), lag kurz nach Versuchsbeginn im oligotrophen Bereich und erreichte innerhalb von zwei Wochen mesotrophe Werte (Klee 1990; s.a. O₂-Werte > 100%), so dass die Nahrungsverfügbarkeit keine dominante Rolle gespielt haben dürfte. Da Kaulquappen das gesamte Artenspektrum des vorhandenen Phytoplanktonangebots unselektiv nutzen (Wassersug 1975, Seale und Beckvar 1980), könnten höchstens gravierende Unterschiede in der Aufschließbarkeit und der Qualität der in den einzelnen Pfützen dominant vertretenen Algenarten Einfluss auf das Wachstum und die Entwicklung der Quappen genommen haben.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, wie stark selbst standardisierte Kleingewässer biotischen und abiotischen Schwankungen nicht nur zwischen ein-

zelenen Jahren, sondern auch innerhalb eines Jahres unterworfen sein können. Diese hohe unvorhersehbare Stochastizität in der Qualität und häufig auch der Lebensdauer temporärer Gewässer erfordert ein ebenso hohes Maß an Plastizität in der Entwicklung und im Wachstum der Kaulquappen, um auf unterschiedlichste Umweltbedingungen und entsprechende Veränderungen derselben reagieren zu können. Daneben kann eine selbst rein zufällige Streuung verschiedener Entwicklungsstrategien langfristig zu einer besseren Anpassung an stark fluktuierende Lebensräume führen als festgelegte Einzelstrategien (Kaplan und Cooper 1984). Dies scheint eine wesentliche Rolle zu spielen, wie die hohe Variabilität in der Larvaldauer und Metamorphosegröße anfänglich gleich großer Tiere innerhalb der einzelnen Pfützen belegt. Die überwiegend negativen Korrelationen zwischen Entwicklungsdauer und Metamorphosegröße der Tiere der einzelnen Pfützen zeigen in diesem Fall wie in anderen Freilanduntersuchungen mit niedriger Kaulquappendichte (Pfennig et. al 1991, Tejedo und Reques 1994), dass kaum Konkurrenz für diese hohe Variabilität verantwortlich gemacht werden kann, sondern auch hier eine breite Risikostreuung auf der Ebene der qualitativen Ausstattung der Tiere angenommen werden muss, ähnlich wie sie für die hohe Variabilität in der Eigrößenverteilung von Einzelgelegen vermutet wird (Crump 1984, Kaplan und Cooper 1984, s. Kap.4).

9 Beeinflusst potenzieller Räuberdruck die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Bombina variegata* - Quappen?

9.1 EINLEITUNG

Viele aquatisch lebende Organismen sind in der Lage, die Anwesenheit eines Räubers wahrzunehmen (Petranka et al. 1987a, Stauffer und Semlitsch 1993, Dodson et al. 1994) und adaptiv darauf zu reagieren. Dies führt entweder zur fakultativen Ausbildung eines morphologisch anderen Phänotyps (Übersicht bei Gotthard und Nylin 1995) oder zur Veränderung bestimmter Verhaltensweisen (Übersicht bei Sih 1987, Lima und Dill 1990, Spieler (in press)). So bildet z. B. die Karausche *Carassius carassius* nur in Anwesenheit einer räuberischen Fischart eine andere, breitere Körperform aus, die die Fängigkeit des Räubers stark herabsetzt (Brönmark und Pettersson 1994). Ähnlich konnten McCollum und van Buskirk (1996) für *Hyla chrysoscelis* -Quappen und van Buskirk und Schmidt (2000) für *Triturus helveticus* - und *T. alpestris* - Larven zeigen, dass Libellenlarven einen anderen Phänotyp mit höheren und muskulöseren bzw. längeren Schwanzflossen induzieren, die in Räuber-Beute-Versuchen signifikant höhere Überlebenswahrscheinlichkeiten hatten. Veränderte Verhaltensweisen umfassen im Wesentlichen veränderte Tagesrhythmen (Tikannen et al. 1994), Aggregationsverhalten (Hager und Helfmann 1991, Rödel und Linsenmair 1997, Spieler 1997), räumliche Meidung des Räubers (Holomuzki 1986, Morin 1986, Petranka et al. 1987a, Werner 1991, Laurila et al. 1997) und stärkere Verstecknutzung (Morin 1986, Semlitsch 1987, Sih et al. 1992) sowie verringerte Aktivitätsraten (Stein und Magnusson 1976, Dill und Fraser 1984, Lawler 1989, Horat und Semlitsch 1994, Laurila et al. 1997), die im Allgemeinen mit Kosten verbunden sind und zu einem "trade-off" zwischen Feindabwehr und Nahrungsaufnahme führen (Grant and Noakes 1987, Skelly und Werner 1990). D. h. die genannten Verhaltensveränderungen führen einerseits zu einer erhöhten Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere, sind aber andererseits mit Einbußen in

der Energieversorgung verbunden, die sich negativ auf wichtige Lebenslaufvariablen wie die Entwicklungsdauer bzw. Metamorphose- oder Adultgröße auswirken (Skelly und Werner 1990) und damit einen wesentlichen Einfluss auf die Gesamtfitness der Tiere haben können (s. Kap.1). Lebenslauftheoretische Überlegungen gehen davon aus, dass die Metamorphosegröße von Tieren mit komplexen Lebenszyklen die im aquatischen und terrestrischen Habitat herrschenden Wachstumbedingungen und Mortalitätsrisiken widerspiegelt, so, dass das Verhältnis von Mortalität zu Wachstum in beiden Habitaten optimiert wird (Werner 1986, Ludwig und Rowe 1990, Rowe und Ludwig 1991, Abrams und Rowe 1996). Werners Modell (1986) sagt vorher, dass Tiere unter erhöhtem Prädationsdruck mit einer kleineren Körpergröße das Wasser verlassen sollten, macht aber keine Aussage über die relative Entwicklungsdauer. D.h. Kaulquappen sollten, soweit kein anderer Selektionsdruck entgegenwirkt, in Anwesenheit eines Räubers versuchen, ihn möglichst zu meiden und/oder möglichst schnell das Laichgewässer zu verlassen. Beide Strategien sollten zu einer verringerten Metamorphosegröße führen. Die Ergebnisse mehrerer Laboruntersuchungen an Kaulquappen (Skelly und Werner 1990, McCollum und van Buskirk 1996) und Insekten (Peckarsky et al. 1993, Ball und Baker 1996, Hechtel und Juliano 1997) stehen im Einklang mit diesem Modell. Es gibt jedoch experimentelle Freilanduntersuchungen, in denen Räuberdruck keinen Einfluss auf die Metamorphosegröße der Tiere hatte (Morin 1986, Fauth 1990) bzw. Tiere durch räuberbedingt nachlassende inter- oder intraspezifische Konkurrenz größer an Land gingen (Wilbur 1987, van Buskirk 1988).

In diesem Kapitel sollte untersucht werden, inwieweit *B. variegata*-Quappen ihr Verhalten an die Anwesenheit eines Räubers anpassen, und welchen Einfluss eventuelle Verhaltensveränderungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bzw. das Wachstum der Tiere haben.

9.2 MATERIAL UND METHODE

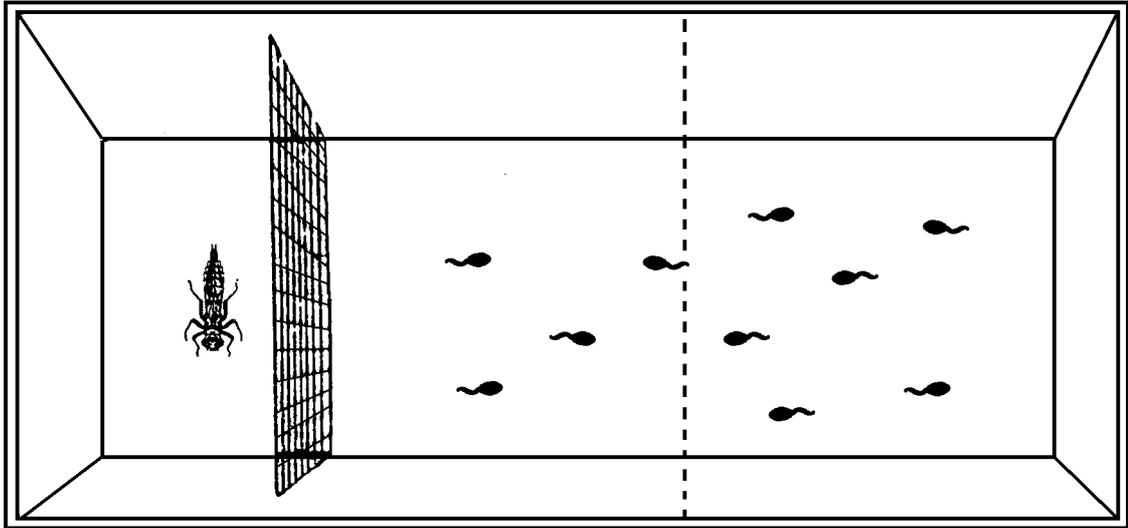


Abb.9.1: Aufsicht eines Aquariums, in dem 10 *B. variegata*-Kaulquappen in Anwesenheit eines potenziellen Räubers (*Aeshna spec.*) aufwuchsen, der durch ein Metallgitter abgetrennt war.

14 Aquarien mit einer Grundfläche von 37x25cm und einem Wasservolumen von 15l wurden mit jeweils 10 *Bombina variegata*-Kaulquappen bestückt. Sämtliche Kaulquappen befanden sich zu Beginn des Versuches im Entwicklungsstadium G23 und hatten eine Körperlänge von 9 mm. Im vorderen Teil der Aquarien war ein 7 cm breiter Streifen durch ein Metallgitter abgetrennt; hier wurde in der Hälfte der Aquarien je eine Großlibellenlarve (*Aeshna spec.*) als Räuber eingesetzt und jeden dritten Tag mit vier *B. variegata*-Quappen, die aus einem zusätzlichen Sammelbecken stammten, gefüttert. Zeitgleich wurden auch in den abgetrennten Bereichen der Kontrollbecken, die keine Räuber enthielten, jeweils vier Quappen eingesetzt. Räuber- und Kontrollbecken waren paarweise in einem Laborraum aufgestellt, um mögliche Licht- oder Temperaturunterschiede zu kompensieren. Der Versuch fand bei Tageslicht statt. Die mittlere Zimmertemperatur während des Versuchs betrug 22.1 ± 0.9 °C. Die Kaulquappen wurden ad lib. mit rein pflanzlichen Futtertabletten gefüttert. Das Futter wurde in der Mitte der Aquarien zugegeben, um die räumliche Vertei-

lung der Kaulquappen nicht zu beeinflussen. Einmal pro Woche wurde das Wasser in den Aquarien gewechselt, und die Körperlänge und das Entwicklungsstadium sämtlicher Kaulquappen bestimmt. Während der Metamorphose wurden außerdem das Körpergewicht und die Länge der Entwicklungszeit bestimmt.

Um Verhaltensänderungen gegenüber dem Räuber festzustellen, wurden, bevor die Kaulquappen zu dem Räuber gesetzt wurden und 10 min. nachdem der Räuber die erste Quappe gefressen hatte, folgende Daten in dem Räuber- und dem jeweils entsprechenden Kontrollbecken erhoben:

- der Aktivitätsgrad, d.h. der prozentuale Anteil der sich bewegenden Kaulquappen wurde pro Becken bestimmt. Dabei handelte es sich im Wesentlichen um schwimmende, teilweise jedoch auch um fressende Quappen. Um nicht selbst Einfluss auf den Versuch zu nehmen, wurde ein Sicherheitsabstand gewahrt und auf eine Trennung zwischen fressenden und schwimmenden Kaulquappen, die aus der sicheren Entfernung nicht eindeutig möglich war, verzichtet.

- der Aufenthaltsort der Kaulquappen. Das Areal, in dem sich die Kaulquappen aufhalten konnten, wurde in eine vordere, dem Gitter mit dem potenziellen Räuber zugewandte, und eine hintere, von dem Räuber weiter entfernte Hälfte unterteilt. Vor und nach der Fütterung des Räubers wurde die Anzahl der Kaulquappen in der vorderen bzw. hinteren Hälfte der Aquarien bestimmt.

Für die Auswertung wurde der prozentuale Anteil der Quappen, die aktiv waren bzw. sich in der jeweiligen Beckenhälfte befanden, für jedes Becken über die Zeit gemittelt.

9.3 ERGEBNISSE

Während der Metamorphose unterschieden sich die Tiere aus den Räuberansätzen weder in der Larvaldauer (mit Räuber: 30.6 ± 3.1 d, ohne Räuber: 29.4 ± 3.3 d, U-Test, $z = -1.4$, $p = 0.16$), noch in der Körperlänge (mR: 39.4 ± 1.3 mm, oR: 39.7 ± 0.8 mm, U-Test, $z = -0.32$, $p = 0.75$) oder im Körpergewicht (mR: 703 ± 80 mg, oR: 729 ± 80 mg, U-Test, $z = -0.45$, $p = 0.65$) von

von den Kontrolltieren. Allerdings zeigten die Tiere aus den Räuberansätzen eine erhöhte Mortalität (mR: $n=7.7\pm 1.5$, oR: 9.4 ± 0.5 Überlebende, U-Test, $z=-2.3$, $p=0.02$).

Aktivität: die Quappen zeigten insgesamt eine sehr geringe Aktivität, die im Räuberansatz nach Fütterung des Räubers noch weiter vermindert war (vorher: $17.9\pm 4.0\%$ der Tiere, nachher: $12.1\pm 2.9\%$ der Tiere, $p=0.02$, Wilcoxon Paardifferenztest; Abb.9.2). In den Kontrollbecken waren keine Aktivitätsunterschiede vor und nach dem Einsetzen der Kaulquappen zu beobachten (vorher: $18.4\pm 3.9\%$, nachher: $20.0\pm 6.7\%$ der Tiere, $p=0.61$, Wilcoxon Paardifferenztest; Abb.9.2).

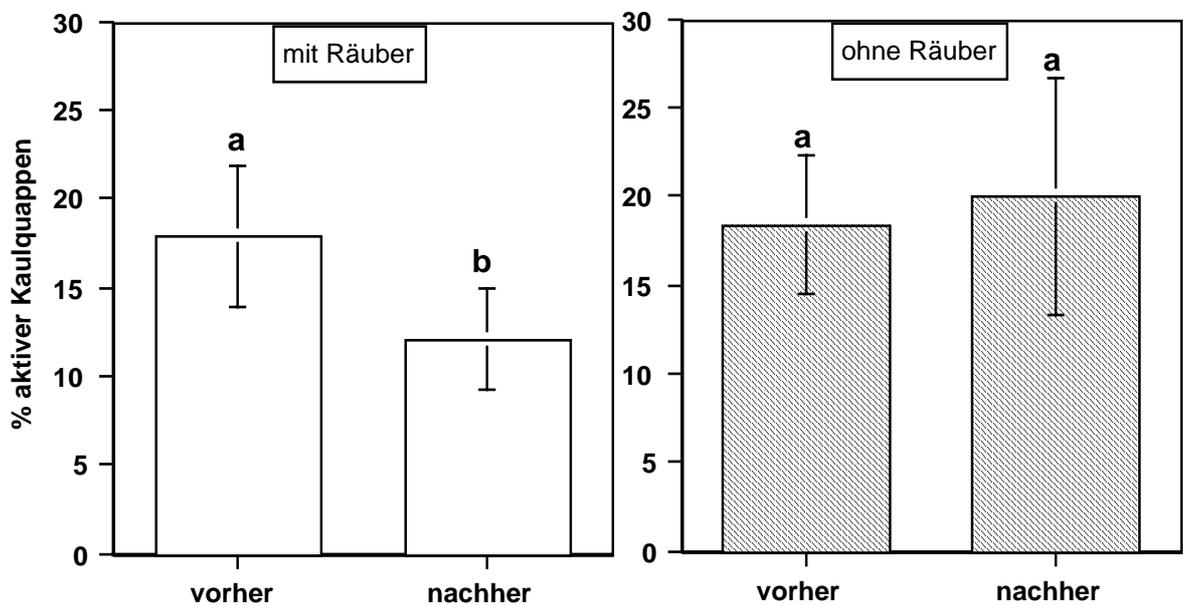


Abb.9.2: Prozentsatz aktiver Kaulquappen vor und nach der Fütterung der Räuber mit zusätzlichen Quappen. In der Kontrolle wurden ebenfalls Quappen in die separat abgetrennten Aquarienbereiche eingesetzt.

Aufenthalt: im Räuberansatz mieden die Tiere den vorderen, räubernahen Bereich stärker, nachdem der Räuber gefüttert worden war. (vorher: $50.0\pm 12\%$ der Tiere, nachher: $62.0\pm 5.0\%$ der Tiere im hinteren Bereich; $p=0.03$, Wilcoxon Paardifferenztest; Abb.9.3), während der Einsatz der Kaulquappen in den abgetrennten Bereich der Kontrollbecken keinen Einfluss auf den Aufenthaltsort hatte (vorher: $53.4\pm 12.4\%$ der Tiere, nachher:

51.0±9.3% der Tiere im hinteren Bereich; p=0.35, Wilcoxon Paardifferenztest; Abb.9.3).

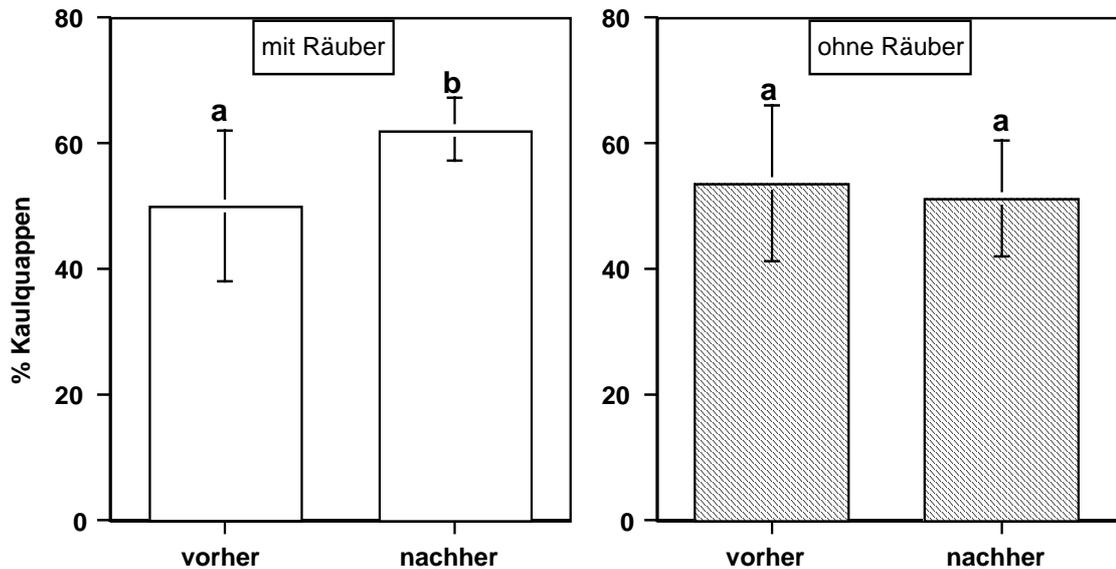


Abb.9.3: Prozentsatz der Kaulquappen im Räuber- bzw. Kontrollansatz, die sich vor und nach dem Einsetzen weiterer Quappen in die separat durch ein Gitter abgetrennten Aquarienbereiche in der davon entfernteren Aquarienhälfte aufhielten.

9.4 DISKUSSION

Viele aquatische Räuber sind visuelle Jäger und zur erfolgreichen Jagd auf Bewegungen der Beute angewiesen (Bsp. Odonaten: Oakley und Pal-ka 1967, Pritchard 1965, Fische: Tikkanen et al. 1994, Salamander: Leff und Bachmann 1988). Entsprechend ergaben Untersuchungen an Kaulquappen verschiedener Arten, die artspezifisch unterschiedlich hohe Grundaktivitäten zeigen, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit unter Räuberdruck wesentlich vom Aktivitätsgrad der Kaulquappen abhängt (Lawler 1989, Werner und McPeck 1994, Azevedo-Ramos et al. 1997). Erwartungsgemäß reagieren Kaulquappen auf Räuber durch räumliche Vermeidung (Morin 1986, Semlitsch 1987, Laurila et al. 1997), erhöhte Verstecknutzung (Morin 1986, Semlitsch 1987) und/oder reduzierte Aktivität (Lawler 1989, Skelly und Werner 1990, Skelly 1992, Horat und Sem-

litsch 1994, Anholt et al. 1996, Laurila et al. 1997). Häufig ist bereits die Anwesenheit eines Räubers ausreichend, ohne dass es zum Beuteverzehr kommen muss, um entsprechende Verhaltensreaktionen auszulösen (Horat und Semlitsch 1994, Anholt et al. 1996, Laurila et al. 1997). Andere Untersuchungen zeigen, dass Kaulquappen nicht nur fakultativ auf die Präsenz eines Räubers reagieren, sondern ihren Aktivitätsgrad graduell daran anpassen, wie hoch der herrschende Räuberdruck ist (Horat und Semlitsch 1994, Anholt et al. 1996) bzw. ob ein Räuber mit arteigenen oder artfremden Beutetieren gefüttert wurde (Wilson und Lefcort 1993, Laurila et al. 1998). Auch *B. variegata* - Quappen vermieden in den Räuberansätzen die räubernahere Hälfte der Aquarien und schränkten ihre Aktivität im Schnitt um 32% ein, allerdings nur vorübergehend nach Fütterung der Räuber mit arteigenen Quappen. Die Anwesenheit des Räubers allein reichte nicht aus, um entsprechende Verhaltensreaktionen auszulösen. In sehr kleinräumigen Pfützen, wie sie typischerweise von *B. variegata*-Quappen genutzt werden, ist es insgesamt schwierig, potenziellen Räubern aus dem Weg zu gehen. Daher sollten, soweit es die herrschenden Nahrungsbedingungen erlauben, möglichst geringe Aktivitätslevel den besten Räuberschutz darstellen. *B. variegata*-Quappen zeigten im Vergleich zu anderen, bisher untersuchten Arten einen grundsätzlich niedrigen Aktivitätsgrad, der unter 20% lag (Abb.9.2, Tab.9.1). Vergleichende Untersuchungen zwischen Quappen temporärer und ausdauernder Gewässer zeigen, dass zumindest Kaulquappen in gemäßigten Breiten, die in häufig austrocknenden Gewässern aufwachsen, durchgängig eine niedrigere Grundaktivität zeigen (Tab.9.1) und zudem ihre Aktivität in Gegenwart eines Räubers stärker einschränken (Werner 1991, Semlitsch und Reyer 1992a, Horat und Semlitsch 1994, Laurila et al. 1998) als Kaulquappen, die an permanente Gewässer gebunden sind. Diese besitzen dagegen häufig Gewebetoxine, die sie zumindest für viele Fischarten, seltener jedoch für Invertebraten ungenießbar machen (Kruse und Francis 1977, Brodie et al. 1978).

Untersuchte Art	Gewässertyp	Aktivitätsgrad	Autor(en)
<i>Bufo americanus</i>	T/P	30%	Skelly&Werner 1990
<i>Bufo americanus</i>	T/P	18-38%	Anholt et al. 1996
<i>Pseudacris crucifer</i>	T	30-37%	Skelly 1992
<i>Rana catesbeiana</i>	P	18-36%	Werner 1991
<i>Rana clamitans</i>	T/P	17-28%	
<i>Rana catesbeiana</i>	P	47%	Werner&McPeck 1994
<i>Rana clamitans</i>	T/P	31%	
<i>Rana esculenta</i>	P	42%	Semlitsch&Reyer 1992a
<i>Rana lessonae</i>	T/P	31%	
<i>Bufo bufo</i>	P	37%	Laurila et al. 1998
<i>Rana temporaria</i>	T/P	16%	
<i>Bombina variegata</i>	T	18-20%	Böll, s.o.

Tab.9.1: Grundaktivität, gemessen bei Kaulquappen verschiedener Arten, die ohne Räuberdruck unter ad lib. Fütterungsbedingungen aufwuchsen. T = temporäres, P = permanentes Larvalgewässer.

Anders als in permanenten Gewässern spielen Räuber in temporären Pfützen allerdings eine eher untergeordnete Rolle für das Überleben der Kaulquappen (Crump 1981, Woodward 1983, Newman 1987; Ausnahme: tropische Savannengebiete, Rödel 1998); weitaus höher ist die Gefahr, mit der Pfütze vorzeitig auszutrocknen (s. a. Anhang A). In Abwägung dieser beiden Risiken wäre es für Kaulquappen kurzlebiger Pfützen nachteilig, ihre Aktivität soweit zu reduzieren, dass ihr Wachstum und vor allem ihre Entwicklung negativ beeinflusst würden, wie es für einige Arten nachgewiesen ist (z.B. Skelly und Werner 1990), da dies ihr ohnehin hohes Austrocknungsrisiko noch vergrößern würde. Interessanterweise reagiert die häufig in temporären Gewässern aufwachsende Art *Rana temporaria* unter konstanten Wasservolumenbedingungen auf Räuberdruck mit einer verlängerten Larvalperiode und größeren Metamorphosegröße, während

die Grasfroschquappen in abnehmendem Wasservolumen beschleunigt metamorphosieren und keinerlei Reaktion auf Räuberdruck zeigen (Laurila und Kujasalo 1999).

Bei *B. variegata* hatten die beobachtete, kurzfristige Meidung des Räubers und die vorübergehenden Aktivitätseinschränkungen keinerlei Einfluss auf die Metamorphosegröße oder die Entwicklungsdauer der Tiere. Es ist naheliegend, dass *Bombina*-Quappen nur auf akuten Räuberdruck reagieren, d.h. wenn der Räuber hungrig ist und eine Quappe erbeutet hat (ausgehungerte Libellenlarven können bis zu 10 mittelgroße Kaulquappen fressen, eigene Beobachtung, s.a. Laurila et al. 1998). Ähnlich mieden *Bufo americanus* - Quappen mit arteigenen Quappen gefütterte Libellenlarven, nicht aber ungefütterte Libellenlarven (Anholt et al. 1996). Nur vorübergehend reduzierte Aktivitätsraten und Räubervermeidung wurden aber auch bei zwei Anurenarten beobachtet, deren Nahrungsbedarf stetig anstieg (Laurila et al. 1998). Dies dürfte aber in dem oben beschriebenen Versuch mit *B. variegata*-Quappen keine Rolle gespielt haben, da die Kaulquappen aller Ansätze täglich ad lib. gefüttert wurden.

Dennoch ergaben sich Kosten für die Tiere, die in Anwesenheit eines Räubers aufwuchsen: mit 23% erlitten sie eine wesentlich höhere Mortalitätsrate als die Tiere der Kontrollgruppen (6%). 11 der 13 verstorbenen Tiere zeigten z.T. bereits nach zwei Wochen einen Wachstums- und Entwicklungsstillstand, der schließlich zum Tode führte. In den Gruppen ohne Räuber verstarben insgesamt nur drei Tiere, zwei davon in der kritischen Umbauphase während des Metamorphoseklimax.

Auch McCollum und van Buskirk (1996) beobachteten bei in temporären Gewässern aufwachsenden *Hyla chrysoscelis*-Quappen in Anwesenheit einer eingesperrten Libellenlarve herabgesetzte Aktivitätsraten, die sich nicht auf die Entwicklung oder das Wachstum der Quappen auswirkten, aber zu einer erhöhten Mortalität führten. *Hyla chrysoscelis*-Quappen bildeten in Anwesenheit eines Räubers einen alternativen Phänotyp mit einem muskulöseren Schwanzsaum aus, der unter Räuberdruck eine höhere Überlebenschance als der Normaltyp hatte. Die Autoren gehen davon aus, dass die Induzierung des alternativen Morphs kostenträchtig ist und sich in der erhöhten Mortalität niederschlug. Dies war mög-

licherweise auch bei *B. variegata* der Fall, da die Kaulquappen ebenfalls in Anwesenheit räuberischer Libellenlarven muskulösere Schwanzsäume ausbilden (van Buskirk, pers. Mittlg.). Alternativ könnte erhöhter Stress in den Räuberansätzen für die höhere Mortalität verantwortlich gewesen sein. Eingeschränkte Aufenthaltsbereiche und verringerte Aktivitätsraten nach Fütterung der Räuber führten wahrscheinlich vorübergehend zu einer erniedrigten Nahrungsaufnahme. Nach Abklingen der Reaktion auf den Räuber nahm die Aktivität und Futterraufnahme möglicherweise kurzfristig stark zu, um den erfolgten Wachstums- und/oder Entwicklungsverlust zu kompensieren. Kompensatorisches Wachstum nach kurzfristigen Nahrungseingüssen ist bei einer Vielzahl von endo- und ektothermen Tieren nachgewiesen (Wilson und Osborne 1960, Weatherly und Gill 1981, Russell und Wootton 1992, Wieser et al. 1992), ohne dass die Mechanismen im Einzelnen bekannt sind. Dagegen weiß man, dass überdurchschnittliche Wachstumsraten häufig mit Kosten wie erhöhten Fehlerraten sowohl auf Protein- als auch der gesamten Entwicklungsebene, herabgesetzter Immunabwehr sowie geringerer Stresstoleranz z.B. gegenüber Nahrungseingüssen verbunden sind, die zu einer erhöhten Mortalität führen können (Übersicht s. Arendt 1997). Es wird vermutet, dass ein "trade-off" zwischen verschiedenen Allokationsbereichen eingegangen wird, und vorübergehende, nahrungsbedingte Beeinträchtigungen in der Energieversorgung keinen Einfluss auf die Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit haben, weil entsprechend weniger Energie für die (Lipid-)Speicherung oder Selbsterhaltung aufgewendet wird (Wieser 1991).

10 Gesamtdiskussion

Die Gelbbauchunke *Bombina variegata* ist eine Amphibienart, die bevorzugt in vegetationslosen, sonnenexponierten Pfützen und Wagenspuren ablaicht. Solch ephemere Gewässer sind durch ihre Witterungsabhängigkeit unvorhersehbar in ihrem Auftreten und ihrer Dauer und zeichnen sich durch stark fluktuierende Umweltbedingungen wie z.B. Wasserstand und Temperatur aus, die sich wiederum auf die Dichte, Nahrungskonkurrenz und den Räuberdruck auswirken können. Das hohe Austrocknungsrisiko dieser Kleinstgewässer stellt das größte Mortalitätsrisiko der Kaulquappen dar.

In Anpassung an diesen Lebensraum hat *Bombina variegata* eine für temperate Arten ungewöhnlich lange Fortpflanzungsperiode, die von Mai bis August andauert. Weibchen sollten bedingt durch das hohe Austrocknungsrisiko der Kaulquappen in einzelnen Pfützen eine zeitliche und räumliche Risikostreuung bei der Ablage ihrer Gelege betreiben. Tatsächlich zeigen *Bombina variegata* - Weibchen einen ovariellen Zyklus, der es ihnen erlaubt, opportunistisch mehrere Gelege pro Saison zu produzieren: anders als die meisten temperaten Anurenarten (Jørgensen et al. 1979) haben Gelbbauchunken keine synchrone, sondern eine kontinuierliche Eientwicklung, wie sie sonst für tropische Arten üblich ist. Selbst Weibchen, die gerade ovuliert bzw. abgelaicht hatten, hatten genügend reife, dotterreiche Eier in den Ovarien, um ein weiteres Gelege abzusetzen. Unter seminaturalen Freilandbedingungen realisierten Gelbbauchunken - Weibchen ihr hohes Fortpflanzungspotenzial und produzierten 2-8 Gelege pro Saison (Buschmann 2002). In populationsdynamischen Freilandstudien konnte dagegen nur ein geringer Prozentsatz (4-12%) mehrfach ablaichender Weibchen nachgewiesen werden (Seidel 1988, Barandun 1995, Sy und Grosse 1998), was aber größtenteils auf die Schwierigkeit zurückzuführen sein dürfte, kopulierende Weibchen quantitativ über die gesamte Fortpflanzungsperiode zu erfassen.

Darüber hinaus nutzt *Bombina variegata* alle Möglichkeiten der räumlichen Risikostreuung ihrer Gelege: die Weibchen geben ihre Eier einzeln ab, die sie innerhalb der Pfützen in kleinen Portionen verteilen (eigene Beobachtung), eine sinnvolle Vorsichtsmaßnahme, da mit zunehmender Austrocknung häufig abgegrenzte Teilbereiche entstehen, die vorzeitig trockenfallen (eigene Beobachtung). Eine noch breitere Streuung erfolgt dadurch, dass die Weibchen ihre Eier zum Teil auf mehrere Laichgewässer verteilen (Buschmann, pers. Mittlg.), so dass die Quappen unterschiedlichen Räuber-, Dichte- und Austrocknungsrisiken ausgesetzt sind.

Auffallend hoch ist auch die Variabilität in den Eigrößen, sowohl innerhalb, aber mehr noch zwischen den Gelegen einzelner Weibchen. So variierte das Eivolumen der einzelnen Gelege um das bis zu 1,9-fache. Untersuchungsergebnisse zeigten, dass mit zunehmender Größe und zunehmendem Gewicht der Weibchen zwar die Gelegegröße, aber nicht die mittlere Eigröße der Weibchen zunahm. Investitionen in überdurchschnittlich große Eier waren konditionsabhängig: während Weibchen mit überdurchschnittlicher Kondition sowohl größere Gelege als auch größere Eier produzierten, gingen schlechter konditionierte Weibchen einen „trade-off“ zugunsten einer möglichst hohen Fekundität ein.

Wie bei den meisten Anurenarten korrelierte die Schlupfgröße der Kaulquappen signifikant mit der Eigröße. Kaulquappen großer Eier hatten einen Fitnessvorteil unter zunehmenden Austrocknungsbedingungen und metamorphosierten signifikant schneller als Quappen kleiner Eier. Dennoch ist nicht auszuschließen, dass auch kleinere Eier unter anderen Habitatbedingungen von Vorteil sind, und eine breite Streuung Fitnessvorteile mit sich bringen kann, wie sie theoretisch von Kaplan und Cooper (1984) gefordert werden und bei einigen Anurenarten temporärer Gewässer nachgewiesen sind (Berven und Chadra 1988, Parichy und Kaplan 1995).

Gelbbauchunkenquappen reagierten trotz durchgängig ähnlichem Versuchsaufbau sehr unterschiedlich auf Veränderungen physikalischer und chemischer Wasserparameter, die mit zunehmendem Austrocknungsrisiko einhergehen, und lassen auch hier eine breite Streuung in der qualitativen Ausstattung der Tiere vermuten, die zu unterschiedlichen Entwicklungsstrategien führt.

In einem Ausgangsversuch, in dem das Wasservolumen nach der ersten Entwicklungshälfte verändert wurde, zeigten die Quappen einen adaptiven „trade-off“ zwischen Wachstum und Entwicklung und verließen das Wasser unter verschlechterten Bedingungen kleiner und schneller als Quappen, die unter konstant günstigen Bedingungen aufwuchsen. Zunächst unerwartet reagierten Kaulquappen der Erdkröte (*Bufo bufo*), die als typische Art permanenter Laichgewässer gelten, ebenfalls auf zunehmendes Austrocknungsrisiko, indem sie ihre Entwicklung auf Kosten ihres Wachstums beschleunigten. Allerdings zeigen eigene Beobachtungen (s. Anhang D), dass *Bufo bufo* ein sehr flexibles Fortpflanzungssystem aufweist und durchaus nicht an ausdauernde Gewässer gebunden ist. An zwei Standorten laichten Erdkröten über mehrere Jahre hinweg nicht im zeitigen Frühjahr, sondern erst im Frühsommer in ephemeren Tümpeln und Wasseransammlungen ab. Untersuchungen von Kuhn (1993) in einer der letzten Wildflußauen Deutschlands belegen, dass solch dynamische Landschaften zu den ursprünglichen Laichhabitaten der Erdkröten gehören.

Ein weiterer Versuch mit *Bombina variegata*, der klären sollte, ob Kaulquappen während unterschiedlicher Entwicklungsphasen unterschiedlich auf Veränderungen des Wasservolumens reagieren, ergab, dass die Quappen auf verschlechterte Bedingungen mit Wachstumseinbußen reagierten, aber keine Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit zeigten. Die insgesamt stark beschleunigte Entwicklungsgeschwindigkeit der Kaulquappen dieses Versuchsansatzes gegenüber dem Ausgangsversuch läßt sich nicht allein durch die relativ geringfügigen Temperaturunterschiede zwischen den Versuchen erklären, sondern deutet eher auf eine genetisch bedingte, hohe Entwicklungsrate mit geringerer phänotypischer Plastizität hin. Newman (1988a) wies für *Scaphiopus couchii* - Quappen genetisch bedingte, unterschiedlich hohe Entwicklungsraten nach, wobei Quappen mit geringerer inhärenter Entwicklungsgeschwindigkeit eine größere phänotypische Plastizität in Pfützen unterschiedlicher Dauer aufwiesen. Eine Fixierung der per se günstigen, hohen Entwicklungsgeschwindigkeit ist außerdem von Vorteil, wenn Kaulquappen mit zunehmendem Austrocknungsrisiko unter physiologischem Stress leiden, der sich dann nur in Wachstumseinbußen äußert.

Weitere Untersuchungen, in denen entweder der Wasserstand oder die Ionenkonzentration als mögliche Signalgeber für Verschlechterungen der Habitatsituation separat verändert wurden, führten zu ähnlichen Ergebnissen. Kaulquappen reagierten im wesentlichen mit Wachstumseinbußen auf Verschlechterungen, zeigten aber keine Unterschiede in der Gesamtentwicklungsdauer. Dagegen schwankte die Entwicklungsdauer der Quappen zwischen den einzelnen Versuchen ganz beträchtlich, z. T. um bis zu einem Viertel der Gesamtentwicklungsdauer. Hohe Ausgangsionenkonzentrationen, die Leitfähigkeitswerten entsprachen, wie sie in von Austrocknung bedrohten Pfützen zu finden sind, scheinen insgesamt einen negativen Einfluß auf die Entwicklungsrate zu haben. Dennoch bleibt eine auffallend hohe Variabilität in den Wachstums- und Entwicklungsverläufen zwischen den einzelnen Ansätzen gleicher Ausgangskonzentration, die durch abweichende Versuchsbedingungen allein nur schwer erklärbar sind. Vielmehr muß auch hier von genetisch bedingten Unterschieden zwischen den Tieren der verschiedenen Versuchsansätze ausgegangen werden.

Erhöhte Ammoniumkonzentrationen dagegen wirkten sich nicht nur negativ auf das Wachstum, sondern auch stark auf die Entwicklung der Quappen aus: während der exponentiellen Wachstumsphase in der ersten Entwicklungshälfte wurde das Wachstum deutlich beeinträchtigt, in der zweiten Entwicklungshälfte, wo Ausdifferenzierungs- und Umbauprozesse vorherrschend sind, wurde die Entwicklungsrate drastisch verlangsamt. Allerdings dürften hohe Ammoniumkonzentrationen im Freiland auch unter hohen Dichtebedingungen kaum eine Rolle spielen, da Ammoniak sehr rasch diffundiert und erst unmittelbar vor dem Austrocknen der Pfützen nennenswerte Ammoniumkonzentrationen erreicht werden (Anhang H).

In den Freilanduntersuchungen, wo Kaulquappen unter sehr niedrigen Dichteverhältnissen in unterschiedlich tiefen, künstlich angelegten Pfützen aufwuchsen, metamorphosierten die Tiere aus den flachen Pfützen in beiden Jahren etwas früher als aus den tieferen Pfützen. Allerdings ließen sich die Befunde aufgrund der hohen Varianz zwischen den Pfützen gleicher Tiefe nicht statistisch absichern. Zudem herrschten nur vorübergehend kritische Wasserstände

in den flachen Pfützen, da es in der zweiten Entwicklungshälfte der Quappen wiederholt regnete. Auffallend war, wie stark selbst standardisierte Kleingewässer biotischen und abiotischen Schwankungen unterworfen waren, die sich in der hohen Variabilität der Tiere sowohl in der Metamorphosegröße als auch in der Larvaldauer widerspiegelten. Die überwiegend negativen Korrelationen zwischen Entwicklungsdauer und Metamorphosegröße der Tiere der einzelnen Pfützen zeigen in diesem Fall wie in anderen Freilanduntersuchungen mit niedriger Kaulquappendichte (Pfennig et. al 1991, Tejado und Reques 1994), dass kaum Konkurrenz für diese hohe Variabilität verantwortlich gemacht werden kann (s.a. Anhang J), sondern auch hier eine breite Streuung auf der Ebene der qualitativen Ausstattung der Tiere angenommen werden muß.

Räuber spielen im Vergleich zum Austrocknungsrisiko eine eher untergeordnete Rolle in temporären Gewässern. Entsprechend reagierten Gelbbauchunkenquappen auf die reine Anwesenheit von Libellenlarven nicht. Jedoch nach Fütterung mit arteigenen Quappen mieden die Kaulquappen den räubernahen Bereich stärker und verringerten ihre insgesamt geringe Aktivität noch weiter. Dies führte aber weder zu einer verringerten Metamorphosegröße noch zu einer verlängerten Entwicklungsdauer der Quappen; allerdings war bei den Tieren aus den Räuberansätzen eine erhöhte Mortalität festzustellen, die möglicherweise auf kompensatorische Wachstumsschübe zurückzuführen ist. Es ist bekannt, dass überdurchschnittliche Wachstumsraten häufig mit Kosten wie z.B. herabgesetzter Immunabwehr verbunden sind, die zu einer erhöhten Mortalität führen können (s. Arendt 1997).

11 Zusammenfassung

Die Gelbbauchunke *Bombina variegata* gilt als eine typische Pionierart, die bevorzugt vegetationslose, ephemere Gewässer mit hohem Austrocknungsrisiko als Laichgewässer nutzt. Kleinstgewässer dieser Art zeichnen sich durch hohe Fluktuationen abiotischer (Temperatur, Ionenkonzentration, Wasserstand), aber auch biotischer Faktoren (Dichte, Räuberdruck) aus. In Anpassung an das zeitlich und räumlich unvorhersehbare Auftreten dieser Gewässer hat die Gelbbauchunke eine für eine temperate Art außergewöhnlich lange Fortpflanzungsperiode (April - August). Die Weibchen zeigten während der Saison eine kontinuierliche Eientwicklung, die es ihnen erlaubt, opportunistisch mehrfach abzulaichen und damit eine zeitliche Risikostreuung der Gelege zu betreiben. Darüber hinaus nutzt *Bombina variegata* alle Möglichkeiten der räumlichen Risikostreuung, indem sie ihre Gelege in kleinen Portionen innerhalb von Pfützen, aber auch auf verschiedene Pfützen verteilt.

Die hohe Variabilität in den produzierten Eigrößen, besonders zwischen den Gelegen verschiedener Weibchen, ließ auf den ersten Blick eine weitere Strategie zur Risikostreuung vermuten; allerdings war die Eigröße von der Kondition der Weibchen abhängig: während gut konditionierte Weibchen in der Lage waren, sowohl größere Eier als auch größere Gelege zu produzieren, gingen schlechter konditionierte Weibchen einen „trade-off“ zugunsten einer möglichst hohen Fekundität ein. Unter günstigen Bedingungen greift diese Strategie, während die Produktion überdurchschnittlich großer Eier unter Austrocknungsbedingungen von Vorteil ist: Kaulquappen großer Eier hatten eine entsprechend größere Schlupfgröße und zeigten gegenüber Quappen kleinerer Eier eine beschleunigte Entwicklung.

Auch bei den Labor- und Freilanduntersuchungen, die sich mit der Frage beschäftigten, wie *Bombina variegata* auf kritische Veränderungen des Wasservolumens reagiert, war eine enorme Variabilität in den Wachstums- und Entwicklungsverläufen der Kaulquappen der verschiedenen Ansätze zu beobachten, die sich nur bedingt auf abweichende Versuchsbedingungen zurückführen ließ;

vielmehr dürfte die qualitative Ausstattung der Quappen eine wesentliche Rolle gespielt haben. Dabei kristallisierten sich in den verschiedenen Versuchen zwei unterschiedliche Entwicklungsstrategien heraus: Kaulquappen, die eine insgesamt relativ lange Entwicklungszeit benötigten, zeigten eine hohe phänotypische Plastizität und reagierten adaptiv auf abnehmende Wasserstände, indem sie ihre Entwicklung auf Kosten ihres Wachstums beschleunigten. Bei Quappen, die im Durchschnitt eine wesentlich schnellere Entwicklungszeit besaßen, war diese per se günstige hohe Entwicklungsrate dagegen fixiert, unabhängig davon, während welcher Entwicklungsphase die Quappen auf veränderte Bedingungen umgestellt wurden. Unter verschlechterten Bedingungen zeigten sie lediglich Wachstumseinbußen. Ähnlich reagierten Kaulquappen auf zunehmende Ionenkonzentrationen bzw. sinkende Wasserstände. Dagegen wirkte sich Ammoniak, Exkretionsprodukt von Amphibienlarven, in erhöhten Konzentrationen stark negativ aus und beeinträchtigte sowohl das Wachstum als auch die Entwicklung der Quappen.

Auf Räuber, die im Vergleich zum Austrocknungsrisiko temporärer Gewässer eine eher untergeordnete Rolle spielen, reagierten *Bombina variegata*-Quappen nur bedingt. Erst nach Fütterung der Libellenlarven mit Unkenquappen schränkten sie vorübergehend ihre Aktivität ein und mieden den räubernahen Bereich, ohne dass dadurch die Entwicklungsgeschwindigkeit oder das Wachstum der Quappen beeinträchtigt wurde; allerdings war eine erhöhte Mortalität zu beobachten.

Summary

The yellow-bellied toad, *Bombina variegata*, lives in highly dynamic habitats, where she predominantly uses shallow pools with no vegetation as breeding sites. These temporary ponds have a high risk of desiccation and show strong fluctuations in abiotic (e.g. temperature, ion concentration, water level) as well as biotic factors (e.g. density, predation pressure). In accordance with the unpredictability of breeding sites in time and space, *Bombina variegata* has an unusually long breeding season for a temperate zone species lasting from April to August. During this period females showed continuous egg development, allowing for repeated opportunistic spawning bouts as a temporal risk spreading strategy. Besides, *B. variegata* uses all opportunities of spacial risk spreading by distributing her eggs within as well as between different pools.

A high variability of egg sizes, especially between clutches of different females was observed indicating another risk spreading strategy. However, mean egg size was dependent on the condition of the female: while females with an above average condition were able to produce both, large eggs as well as large clutches, females of lower condition were forced to undergo a trade-off, aiming at a high fecundity but at the cost of reduced egg size. This is a successful strategy under favourable conditions, however under drying conditions the production of large eggs is of major advantage: tadpoles from large eggs had larger hatching sizes and metamorphosed earlier than tadpoles from small eggs.

Furthermore, an enormous variability in mean size at metamorphosis and developmental time was observed in a series of lab and field experiments where tadpoles were exposed to varying water volumes. These findings cannot fully be attributed to differences in experimental design, but rather indicate inherent differences of tadpoles of different cohorts. Basically, two developmental strategies were observed: tadpoles exhibiting a long larval period had a high phenotypic plasticity and showed an adaptive trade-off under decreasing water levels, accelerating their development at the cost of reduced growth. On the other hand, tadpoles that developed at a faster rate in the first place showed a fixed

development and merely reduced their growth, no matter at which developmental stage the change to unfavourable conditions occurred. Similar results were obtained when tadpoles were exposed to increases in ion concentrations or to water level reductions. However, increased levels of ammonia, the excretion product of tadpoles, led to a major negative impact on both, growth and development of the tadpoles.

In comparison to the risk of desiccation, predators play only a minor role in temporary ponds. Accordingly, *Bombina variegata* tadpoles reduced their activity and avoided the area of the dragonfly larvae only temporarily, after these were fed with tadpoles. Neither growth nor development of the larvae were impaired; however, a higher mortality was observed.

12 Literatur

- Abbühl, R., Durrer, H. 1998. Modell zur Überlebensstrategie der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*). Salamandra 34: 273-277.
- Abrams, P. A., Rowe, L. 1996. The effects of predation on the age and size of maturity of prey. Evolution 50: 1052-1061.
- Adolph, E. F. 1931. The size of the body and the size of the environment in the growth of tadpoles. Biol. Bull. Camb. Philos. Soc. 61: 350-375.
- Alford, R. A., Harris, R. N. 1988. Effects of larval growth history on anuran metamorphosis. Am. Nat. 131: 91-106.
- Anholt, B. R., Skelly, D. K., Werner, E. E. 1996. Factors modifying behavior in larval toads. Herpetologica 52: 301-313.
- Arendt, J. D. 1997. Adaptive intrinsic growth rates: An integration across taxa. Quart. Rev. Biol. 72: 149-177.
- Audo, M. C., Mann, T. M., Polk, T. L., Loudenslager, C. M., Diehl, W. J., Altig, R. 1995. Food deprivation during different periods of tadpole (*Hyla chrysoscelis*) ontogeny affects metamorphic performance differently. Oecologia 103: 518-522.
- Azevedo-Ramos, C., Magnusson, W. E. 1997. Tropical tadpole communities: Predation, tadpole defenses and distribution in an Amazonian savanna. 3rd World Congress of Herpetology, Prag. S.11-12.
- Baker, J. 1990. Growth of larval and juvenile newts. Dissertation, University of Reading, England.
- Ball, S. L., Baker, R. L. 1996. Predator-induced life history changes: antipredator behavior costs or facultative life history shifts? Ecology 77: 1116-1124.
- Barandun, J. 1995. Reproductive ecology of *Bombina variegata* (Amphibia). Dissertation, Universität Zürich.
- Barandun, J., Reyer, H.-U., 1997. Reproductive ecology of *Bombina variegata*: development of eggs and larvae. J. Herp. 31: 107-110.

- Beachy, C. K., Surges, T. H., Reyes, M. 1999. Effects of development and growth history on metamorphosis in the Gray Treefrog, *Hyla versicolor* (Amphibia, Anura). *J. exp. Zool.* 238: 522-530.
- Bell, G., Koufopanou, V. 1986. The cost of reproduction. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* 3: 83-131.
- Bernado, J. 1996. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. *Amer. Zool.* 36: 216-236.
- Berven, K. A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana silvatica*). *Ecology* 71: 1599-1608.
- Berven, K. A., Chadra, B. G. 1988. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana silvatica*). *Oecologia* 75: 67-72.
- Beutler, A., Geiger, A., Kornacker, P. M., Kühnel, K.-D., Laufer, H., Podloucky, R., Boye, P., Dietrich, E. 1997. Rote Liste der Kriechtiere (Reptilia) und Rote Liste der Lurche (Amphibia). *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 55: 48-52.
- Brodie, E. D., Jr., Formanowicz, D. R., Brodie, E. D. III. 1978. The development of noxiousness of *Bufo americanus* tadpoles to aquatic insect predators. *Herpetol.* 34: 302-306.
- Brönmark, C., Pettersson, L. B. 1994. Chemical cues from piscivores induce a change in morphology in crucian carp. *Oikos* 70: 396-402.
- Brylinski, M., Mann, K. H. 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography* 18: 1-14.
- Buchholz, S. 1989. Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie und Populations-dynamik einer Freilandpopulation von *Alytes o. obstetricans* (Amphibia, Anura, Discoglossidae). Diplomarbeit, Universität Würzburg.
- Buchholz, D. R., Hayes, T. B. 2000. Larval period comparison for the spadefoot toads *Scaphiopus couchii* and *Spea multiplicata* (Pelobatidae: Anura). *Herpetologica* 56: 455-468.

- Buschmann, H. 1998. Untersuchungen zum Reproduktionspotential der Gelbbauchunke *Bombina variegata variegata* (LINNAEUS, 1758) in Gefangenschaft. *Salamandra* 34: 125-136.
- Buschmann, H. 2002. Fecundity of yellow-bellied toads *Bombina variegata* under free-range conditions: an indication of risk spreading strategy. *Amphibia-Reptilia* 23: 362-369.
- van Buskirk, J. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. *Ecology* 69: 857-867.
- van Buskirk, J., Schmidt, B. R. 2000. Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology* 81: 3009-3028.
- Caldwell, J. P., Thorp, J. H., Jervy, T. O. 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs. *Oecologia* 46: 285-289.
- Calef, G. W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*. *Ecology* 54: 741-758.
- Carpenter, S. R. 1982. Stemflow chemistry: effects on population dynamics of detritivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. *Oecologia* 53: 1-6.
- Chambers, R. C., Leggett, W. C. 1996. Maternal influence on variation in egg sizes in temperate marine fishes. *Amer. Zool.* 36: 180-196.
- Chodorowski, A. 1969. The desiccation of ephemeral pools and the rate of development of *Aedes communis* larvae. *Polskie Archwm. Hydrobiol.* 16: 79-91.
- Collins, J. P. 1979. Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Ecology* 60: 739-749.
- Cooke, A. S. 1975. Spawn site selection and colony size of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*). *J. Zool.* 175: 29-38.
- Crawshaw, L. I., Rausch, R. N., Wollmuth, L. P., Bauer, E. J. 1992. Seasonal rhythms of development and temperature selection in larval bullfrogs, *Rana catesbeiana* Shaw. *Phys. Zool.* 65: 346-359.

- Crump, M. L. 1981. Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs. *Amer. Nat.* 117: 724-737.
- Crump, M. L. 1984. Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Copeia* 1984: 302-308.
- Crump, M. L. 1989. Effects of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pseudopuma*. *Copeia* 1989: 794-797.
- D' Angelo, S. A., Gordon, A. S., Charipper, H. A. 1941. The role of the thyroid and pituitary glands in the anomalous effect of inanition on amphibian metamorphosis. *J. exp. Zool.* 87: 259-277.
- Davidson, E. H., Hough, B. R. 1969. Synchronous oogenesis in *Engystomops pustulosus*, a neotropical anuran suitable for laboratory studies: localization in the embryo of RNA synthesized at the lampbrush stage. *J. exp. Zool.* 172: 25-48.
- Davies, N. B., Halliday, T. R. 1979. Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Nature* 269: 56-58.
- Denver, R. J., Mirhadi, N., Philips, M. 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* 79: 1859-1872.
- Derickson, W. K. 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. *Amer. Zool.* 16: 711-723.
- Dill, L. M., Fraser, A. H. G. 1984. Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 65-71.
- Dodson, S. I., Crowl, T. A., Peckarsky, L. B., Kats, L. B., Covich, A. P., Culp, J. M. 1994. Non-visual communication in freshwater benthos: an overview. *Journal of North American Benthological Society.* 13: 262-282.
- Dunson, W. A., Travis, J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *Am. Nat.* 138: 1067-1091.
- Ebert, D. 1983. The trade-off between offspring size and number in *Daphnia magna*: the influence of genetic, environmental and maternal effects. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 90: 453-473.

- Eibl-Eibesfeldt, I. 1950. Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Behaviour 2: 217-236.
- Fauth, J. E. 1990. Interactive effects of predators and early larval dynamics of the treefrog *Hyla chrysoscelis*. Ecology 71: 1609-1616.
- Fischer, Z. 1967. Food composition and food preference in larvae of *Lestes sponsa* (L.) in astatic environments. Polskie Archwm. Hydrobiol. 14: 59-71.
- Fitzpatrick, L. C. 1976. Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians. Amer. Zool. 16: 725-732.
- Flanagin, V. L., Haase, S. P., Juliano, S. A. 2000. Effects of growth rates on development to metamorphosis in the lubber grasshopper, *Romalea microptera*. Oecologia 125: 162-169.
- Follett, B. K., Redshaw, M. R. 1974. The physiology of vitellogenesis. In: B. Lofts (Eds.): Physiology of Amphibia, Vol.II. Academic Press, New York. S.162-186.
- Fromm, P. O., Gillette, J. R. 1968. Effects of ambient ammonia on blood ammonia and nitrogen excretion of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Comp. Biochem. Physiol. 26: 887-896.
- Gascon, C., Travis, J. 1992. Does the spatial scale of experimentation matter? A test with tadpoles and dragonflies. Ecology 73: 2237-2243.
- Gollmann, G., Gollmann, B., Baumgartner, C. 1998. Oviposition of yellow-bellied toads, *Bombina variegata*, in contrasting water bodies. In: Miaud, C. & Guyétant, R. (Eds.): Current studies in Herpetology, 139-145. Le Bourget du Lac (SEH).
- Gosner, K. L. 1960. A simple table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16: 183-190.
- Gotthard, K., Nylin, S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. Oikos 74: 3-17.
- Grant, J. W., Noakes, D. L. G. 1987. Movers and stayers: Foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis*. J. Anim. Ecol. 56: 1001-1013.

- Gromko, M. U., Mason, F. S., Smith-Gill, J. J. 1973. Analysis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpoles. *J. exp. Zool.* 186: 63-72.
- Hager, M. C., Helfmann, G. S. 1991. Safety in numbers: shoal size choice by minnows under predatory threat. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 271-276.
- Harkey, G. A., Semlitsch, R. P. 1988. Effects of temperature on growth, development, and color polymorphism in the ornate frog *Pseudacris ornata*. *Copeia* 1988: 1001-1007.
- Hechtel, L. J., Juliano, S. A. 1997. Effects of a predator on prey metamorphosis: plastic responses by prey or selective mortality? *Ecology* 78: 838-851.
- Hensley, F. R. 1993. Ontogenetic loss of phenotypic plasticity of age at metamorphosis in tadpoles. *Ecology* 74: 2405-2412.
- Herrmann, D. 1996. Aktionsraum und Biotopverbund in südniedersächsischen Gelbbauchunken-Populationen. *Naturschutzreport* 11: 63-68.
- Heusser, H., Ott, J. 1968. Wandertrieb und populationsspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.). *Rev. Suisse Zool.* 75: 1005-1022.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., Weigman, D. L. 1975. Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100-111.
- Hochachka, P. W., Somero, G. N. 1980. Strategien biochemischer Anpassung. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Holomuzki, J. R. 1986. Effect of microhabitat use on fitness components of larvae of tiger salamanders, *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *Oecologia* 71: 142-148.
- Horat, P., Semlitsch, R. D. 1994. Effects of predation risk and hunger on the behaviour of two species of tadpoles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 393-401.
- Hota, A.K., Dash, M.C. 1981. Growth and metamorphosis of *Rana tigrina* larvae: effects of food level and larval density. *OIKOS* 37: 349-352.
- Hutchings, J. A. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evol.* 45: 1162-1168.

- Jahn, K., Knitter, H., Rahmel, U. 1996. Erste Ergebnisse einer Studie an der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) in einem natürlichen Habitat im französischen Zentralmassiv. Naturschutzreport 11: 32-45.
- John, K. R., Fusaro, J. M. 1981. Growth and metamorphosis of solitary *Rana pipiens* tadpoles in confined space. *Copeia* 1981: 737-741.
- Jørgensen, C. B. 1984. Ovarian functional patterns in Baltic and Mediterranean populations of a temperate zone anuran, the toad *Bufo viridis*. *OIKOS* 43: 309-321.
- Jørgensen, C. B. 1992. Growth and reproduction. In: M. E. Feder & W. W. Burggren (Eds.): *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press. S.439-466.
- Jørgensen, C. B., Larsen, L. O., Lofts, B. 1979. Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles in other temperate zone anurans. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.* 22: 1-37.
- Jørgensen, C. B., Shakuntala, K., Vijayakumar, S. 1986. Body size, reproduction and growth in a tropical toad, *Bufo melanostictus*, with a comparison of ovarian cycles in tropical and temperate zone anurans. *OIKOS* 46: 379-389.
- Juliano, S. A., Stoffregen, T. L. 1994. Effects of habitat drying on size and time to metamorphosis in the tree hole mosquito *Aedes triseriatus*. *Oecologia* 97: 369-376.
- Kanamadi, R. D., Jirankali, C. S. 1991. Ovarian activity in the tree frog *Polypedatus maculatus*: a qualitative and quantitative study of the ovarian cycle and its relation to oviduct and fat body cycle. *Zool. Anz.* 226: 149-162.
- Kapfberger, D. 1984. Untersuchungen zu Populationsaufbau, Wachstum und Ortsbeziehungen der Gelbbauchunke, *Bombina variegata variegata* (Linnaeus, 1758). *Zool. Anz., Jena* 212: 105-116.
- Kaplan, R. H. 1980. The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). *Evolution* 34: 51-64.

- Kaplan, R. H. 1985. Maternal influences on offspring development in the California newt, *Taricha torosa*. *Copeia* 1985: 1028-1035.
- Kaplan, R. H. 1987. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis*. *Oecologia* 71: 273-279.
- Kaplan, R. H. 1989. Ovum size plasticity and maternal effects on the early development of the frog, *Bombina orientalis* Boulenger, in a field population in Korea. *Funct. Ecol.* 3: 597-604.
- Kaplan, R. H., Cooper, W. S. 1984. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the "adaptive coin flipping" principle. *Amer. Nat.* 123: 393-410.
- Kaplan, R. H., King G. E. 1997. Egg size is a developmentally plastic trait: evidence from long term studies in the frog *Bombina orientalis*. *Herpetologica* 53: 149-165.
- Kirschbaum, F. 1979. Reproduction of the weakly electric fish *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Teleostei) in captivity. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4: 331-355.
- Klee, O. 1990. Wasser untersuchen. Quelle&Meyer Verlag, Heidelberg.
- Krach, J. E., Heusinger, G., Scholl, G., Schmidt, H. 1992. Rote Liste gefährdeter Lurche (Amphibia) Bayerns. In: Bayerisches Landesamt für Umweltschutz (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Bayerns. Schr.- R. Bayer. Landesamt Umweltschutz 111: 38-41.
- Kruse, K. C., Francis, M. G. 1977. A predation deterrent in larvae of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 106: 248-252.
- Kuhn, J. 1993. Fortpflanzungsbiologie der Erdkröte *Bufo b. bufo* (L.) in einer Wildflußaue. *Z. Ökologie u. Naturschutz* 2: 1-10.
- Kurihara, Y. 1983. The succession of aquatic dipterous larvae inhabiting bamboo phytotelmata. In: J. Frank, L. P. Lounibous (Eds.): *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Medford, New Jersey, USA, S.55-77.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 309-352.

- Laurila, A., Kujasalo, J., Ranta, E. 1997. Different antipredator behaviour in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 329-336.
- Laurila, A., Kujasalo J., Ranta, E. 1998. Predator-induced changes in life history in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Oikos* 83: 307-317.
- Laurila, A., Kujasalo J. 1999. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *J. Anim. Ecol.* 68: 1123-1132.
- Lawler, S. P. 1989. Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Anim. Behav.* 38: 1038-1047.
- Leff, L. G., Bachmann, M. D. 1988. Basis of selective feeding by the aquatic larvae of the salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Freshwater Biology* 19: 87-94.
- Leips, J., Travis, J. 1994. Metamorphic responses to changing food levels in two species of hylid frogs. *Ecology* 75: 1345-1356.
- Leips, J., McManus, M. G., Travis, J. 2000. Response of treefrog larvae to drying ponds: comparing temporary and permanent pond breeders. *Ecology* 81: 2997-3008.
- Lessels, C. M. 1991. The evolution of life histories. In: J. R. Krebs, N. B. Davies (Eds.): *Behavioural Ecology*, 3. Ed., Blackwell Scientific Publications, London, S.32-68.
- Licht, L. E., Bogart, J. P. 1987. Ploidy and developmental rate in a salamander hybrid complex (Genus *Ambystoma*). *Evol.* 41: 918-920.
- Lima, S. L., Dill, L. M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Lörcher, K. 1969. Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). *Oecologia* 3: 84-124.
- Loman, J. 1999. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration. *Amphibia-Reptilia* 20: 421-430.

- Long, D. R. 1987. A comparison of energy substrates and reproductive patterns of two anurans, *Acris crepitans* and *Bufo woodhousei*. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 87A: 81-91.
- Lorenzen, C. J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343-346.
- Ludwig, D., Rowe, L. 1990. Life history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraint. *Am. Nat.* 135: 686-707.
- Marsh, E. 1986. Effects of egg size on offspring fitness and maternal fecundity in the orangethroat darter, *Etheostoma spectabile* (Pisces: percidae). *Copeia* 1986: 18-30.
- Martof, B. 1956. Growth and development of the green frog, *Rana clamitans*, under natural conditions. *Amer. Midl. Natur.* 55: 101-117.
- McCollum, S. A., van Buskirk, J. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution* 50: 583-593.
- McGinley, M. A. 1989. The influence of a positive correlation between clutch size and offspring fitness on the optimal offspring size. *Evolutionary Ecology* 3: 150-156.
- Mitchell, S. L. 1990. The mating system genetically affects offspring performance in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). *Evolution* 44: 502-519.
- Möller, S. 1993. Zur Lebensraumwahl und Fortpflanzungsstrategie der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) auf einem ehemaligen Truppenübungsplatz im Landkreis Mühlhausen. *Landschaftspflege und Naturschutz Thür.* 30: 30-34.
- Möller, S. 1996. Dispersions- und Abundanzdynamik einer Population der Gelbbauchunke (*Bombina v. variegata*) im nordwestlichen Thüringen. *Naturschutzreport* 11: 46-55.
- Morey, S., Reznick, D. 2000. A comparative analysis of plasticity in larval development in three species of spadefoot toads. *Ecology* 81: 1736-1749.

- Morin, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs* 53: 119-138.
- Morin, P. J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predatory-prey system. *Ecology* 67: 713-720.
- Mühlenberg, M. 1993. *Freilandökologie*. 3. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg.
- Nalbandov, A. V. 1976. *Reproductive Physiology of Mammals and Birds*. Freeman, San Francisco.
- Newman, R. A. 1987. Effects of density and predation on *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Oecologia* 71: 301-307.
- Newman, R. A. 1988a. Genetic variation for larval anuran (*Scaphiopus couchii*) development time in an uncertain environment. *Evolution* 42: 763-773.
- Newman, R. A. 1988b. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774-783.
- Newman, R. A. 1989. Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology* 70: 1775-1787.
- Newman, R. A. 1994. Effects of changing density and food level on metamorphosis of a desert amphibian, *Scaphiopus couchii*. *Ecology* 75: 1085-1096.
- Newman, R. A. 1998. Ecological constraints on amphibian metamorphosis: interactions of temperature and larval density with responses to changing food levels. *Oecologia* 115: 9-16.
- Niekisch, M. 1995. *Die Gelbbauchunke (Bombina v. variegata) - Biologie, Gefährdung, Schutz*. Margraf Verlag, Weikersheim.
- Nöllert, A., Günther, R. 1996. In: R. Günther (Hrsg.): *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Gustav Fischer Verlag, Jena. S.232-252.
- van Noordwijk, A. J., de Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Amer. Nat.* 128: 137-142.
- Oakley, B., Palka, J. M. 1967. Prey capture by dragonfly larvae. *Amer. Zool.* 7: 727-728.
- Pandian, T. J., Marian, P. 1985. Predicting anuran metamorphosis and energetics. *Physiol. Zool.* 58: 538-552.

- Parichy, D. M., Kaplan, R. H. 1992. Maternal effects on offspring growth and development depend on environmental quality in the frog *Bombina orientalis*. *Oecologia* 91: 579-586.
- Parichy, D. M., Kaplan, R. H. 1995. Maternal investment and developmental plasticity: Functional consequences for locomotor performance of hatchling frog larvae. *Funct. Ecol.* 9: 606-617.
- Parker, G. A., Begon, M. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *Amer. Nat.* 128: 573-592.
- Patridge, L. 1989. Lifetime reproductive success and life-history evolution. In: I. Newton (Ed.): *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, London. S.421-440.
- Pearman, P. B. 1993. Effects of habitat size on tadpole populations. *Ecology* 74: 1982-1991.
- Peckarsky, B. L., Cowan, C. A., Penton, M. A., Anderson, C. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74: 1836-1846.
- Perrins, N., Sibly, R. 1993. Dynamic models of resource allocation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 379-410.
- Petranka, J. W., Kats, L. B., Sih, A. 1987a. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predators. *Anim. Behav.* 35: 420-425.
- Petranka, J. W., Sih, A., Kats, L. B., Holomuzki, J. R. 1987b. Stream drift, size-specific predation, and the evolution of ovum size in an amphibian. *Oecologia* 71: 624-630.
- Petranka, J. W., Sih, A. 1987. Habitat duration, length of larval period and the evolution of a complex life cycle of a salamander, *Ambystoma texanum*. *Evolution* 41: 1347-1356.
- Pfennig, D. W., Mabry, A., Orange, D. 1991. Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in *Scaphiopus multiplicatus*. *Ecology* 72: 2240-2248.
- Phillipi, T., Seger, J. 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *TREE* 4: 41-44.

- Plytycz, B., Jozkowicz, M., Chadzinska, M., Bigaj, J. 1996: Longevity of yellow-bellied toads (*Bombina variegata*) and the efficiency of their immune system. Naturschutzreport 11: 77-84.
- Pritchard, G. 1965. Prey capture by dragonfly larvae. Can. J. Zool. 43: 271-289.
- Rafinska, A. 1991. Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura: Discoglossidae): egg size, clutch size and larval period length differences. Biol. J. Linn. Soc. 43: 197-210.
- Rastogi, R. K., Izzo-Vitell, I., DiMeglio, M., DiMatteo, L., Franzese, R., DiConstanzo, M. G., Minucci, S., Iela, L., Chieffi, G. 1983. Ovarian activity and reproduction in the frog, *Rana esculenta*. J. Zool., Lond. 200: 233-247.
- Reznick, D. N. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): An experimental evaluation of alternative models of development. J. evol. Biol. 2: 185-203.
- Reznick, D. N., Braun, B. 1987. Fat cycling in the mosquitofish (*Gambusia affinis*): fat storage as a reproductive adaptation. Oecologia 73: 401-413.
- Rödel, M. O. 1998. Kaulquappengesellschaften ephemerer Savannengewässer in Westafrika. Edition Chimaira, Frankfurt a. M.
- Rödel, M. O., Linsenmair, K. E. 1997. Predator-induced swarms in the tadpoles of an African savanna frog, *Phrynomantis microps*. Ethology 103: 902-914.
- Rowe, L., Ludwig, D. 1991. Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. Ecology 72: 413-427.
- Rowe, C. L., Dunson, W. A. 1995. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of Central Pennsylvania, USA. Oecologia 102: 397-403.
- Russell, N. R., Wootton, R. J. 1992. Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae), following short periods of food restriction. Environmental Biology of Fishes 34: 277-285.
- Salthe, S. N., Duellman, W. E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive patterns in anurans. In: J. L. Vial (Ed.): The Evolutionary Biology of the Anura. Univ. Missouri Press. S.229-249.

- Schmidler, J. F., Gruber, U. 1980. Die Lurchfauna Münchens. Eine Studie über die Verbreitung, die Ökologie und den Schutz der heimischen Amphibien. Schr.-R. Naturschutz Landschaftspflege (München) 12: 105-139.
- Schmuck, R., Geise, W., Linsenmair, K. E. 1994. Life cycle strategies and physiological adjustments of reedfrog tadpoles (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) in relation to the environmental conditions. *Copeia* 1994: 996-1007.
- Scott, D.E. 1990. Effects of density in *Ambystoma opacum*: an experiment in large scale field enclosures. *Ecology* 71: 296-306.
- Seale, D., Beckvar, N. 1980. The comparative ability of anuran larvae (Genera: *Hyla*, *Bufo* and *Rana*) to ingest suspended blue-green algae. *Copeia* 1980: 495-503.
- Seidel, B. 1988. Die Struktur, Dynamik und Fortpflanzungsbiologie einer Gelbbauchunkenpopulation (*Bombina variegata variegata* L. 1758, Discoglossidae, Anura, Amphibia) in einem Habitat mit temporären Kleingewässern im Waldviertel (Niederösterreich). Dissertation, Universität Wien.
- Semenchenko, V. P. 1989. The changing of fecundity and size of eggs in *Moina macrocopa* during life cycle. *Zool. J. (USSR)* 65: 135-138 (in Russisch).
- Semlitsch, R. D. 1987. Interactions between fish and salamander larvae: costs of predator avoidance or competition? *Oecologia* 72: 481-486.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H. K. 1988a. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184-192.
- Semlitsch, R. D., Wilbur, H. M. 1988b. Effects of pond drying time on metamorphosis and survival in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1988: 978-983.
- Semlitsch, R. D., Reyer, H.-U. 1992a. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *J. Anim. Ecol.* 61: 353-360.
- Semlitsch, R. D., Reyer, H.-U. 1992b. Performance of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex: interactions with pond drying and interspecific competition. *Evolution* 46: 665-676.

- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot, W. C., Sih, A. (Hrsg.). Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover. S.203-224.
- Sih, A., Kats, L. B., Moore, R. D. 1992. Effects of predatory sunfish on the density, drift, and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology* 73: 1418-1430.
- Sinsch, U. 1992. Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). *Oecologia* 90: 489-499.
- Skelly, D. K. 1992. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology* 73: 704-708.
- Skelly, D. K., Werner, E. E. 1990. Behavioural and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology* 71: 2313-2322.
- Smith, C. C., Fretwell, S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Amer. Nat.* 108: 499-506.
- Smith, C. L. 1955. Reproduction in female amphibia. *Mem. Soc. Endocrinol.* 4: 39-55.
- Smith, D. C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64: 501-510.
- Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344-350.
- Smith-Gill, S. J., Berven, K. A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *Am. Nat.* 113: 563-585.
- Spieler, M. 1997. Anpassungen westafrikanischer Anuren an Austrocknungsrisiko und Räuberdruck in einem saisonalen Lebensraum. *Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin.*
- Spieler, M. 1999. Developmental plasticity and behavioural adaptations of two West African anurans living in an unpredictable environment (Amphibia, Anura). In: Rheinwald, G. (Ed.): *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. Proc. 4th Int. Symp., Bonn, Zool. Monogr.* 45: 109-120.

- Spieler, M. Risk of predation affects aggregation size: a study with tadpoles of *Phrynomantis microps* (Anura: Microhylidae). Anim. Behav. (angenommen).
- Spieler, M., Linsenmair, K. E. 1997. Choice of optimal oviposition site by *Hoplobatrachus occipitalis* (Anura: Ranidae) in an unpredictable and patchy environment. Oecologia 109: 184-199.
- Stauffer, H.-P., Semlitsch, R. D. 1993. Effects of visual, chemical and tactile cues of fish on the behavioural response of tadpoles. Anim. Behav. 46: 355-364.
- Stein, R. A., Magnusson, J. J. 1976. Behavioral response of crayfish to a fish predator. Ecology 57: 751-761.
- Sy, T., Grosse, W. 1998. Populationsökologische Langzeitstudien an Gelbbauchunken (*Bombina v. variegata*) im nordwestlichen Thüringen. Zeitschrift für Feldherpetologie 5: 81-113.
- Szymura, J. M., Gollmann, G. 1996. Die Gelbbauchunke, *Bombina variegata* (LINNAEUS, 1758), in Europa. Naturschutzreport 11: 9-15.
- Tejedo, M. 1992. Absence of a trade-off between the size and number of offspring in the natterjack toad (*Bufo calamita*). Oecologia 90: 294-296.
- Tejedo, M., Reques, R. 1992. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*). J. of Herpetol. 26: 146-152.
- Tejedo, M., Reques, R. 1994. Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. Oikos 71: 295-304.
- Tikannen, P., Muotka, T., Huhta, A. 1994. Predator detection and avoidance by lotic mayfly nymphs of different size. Oecologia 99: 252-259.
- Travis, J. 1981. Control of larval growth variation in a population of *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). Evol. 35: 423-432.
- Travis, J. 1983. Variation in developmental patterns of larval anurans in temporary ponds. I. Persistent variation within a *Hyla gratiosa* population. Evolution 37: 496-512.

- Travis, J. 1984. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology* 65: 1155-1160.
- Travis, J., Trexler, J. C. 1986. Interactions among factors affecting growth, development and survival in experimental populations of *Bufo terrestris* (Anura: Bufonidae). *Oecologia* 69: 110-116.
- Twombly, S. 1996. Timing of metamorphosis in a freshwater crustacean: comparison with anuran models. *Ecology* 77: 1855-1866.
- Viertel, B. 1991. The ontogeny of the filter apparatus of anuran larvae (Amphibia, Anura). *Zoomorphology* 110: 239-266.
- Walls, S. C., Altig, R. 1986. Female reproductive biology and larval life history of *Ambystoma* salamanders: a comparison of egg size, hatchling size and larval growth. *Herpetologica* 42: 334-345.
- Warner, S. C., Dunson, W. A., Travis, J. 1991. Interaction of pH, density, and priority effects on the survivorship and growth of two hylid species of hylid tadpoles. *Oecologia* 88:331-339.
- Wassersug, R. J. 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae. In: J. L. Vial (Ed.): *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*, University of Missouri Press, Columbia, S. 273-297.
- Wassersug, R. J. 1975. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *Amer. Zool.* 15: 405-417.
- Weatherly, A. H., Gill, R. W. 1981. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* 18: 195-208.
- Werner, E. E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319-341.
- Werner, E. E. 1991. Nonlethal effects of a predator on competitive interactions between two anuran larvae. *Ecology* 72: 1709-1720.
- Werner, E. E. 1994. Ontogenetic scaling of competitive relations: size-dependent effects and responses in two anuraran larvae. *Ecology* 75: 197-213.

- Werner, E. E., McPeck, M. A. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75: 1368-1382.
- Wieser, W. 1991. Limitations of energy acquisition and energy use in small poikilotherms: evolutionary implications. *Funct. Ecol.* 5: 234-240.
- Wieser, W., Krumschnabel, G., Ojwang-Okwor, J. P. 1992. The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. *Environmental Biology of Fishes* 33: 63-71.
- Wiesner, E., Ribbeck, R. 2000. *Lexikon der Veterinärmedizin*. Enke Verlag, Stuttgart.
- de Wijer, P., Watt, P. J., Oldham, R. S. 1997. Amphibian decline and aquatic pollution: effects of nitrogenous fertiliser. 3rd World Congress of Herpetology, Prag, S.53.
- Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 1437-1452.
- Wilbur, H. M., Collins, J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305-1314.
- Williams, D. D. 1987. *The ecology of temporary waters*. Croom Helm, London&Sydney.
- Williamson, I., Bull, C. M. 1989. Life history variation in a population of the Australian frog *Ranidella signifera*: egg size and early development. *Copeia* 1989: 349-356.
- Wilson, D. J., Lefcort, H. 1993. The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *Rana aurora*, tadpoles. *Anim. Behav.* 46: 1017-1019.
- Wilson, P. N., Osbourne, D. F. 1960. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 37: 324-363.
- Woodward, B. D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology* 64: 1549-1555.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2. Auflage. Prentice-Hall, Inc.,
Englewood Cliffs, NJ.

ANHANG A

Jahr	Laicher- eignisse	Niederschlags- menge (mm)	Datum/ Laich	met. Jungtiere aus Pfützen T > 10 cm	met. Jungtiere aus Pfützen T < 10 cm
1990	2	1*	7.5. (-)	-	-
		0*	14.5. (-)	-	-
		0*	21.5. (-)	-	-
		3*	28.5. (-)	-	-
		3*	7.6. (-)	-	-
		25*	14.6. (-)	-	-
		40*	21.6. (+)	ja	nein
		20*	30.6. (-)	-	-
		29*	8.7. (+)	ja/teilweise	kein Laich
		2*	15.7. (-)	-	-
		0*	22.7. (-)	-	-
		0*	29.7. (-)	-	-
		5*	5.8. (-)	-	-
		1*	12.8. (-)	-	-
		14*	19.8. (-)	-	-
		1991	2	18*	16.5. (-)
0*	23.5. (-)			-	-
1*	30.5. (-)			-	-
0*	5.6. (-)			-	-
26*	12.6. (+)			ja/teilweise	nein
15*	20.6. (-)			-	-
25*	30.6. (+)			kein Laich	nein
0*	6.7. (-)			-	-
78*	13.7. (-)			-	-
1*	20.7. (-)			-	-
5*	27.7. (-)			-	-
33*	3.8. (-)			-	-
1*	10.8. (-)			-	-
1992	4			10*	14.5. (+)
		2	24.5. (-)	-	-
		0	1.6. (-)	-	-
		47	8.6. (+)	ja	kein Laich
		7	15.6. (-)	-	-
		47	22.6. (+)	ja	kein Laich
		37	29.6. (-)	-	-
		17	8.7. (-)	-	-
		21	13.7. (-)	-	-
		21	26.7. (-)	-	-
		29	3.8. (+)	ja	kein Laich
		5	11.8. (-)	-	-
		1993	3	22*	16.5. (+)
17	23.5. (+)			nein	nein
7	31.5. (-)			-	-
5	6.6. (-)			-	-
3	13.6. (-)			-	-
9	20.6. (-)			-	-
37	27.6. (+)			ja	kein Laich
0	4.7. (-)			-	-
6	10.7. (-)			-	-
10	18.7. (-)			-	-
10	25.7. (-)			-	-
24	4.8. (-)	-	-		

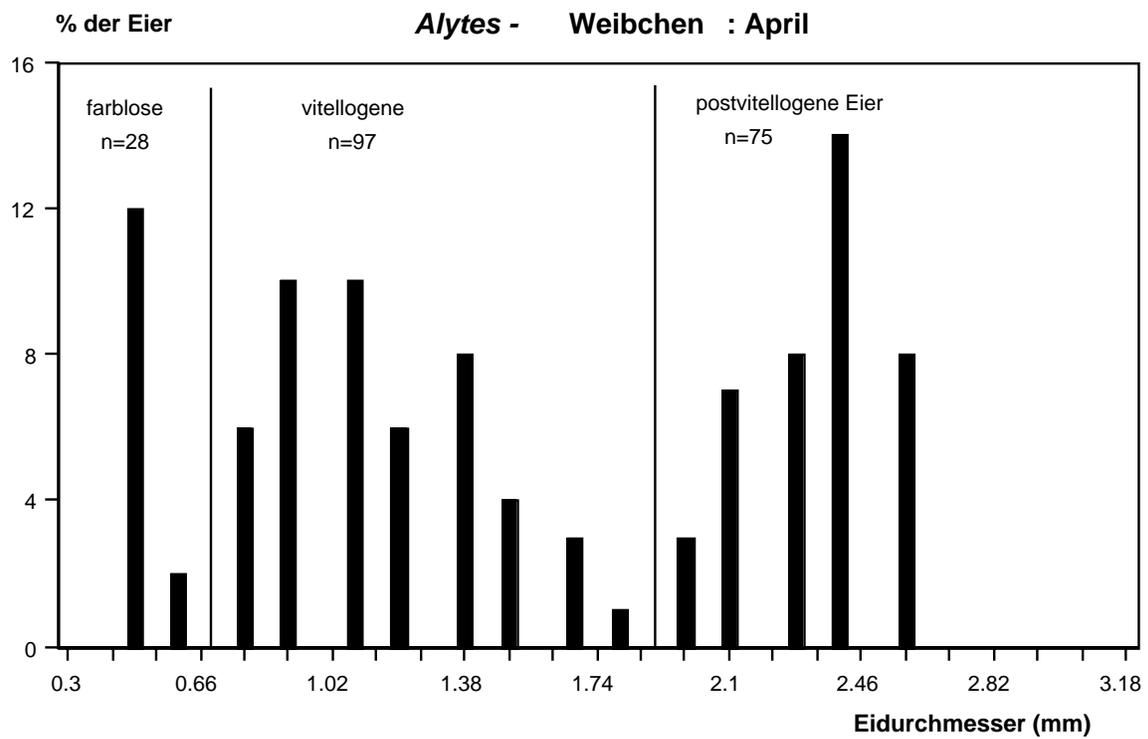
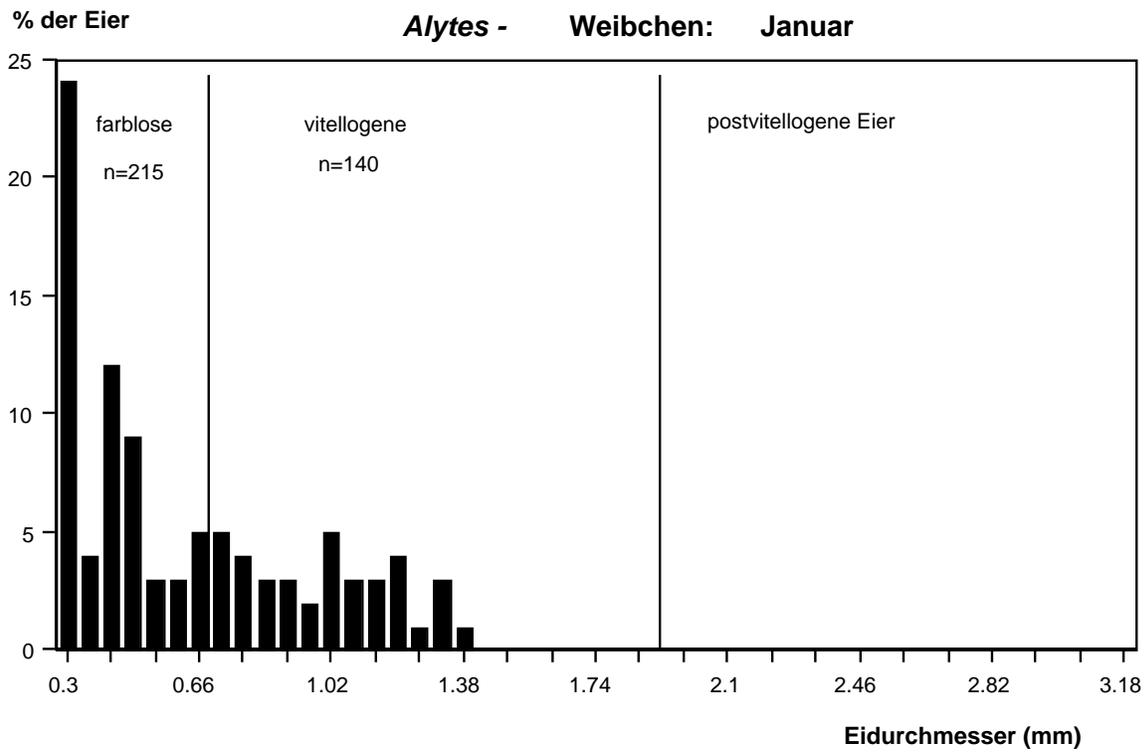
		26	11.8. (-)	-	-
		16	20.8. (-)	-	-
1994	3	5*	11.5. (+)	nein	kein Laich
		17	21.5. (+)	nein	nein
		25	29.5. (+)	nein	nein
		15	6.6. (-)	-	-
		7	13.6. (-)	-	-
		0	19.6. (-)	-	-
		5	25.6. (-)	-	-
		10	5.7. (-)	-	-
		25	16.7. (-)	-	-
		40	24.7. (-)	-	-
		7	9.8. (-)	-	-
1995	4	25*	26.5. (+)	-	nein
		50	3.6. (-)	-	-
		16*	10.6. (-)	-	-
		20	20.6. (+)	-	nein
		7	26.6. (-)	-	-
		0	3.7. (-)	-	-
		9*	10.7. (-)	-	-
		36	17.7. (+)	ja	kein Laich
		29	24.7. (+)	ja	kein Laich
		8	30.7. (-)	-	-

Tab.A.1: Die Tabelle enthält für die Untersuchungsjahre 1990 - 1995 Freilanddaten aus dem Kalksteinbruch bei Kirchheim, die die Anzahl der Laichereignisse pro Fortpflanzungssaison, die wöchentlich erfolgten Niederschläge mit (+) und ohne (-) Laichereignissen und den Metamorphoseerfolg kleinerer und größerer Pfützen darstellen. Im Mai und Juni 1995 existierten keine größeren Pfützen auf dem Gelände. Die mit * gekennzeichneten Niederschlagsmengen wurden von der Würzburger Wetterstation gemessen; sie liegt 13 km von dem Untersuchungsgelände in Kirchheim entfernt.
T=Tiefe (cm).

Obwohl die wöchentlichen Regenmengen in Würzburg und Kirchheim im Wesentlichen relativ gut übereinstimmen, (1992: $r=0.92$, 1993: $r=0.71$, 1994: $r=0.49$) können sie in Einzelfällen, vor allem bei Gewittern, lokal stark voneinander abweichen. So erhöht sich die Korrelation zwischen den Würzburger und Kirchheimer Niederschlägen 1994 von $r=0.49$ auf $r=0.78$, wenn man die beiden Wochen, in denen starke Gewitterschauer erfolgten, unberücksichtigt lässt. Lokale Unterschiede in der Regenfallmenge dürfte es auch in der Woche vom 6.7.-13.7.91 gegeben haben: am 13.7. fielen in Würzburg 78 mm Regen (vermutlich ein Gewitterguss), während in der darauf folgenden Woche in Kirchheim keine neuen Pfützen beobachtet wurden, so dass dort nicht sehr viel Regen gefallen sein konnte, und entsprechend auch nicht abgelicht wurde. Ende Mai/Anfang Juni 1995 verhinderte

eine Kaltwetterperiode, dass in dieser Zeit trotz wiederholter Regenfälle abgelaicht wurde.

ANHANG B



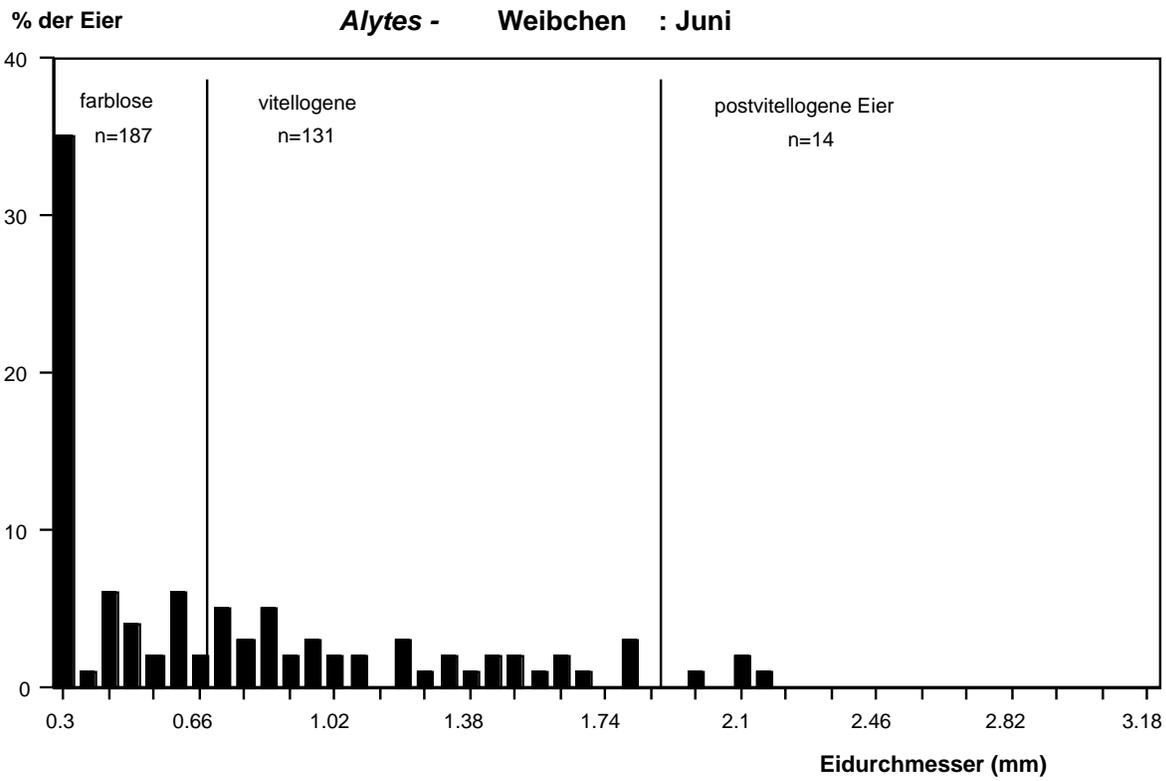
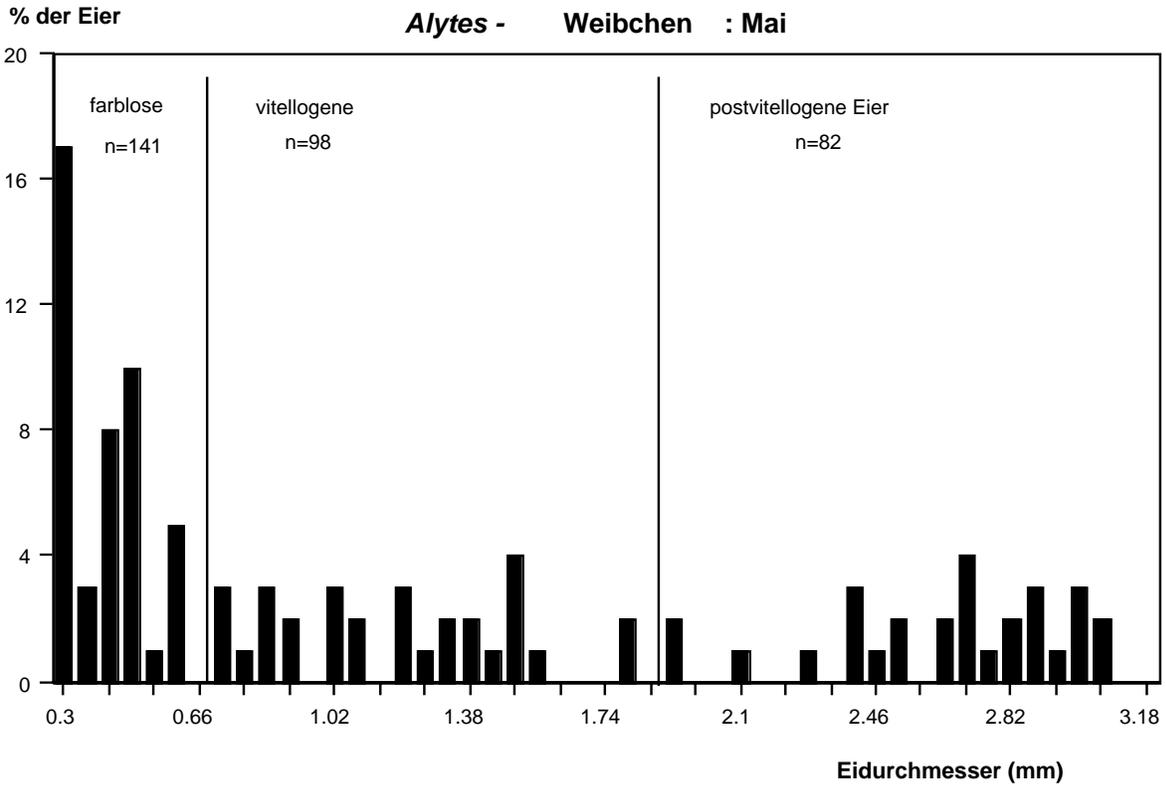


Abb.B.1 : Prozentuale Eigrößenverteilung in den Ovarien der von Januar bis Juni 1989 untersuchten *Alytes obstetricans* - Weibchen . Daten aus der Diplomarbeit von Buchholz (1989).

ANHANG C

Laich	Anzahl der Eier	normalverteilt	Schiefe	Kurtosis
1	21	ja	-0.15	0.29
2	102	ja	0.19	-0.78
3	65	nein	0.15	-1.09
I	40	ja	-0.62	-0.44
II	137	nein	-1.07	2.05
III	73	ja	-0.16	0.17
A	86	nein	-0.43	-0.30
D	21	nein	1.75	5.20
E	50	ja	-0.01 *	-0.40
P	32	nein	0.91	0.35
F	73	nein	0.63	1.74
G	94	nein	-0.41	-0.64
H	66	nein	-0.52	-0.14
K	69	ja	0.09 *	-0.80
L	40	ja	0.01 *	-0.56

Tab.C.1: Untersuchung der Eigrößenverteilung der Gelege auf Abweichungen von der Normalverteilung, auf Schiefe und Kurtosis. Bei mit * gekennzeichneten Werten wurde die Verteilung auf Grund der geringen Abweichung von 0 als symmetrisch erachtet.

ANHANG D

Kirchheim

Während des gesamten Untersuchungszeitraums hat *Bufo bufo* im Kirchheimer Kalksteinbruch jedes Jahr einmal, in zwei Jahren sogar zweimal, zu einer "untypisch" späten Zeit in einer sehr flachen, ausgedehnten Pfütze ohne Bodenbewuchs abgelaicht, die von austretendem Hangwasser einer Steinbruchsteilwand gespeist wurde. Dieses "Flachwasser", das von den *Bombina variegata* so gut wie gar nicht genutzt wurde, trocknete nur in Ausnahmefällen nach ausgedehnten Hitze- und Trockenperioden aus, so dass es fast immer zur Metamorphose kam. In anderen (*Bombina*-) Pfützen wurde nur sehr selten gelaicht. Nach den Beobachtungen von 1991 und 1997 und der gesichteten Anzahl der Kaulquappen in den übrigen Jahren zu schließen, haben immer nur ein oder wenige Pärchen in dem Steinbruch abgelaicht.

1991

- 12.6. 1 Laichschnur (Eier im Gastrula/Neurula-Stadium)
- 28.7. Wasserfläche ausgetrocknet; metamorphosierte Jungtiere unter Steinen und an anderen feuchten Stellen

1992

- 8.5. 1 Männchen ruft
- 24.5. *Bufo*-Quappen
- 15.6. viele metamorphosierte Jungtiere

1993

- 1.5. vor kurzem geschlüpfte Quappen
- 13.6. Wasserfläche ausgetrocknet → keine metamorphosierte Tiere

1994

- 11.5. *Bufo*-Quappen
- 14.5. Quappen im Stadium G33 (Gosner 1960), ca. drei Wochen nach Schlupf
- 6.6. frisch geschlüpfte Kaulquappen in der von *Bombina variegata* genutzten, kleineren Pfütze A
- 5.7. Wasserfläche ausgetrocknet; überall metamorphosierte Jungtiere

Die Kaulquappen aus Pfütze A haben die Metamorphose wahrscheinlich abgeschlossen, da die Pfütze zumindest bis Anfang August ausreichend Wasser führte.

1995

- 26.5. Kaulquappen im Stadium G28 (Gosner 1960), ca. zwei Wochen nach Schlupf
- 26.6. metamorphosierte Jungtiere

1996

- 8.6. Quappen mit Hinterbeinen + frisch geschlüpfte Quappen

1997

- 7.5. 2 Laichschnüre, eine davon vertrocknet am Gewässerrand

Hammelburg

Auch im Wintertal in Hammelburg, wo *Bufo bufo* zeitig im Frühjahr im überschwemmten Talgrund ablaicht, haben einzelne Pärchen wiederholt die künstlichen Pfützen als Laichgewässer genutzt (s. Kap.8) und dort ungewöhnlich spät abgelaicht. In den flacheren Pfützen (F) wurde gegenüber den tieferen Pfützen (T) bevorzugt abgelaicht, wahrscheinlich weil sie auf der Seite der Überschwemmungswiese lagen.

1993

- 25.5. Ein *Bufo bufo*-Pärchen im Amplexus in Pfütze F1
- 2.6. relativ frisch geschlüpfte *Bufo*-Quappen in F4
- 5.7. metamorphosierende *Bufo*-Quappen

1994

- 28.3. Laichschnüre in Überschwemmungswiese im Talgrund
- 14.6. Überschwemmungswiese ausgetrocknet; *Bufo*-Quappen in mehreren Pfützen (G28-G33, Gosner 1960), ca. 2-3 Wochen nach Schlupf

1995

- 13.6. *Bufo*-Quappen im Entwicklungsstadium G27 (Gosner 1960), ca. 10 Tage nach Schlupf

ANHANG E

Leitfähigkeitsmessungen in mehreren Pfützen des Kirchheimer Steinbruchs während einer Schönwetterperiode. Vor dem 5.8.97 hatte es zuletzt am 24.7. ergiebig geregnet.

	5.8.		11.8.		17.8.	
	WT (cm)	LF (μ S)	WT (cm)	LF (μ S)	WT (cm)	LF (μ S)
Wagenspur	7	490	4	799	0	-
Hangwasser	-	195	-	170	-	260
Pfütze A (o. KQ)	-	-	3	352	0	-
Pfütze B (o. KQ)	-	-	9	235	4	445
Pfütze C (o. KQ)	-	-	8	264	6	368
Pfütze D (o. KQ)	-	-	4	211	0	-
Pfütze E (m. KQ)	-	-	3	375	0	-

Tab.E.1: Die Zunahme der Leitfähigkeit (LF) in mehreren Pfützen während einer Schönwetterperiode 1997. WT=maximale Wassertiefe der Pfütze; o. KQ / m. KQ = Pfütze ohne bzw. mit Kaulquappen.

Bei den Pfützen A bis E handelte es sich um vegetationslose, auf Kalkuntergrund anstehende Pfützen mit einer dünnen Sedimentschicht. Die Wagenspur dagegen hatte eine Erdschicht als Untergrund und war krautig bewachsen. Die als "Hangwasser" bezeichnete Pfütze bestand aus einer sehr flachen, ausgedehnten Wasseransammlung ohne Bodenbewuchs, die ständig von austretendem Hangwasser einer Steinbruchsteilwand gespeist wurde.

ANHANG F

Fungizid-Versuch

Als Fungizid wurde Amphotericin B (=FUNGIZONE[®], Fa. GIBCO) verwendet, das in der Medizin vor allem bei Zellkulturen eingesetzt wird. Amphotericin B wird dabei häufig in der Dosierung von 2.5µg/ml angewendet, bei der keine Hemmung der Zellvermehrung normaler Zelllinien beobachtet wird (Firmenmitteilung: Antibiotika und Antimykotica).

Vorversuche mit einzelnen Kaulquappen ergaben, dass eine Dosierung von 2.5mg/l Amphotericin B eine letale Wirkung auf die Tiere hat. Deshalb wurde im Versuch eine zehnfach schwächere Dosierung von 0.25mg/l Amphotericin B verwendet. Je 7 frisch geschlüpfte Kaulquappen gleichen Stadiums (G 9±0) und gleicher Körperlänge (9±0 mm) wurden einzeln gehalten und durchgehend mit Amphotericin B behandelt oder ohne Fungizid aufgezogen. Die Tiere wurden in 750 ml Wasser bei künstlicher Beleuchtung mit einem L:D-Wechsel von 14:10 h gehalten. Die Fütterung erfolgte ad lib. Alle vier Tage wurde beim Wasserwechsel Amphotericin B verabreicht; gleichzeitig wurde das Entwicklungsstadium und die Körperlänge der Tiere bestimmt. Im Metamorphosestadium (G42) wurde zusätzlich das Körpergewicht der Tiere bestimmt.

ERGEBNISSE

In keiner der beiden Gruppen traten Todesfälle auf. Die Kontrolltiere unterschieden sich weder in der Länge der Entwicklungszeit (mit Fungizid: 29.6±1.5 d, Kontrolle: 29.7±2.3 d; $t=0.14$, $p=0.89$) noch in ihrer Metamorphosegröße (mit Fungizid: 42.2±2.3 mm, Kontrolle: 40.4±2.6 mm; $t=-1.23$, $p=0.23$) von den Fungizid-behandelten Tieren. Dagegen hatten die behan-

delten Tiere ein signifikant höheres Metamorphosegewicht (0.761 ± 0.085 mg) als die Kontrolltiere (0.664 ± 0.056 mg; $t=-2.54$, $p=0.02$).

DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, dass das Fungizid in der verwendeten niedrigen Dosierung, wie sie auch in Versuchen bei Quappen mit Pilzbefall angewendet wurde (s. Kap.7.2.1 + 7.2.2), keinen negativen Einfluss auf die Wachstums- oder Entwicklungsgeschwindigkeit der Tiere hatte. Im Gegenteil, Amphotericin B hatte auf die Gewichtsentwicklung einen fördernden Einfluss. Allerdings wurde in diesem Kontrollversuch den Quappen der Fungizidgruppe durchgehend Amphotericin B verabreicht, während in den Versuchen, wo Einzeltiere mit Pilzbefall auftraten (s. Kap.7.2), nur vorübergehend Fungizid verabreicht wurde. D.h., es ist unwahrscheinlich, dass eine kurzfristige Behandlung einen nachhaltig positiven Einfluss auf das Gewicht dieser Tiere hatte. Entsprechend ergaben sich in den genannten Versuchen keine Unterschiede in den Ergebnissen, unabhängig davon, ob die zeitweilig mit Pilz befallenen Tiere mit ausgewertet oder von der Auswertung ausgeschlossen wurden (s. Kap.7.3.1, 7.3.2).

ANHANG G

Futter-Versuch

In diesem Versuch sollte geklärt werden, inwieweit das Wachstum und die Entwicklung von *Bombina variegata*-Kaulquappen durch verschiedenartiges Futter unterschiedlich beeinflusst werden. Verwendet wurde entweder proteinhaltiges Fischfutter für algenfressende Zierfische (TetraTabimin=T) oder rein pflanzliche Futtertabletten (G). Alle Tiere wurden ad libitum gefüttert.

Je 20 frisch geschlüpfte Kaulquappen gleichen Entwicklungsstadiums und gleicher Körperlänge, die aus mehreren Gelegen stammten, wurden einzeln gehalten und mit einer der beiden Futtersorten aufgezogen. Jeweils 10 dieser Tiere wurden unter konstant niedrigen (250 ml) bzw. konstant hohen (750 ml) Wasserständen gehalten. Die Zimmertemperatur betrug während des Versuchs 20.9 ± 1.8 °C.

ERGEBNISSE

	Effect	df/ Effect	MS/ Effect	df/ Error	MS/ Error	F-Wert	p
Körperlänge	Futter	1	1.157	26	6.345	0.142	n.s.
	H ₂ O-Level	2	8.146	26	6.345	1.284	n.s.
Entwicklungs- stadium	Futter	1	0.0128	26	2.676	0.935	n.s.
	H ₂ O-Level	2	0.1369	26	2.676	0.051	n.s.

Tab.G.1: Vergleich der Körperlängen und der Entwicklungsstadien der Kaulquappen am 15. Tag mit Hilfe hierarchischer Varianzanalysen, in denen sowohl die Futtersorte als auch die Wasserstandsgruppe der Kaulquappen berücksichtigt wurden.

Am 15. Tag nach Versuchsbeginn hatten die Kaulquappen aller Gruppen ein mittleres Entwicklungsstadium erreicht (T: 31.8 ± 1.7 , $n=16$; G: 31.7 ± 1.4 , $n=14$). Wie hierarchische Varianzanalysen ergaben, hatten zu diesem Zeitpunkt weder die Futtersorte noch die Wasserstandshöhe einen Einfluss auf die Entwicklung oder das Wachstum der Kaulquappen (Tab.G.1).

Während der zweiten Entwicklungshälfte stagnierte bei einer größeren Anzahl der Quappen die Entwicklung, bis die Tiere schließlich verstarben. Aufgrund der geringen Anzahl von Tieren, die die Metamorphose erreichten ($n=17$), konnten die Ergebnisse nicht mit einer hierarchischen Varianzanalyse ausgewertet werden. Deshalb beschränkt sich die Analyse auf den Einfluss der beiden Futtersorten. Tiere, die mit TetraTabimin Tabletten gefüttert wurden, gingen signifikant schneller an Land (53.4 ± 9.1 d, $n=8$) als Tiere, die mit rein pflanzlichen Futtertabletten gefüttert wurden (63.7 ± 5.5 d, $n=9$; $t=-2.90$, $p=0.01$). Die Tiere der beiden Gruppen unterschieden sich jedoch weder in der Metamorphosegröße (T: 33.8 ± 2.4 mm, G: 32.4 ± 2.5 mm; $t=1.1$, $p=0.29$) noch im Metamorphosegewicht (T: 517 ± 92 mg, G: 506 ± 92 mg; $t=0.26$, $p=0.80$).

DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, dass das proteinhaltigere Futter keinen Einfluss auf das Wachstum der Tiere, aber einen beschleunigenden Einfluss auf die Entwicklung der Quappen hatte. Das heißt, dass sich die auffallenden Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit in den einzelnen Ionenkonzentrationsversuchen (Kap.7.3.2) nicht auf unterschiedliche Futterbedingungen zurückführen lassen, da die mit TetraTabimin gefütterten Tiere (1993) die längsten Entwicklungszeiten zeigten.

Der Futtersuch zeigt mit der insgesamt sehr langen Entwicklungsdauer der Tiere in beiden Gruppen einmal mehr, wie unterschiedlich Kaulquappen unter ähnlichen Versuchsbedingungen reagieren können (s. Kap.7.4). Möglicherweise spielt hier der relativ späte Laichzeitpunkt von Ende Juli eine Rolle. Die hohe Anzahl von Kaulquappen, die in der Entwicklung stagnierten, deutet außerdem auf eine genetische Komponente hin.

ANHANG H

Datum	Größe der Pfütze Liter = LxBxT (cm) ³	n Quappen	Gosner- Stadien	NH ₄ ⁺ -Konz.
25.7.	2200 = 400x500x11	?	G27 - G41	?
27.7.	720 = 400x300x6	>> 500	G26 - G42	0.4 mg/l
30.7.	104 = 260x100x4	>> 500	-	0.8 mg/l
1.8.	49 = 190x65x4	464	G27 - G42	2.0 mg/l
2.8.	2.5 = 70x35x1 2.1 = 60x35x1	> 250	-	6-7 mg/l
5.8.	0	> 160	-	-

Tab.H.1: Steigende Ammoniumkonzentrationen in einer austrocknenden Pfütze im Steinbruch Kirchheim, Sommer 1990.

LxBxT = Länge x Breite x Tiefe der Pfütze

ANHANG I

	1989	1998
Leitfähigkeit	1169 μ S/cm	900 - 1320 μ S/cm
pH - Wert	7,0 - 7,2	7,0 - 7,3
Gesamthärte	27,4 - 45,9 ° dH	30,0 - 42,0 ° dH
CO ₂	35,0 - 55,0 mg/l	35,0 - 55,0 mg/l
Calcium (Ca)	k. A.	180 - 230 mg/l
Magnesium (Mg)	k. A.	35 - 50 mg/l
Natrium (Na)	k. A.	7,5 - 11,0 mg/l
Kalium (K)	k. A.	3,5 - 5,5 mg/l
O ₂	k. A.	6,0 - 10,0 mg/l
Ammonium (NH ₄)	n. n.	n. n.
Nitrit (NO ₂)	n. n.	n. n.
Nitrat (NO ₃)	35 mg/l	28,0 - 39,0 mg/l
Chlorid (Cl)	49,9 mg/l	50,0 - 55,0 mg/l
Sulfat (SO ₄)	240 - 420 mg/l	150,0 - 340,0 mg/l
Orthophosphat (PO ₄)	n. n.	0,3 - 0,6 mg/l
Phosphat (PO ₄ gesamt)	n. n.	0,8 - 1,3 mg/l
Silikat (SiO ₂)	12,1 mg/l	13,5 - 15,5 mg/l
Fluorid (F)	k. A.	0,25 - 0,4 mg/l

Tab.I.1: Trinkwasseranalyse der Würzburger Stadtwerke, Dezember 1989 und Januar 1998. Für die Wasserinhaltsstoffe sind Minimum - und Maximum - Werte angegeben, da das Würzburger Trinkwasser von mehreren Gewinnungsanlagen gespeist wird, deren Wasser in seiner Zusammensetzung leicht variiert. K. A. = keine Angabe, n. n. = nicht nachweisbar.

ANHANG J

Dichte-Versuch

In diesem Versuch sollte untersucht werden, ob *Bombina variegata*-Quappen unter hohen Dichtebedingungen, wie sie in Pfützen bei zunehmender Austrocknung häufig auftreten, nachlassende Konkurrenz zeigen. Collins (1979) formulierte ein entsprechendes Modell, das besagt, dass bei knapper Futtermittelverfügbarkeit die größten Kaulquappen als erste metamorphosieren, wodurch den im Gewässer verbliebenen Kaulquappen per capita mehr Futter zur Verfügung stünde. Dies sollte sukzessive zu immer größeren Metamorphosegrößen bei zunehmend längerer Larvalperiode führen, d.h. einer positiven Korrelation zwischen Entwicklungsdauer und Metamorphosegröße. "Competitive release" ist aber auch dann zu erwarten, wenn Kaulquappen trotz ausreichender Nahrungsverfügbarkeit unter Dichtestress, z.B. erhöhte Aktivitätslevel durch höhere Begegnungshäufigkeit, leiden, wie Travis (1983) und Newman (1994) in ihren Arbeiten zeigen konnten.

MATERIAL UND METHODE

Bombina variegata - Quappen mehrerer Gelege, aber gleichen Alters, wurden unter sehr hoher Dichte gehalten: 102 Kaulquappen in 15 l. Der Versuch fand bei einer mittleren Zimmertemperatur von 25.5 ± 0.7 °C und unter künstlichen Lichtverhältnissen (L:D=14:10 h) statt. Die Tiere wurden ad lib. mit rein pflanzlichen Futtertabletten gefüttert. Ein Teilwasserwechsel erfolgte alle vier bis sechs Tage. Aus ungeklärten Gründen verstarben am 32. Versuchstag 30 Kaulquappen.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Die Kaulquappen, die unter extremen Dichteverhältnissen aufwuchsen, zeigten sowohl eine enorme Spannweite in der Länge der Larvaldauer (min/max: 23 d/ 58 d) als auch in der Metamorphosegröße (Mittelwert= 31mm; min/max: 25/39 mm) bzw. dem Metamorphosegewicht (Mittelwert=366 mg; min/ max: 215/633 mg). Es ergab sich eine positive Korrelation sowohl zwischen Entwicklungsdauer und Körperlänge bei Metamorphose ($r=0.48$, $p<0.001$) als auch zwischen Entwicklungsdauer und Metamorphosegewicht ($r=0.57$, $p<0.001$, Abb.J.1).

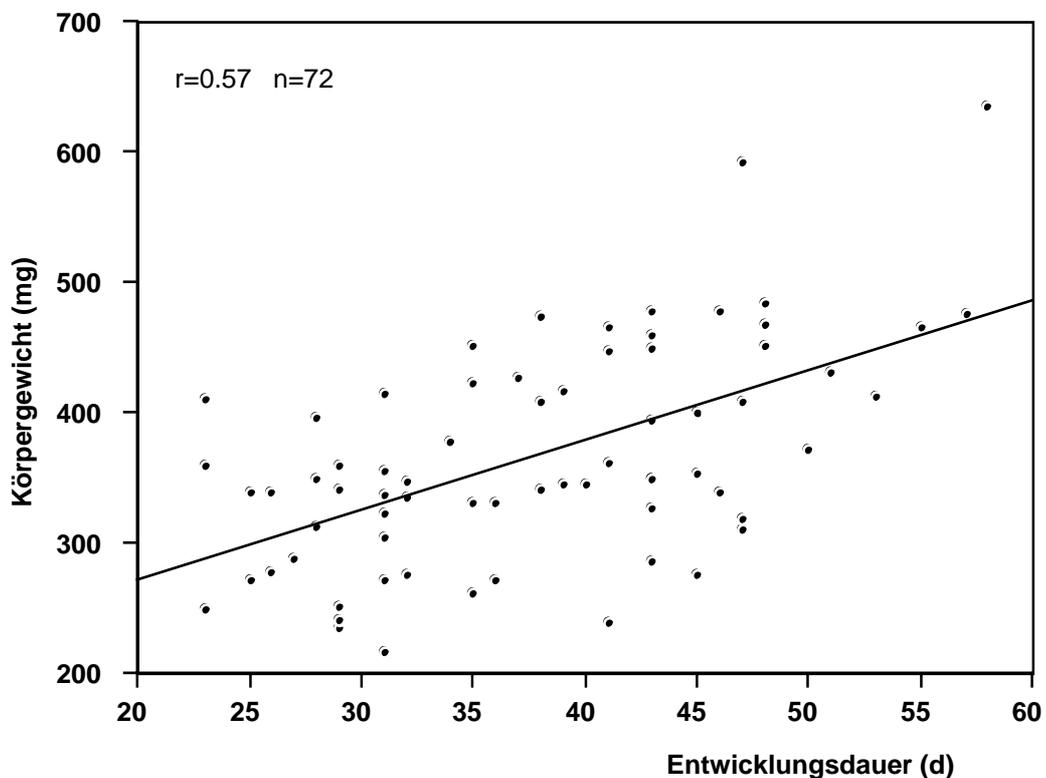


Abb.J.1: Abhängigkeit des Metamorphosegewichts von der Länge der Larvaldauer bei Kaulquappen, die unter sehr hohen Dichtebedingungen gehalten wurden.

Die Ergebnisse deuten trotz ad lib. Fütterung auf nachlassende Konkurrenz ("competitive release") hin, wie sie, bedingt durch den nachlassenden Stress hoher Begegnungshäufigkeiten, auch in anderen Unter-

suchungen (z.B. bei *Scaphiopus couchii*, Newman 1994) beobachtet wurde. Alternativ könnte die enorme Spannweite unterschiedlich schneller Entwicklungszeiten die hohe Variabilität individueller Entwicklungsprogramme per se widerspiegeln (s.a. Kap.7.4) oder den Effekt nachlassender Konkurrenz noch zusätzlich verstärken. Auffällig ist, dass die zuerst metamorphosierenden Quappen trotz Extrembedingungen eine äußerst kurze Larvaldauer von weniger als 30 Tagen zeigten, dafür allerdings mit extrem kleiner Körpergröße an Land gingen. Ähnlich niedrige Metamorphosegrößen wurden auch bei metamorphosierenden Tieren im Freiland gemessen, die aus der gleichen Laichperiode stammten und ebenfalls unter sehr hohen Dichteverhältnissen aufgewachsen waren.