

Zur Laichplatzökologie von *Bufo bufo spinosus* DAUDIN (Amphibia, Salientia) im tyrrhenischen Ligurien

Von

HANSJÜRIG HOTZ, Zürich

Inhalt

1. Einleitung	239
2. Beschreibung der Laichplätze	240
3. Die Population am Laichplatz	245
4. Der Lockruf	247
5. Bindung an den Laichplatz	249
6. Diskussion	250
7. Summary, Riassunto	252
8. Literatur	253

1. Einleitung

Bufo bufo spinosus DAUDIN 1803 ist eine von NW-Afrika über das europäische Mediterrangebiet – mit Ausnahme der Balearen, Korsikas und Sardinien – bis nach Kleinasien verbreitete Rasse der Erdkröte, die sich in der Hauptsache durch ihre bedeutende Grösse (♀♀ bis 20 cm; Nominatrasse bis ca. 13 cm) und kegelförmig hervortretende, apikal bedornete Warzen auszeichnet. In Ligurien fehlt *B. b. spinosus* auf weiteren Strecken nirgends (CAPOCACCIA 1956) und ist an der Küste nach eigenen Beobachtungen der häufigste Froschlurch nach *Hyla meridionalis* BOETTGER.

Die vorliegende Arbeit behandelt einige Fragen zur Laichplatzökologie der Mittelmeerrasse von *Bufo bufo*. In neuerer Zeit sind zwar eine Reihe von aufschlussreichen Untersuchungen über das Verhalten von *Bufo bufo*-Populationen in der Laichzeit erschienen (SAVAGE 1934; JUNGFER 1943; EIBL-EIBESFELDT 1950; FRAZER 1953, 1966 und HEUSSER 1958 b, 1960 a, b, 1961, 1968 a, 1969), alle betreffen jedoch die Nominatrasse; über Ökologie und Ethologie anderer Subspezies der immerhin bis nach NW-Afrika und durch das gesamte gemässigte Asien bis Japan verbreiteten Art sind bisher keine Einzelheiten bekannt geworden. Deshalb stand bei meinen

Beobachtungen an *B. b. spinosus* in Ligurien die Frage nach Differenzen in der Beziehung zum Laichplatz gegenüber den in England, Deutschland und im schweizerischen Mittelland untersuchten *B. b. bufo*-Populationen im Vordergrund.

Das Material zur vorliegenden Arbeit habe ich in drei aufeinanderfolgenden Jahren bei herpetologischen Exkursionen in Ligurien gesammelt, nämlich vom 29. 3. bis 10. 4. 1967, vom 31. 3. bis 9. 4. 1968 und schliesslich vom 7. 4. bis 11. 4. 1969. Für die ständige freundliche Unterstützung in Ligurien möchte ich Frau Dr. L. CAPOCACCIA-ORSINI, Genova, und für mancherlei Hilfe und Auskünfte den Herren Prof. Dr. H. BURLA, Prof. Dr. K. ESCHER und Dr. H. HEUSSER, Zürich, vielmals danken.

2. Beschreibung der Laichplätze

Die zum Meer abfallenden Hänge des litoralen Liguriens zeigen eine spürbare Armut an offenem Oberflächenwasser, bedingt durch die klimatischen Gegebenheiten (mediterranes Makroklima), die Steilheit des Geländes und teilweise den wasserdurchlässigen Untergrund (z. B. mesozoische und eoazäne Kalke); stehende Gewässer oder Moore fehlen fast ganz. So sind Amphibien für ihre Laichplätze hier

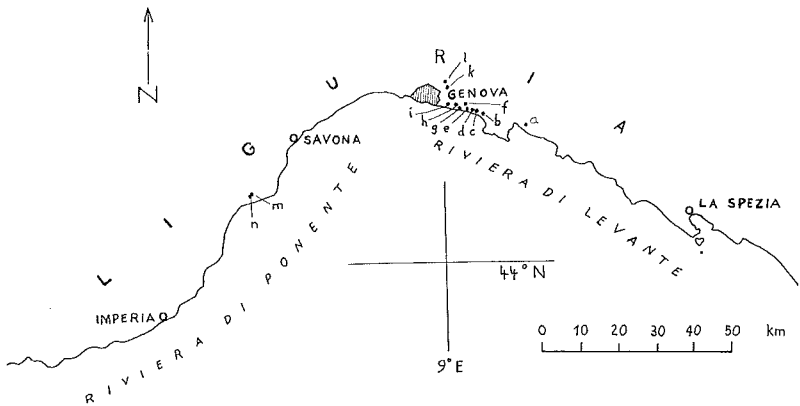


Abb. 1. Kartenskizze von Ligurien. a-n = Lage der im Text beschriebenen Laichplätze.

auf weite Strecken ausschliesslich auf die raschfliessenden Bäche und Rinnsale oder auf vereinzelte künstliche Wasserstellen im Kulturgelände angewiesen. Das gilt auch für *B. b. spinosus*, den ich ausser in einem Kunstweiher bei Nervi und einem Wiesentümpel über Finale Ligure stets an den charakteristischen kleinen «torrenti» fand, meist in geringer Meereshöhe im Bereich des Kulturgeländes, das weit günstigere Sommerquartiere liefert als die sonst vorherrschenden dichten, trockenen Macchien oder felsigen Trockenrasen. – Im folgenden sind die 13 Laichplätze, die ich besucht habe (Abb. 1), von E nach W angeordnet, vorerst deskriptiv aufgezählt.

a) Bach W Zoagli [zwischen Rapallo und Chiavari], an Autostrasse; ca. 80 m H.

Kleiner, wenig verschmutzter, raschfließender Bach mit zahlreichen, höchstens wenige m² grossen Tümpeln und ± reicher krautiger Ufervegetation. 3. 4. 1967: Laichschnüre in einem der Tümpel.

b) Bach in einem Tälchen W Recco; ca. 50 bis 80 m H.

Kleines, kaum perennierendes, recht sauberes Rinnsal mit vielen kleinen Becken; das steinige Bachbett trägt nur spärliche Vegetation, ist aber von einem schmalen Gürtel von Sträuchern und *Rubus*-Gestrüpp, teilweise auch von Trockenmauern, begleitet. Olivenhaine bilden die weitere Umgebung (Südhang). 3. 4. 1968: Sehr viele junge Kaulquappen und gelegentlich Laichschnüre in fast jedem etwa über ½ m² grossen Tümpel auf einer Strecke von etwa 100 m. In manchen Tümpeln fanden sich auch zahlreiche Larven von *Salamandrina terdigitata* (LACÉPÈDE).

c) Flüsschen bei Sori [W Recco]; ca. 20 m H.

Recht sauberer, auf der Talsohle langsam fließender Bach mit reichlicher Ufervegetation: *Arundo donax*, *Rubus*-Gestrüpp, vereinzelte niedrige sommergrüne Laubbäume und gut entwickelte Krautschicht. Die Bachtümpel sind oft einige m² gross und über metertief; submerse Wasserpflanzen treten auf dem felsigen Grund zurück. 1. 4. 1967: 1 *B. b. spinosus*-♂ in einem der grösseren Becken. Derselbe Ort war auch Laichplatz von *Hyla meridionalis*.

d) Bach in einer Talmulde am Küstenhang W Sori [W Recco]; ca. 40 bis 60 m H.

Dem Fundort bei Recco (b) ähnlich: Kleiner, temporärer, steil verlaufender Bach, von einem schmalen Strauch- und Baumstreifen begleitet. Der Südhang, der die weitere Umgebung bildet, ist mit Ölbaumhainen bestanden. 3. 4. 1968: Unmengen frisch geschlüpfter Kaulquappen und einige Laichschnüre in den meisten Tümpelchen entlang einer Bachstrecke von vielleicht 60–80 m Länge. Begleitart war wiederum *Salamandrina terdigitata* (Larven).

e) Bächlein unterhalb der Bahnstation von Pieve Ligure Bassa [zwischen Nervi und Recco]; ca. 5 bis 25 m H. (Abb. 2, 3, 8).

Etwa 140 m lange Strecke eines stark verschmutzten, selbst im Frühjahr sehr wenig Wasser führenden Rinnsals, kurz vor der Mündung ins Meer. Das grosse Gefälle des Bachbetts bedingt eine hohe Fliessgeschwindigkeit; das Bett besteht aus vegetationslosem, anstehendem Fels, streckenweise auch aus Beton. Etwas flachere Strecken, stellenweise mit spärlichem Grünalgenbewuchs im Wasser, wechseln mit Steilstufen ab, an deren Fuss sich winzige Becken gebildet haben. Die unmittelbare Umgebung besteht aus Trockengemäuer und anstehendem Fels in einer engen, schattigen Gasse (Abb. 2); Vegetation ist ziemlich reichlich: Am Ufer Gramineen, an Fels und Mauern neben Schattenmauerfarnen und -moosen verwilderte Bäumchen (vor allem *Ficus carica*) und einige Kletterpflanzen wie *Hedera*. 31. 3. und 1. 4. 1967, 31. 3., 1. 4. und 6. 4. 1968, 7. und 8. 4. 1969: Adulte Kröten waren auf einer Strecke von knapp 130 m dem ganzen Rinnsal entlang verteilt, von einem Tümpelchen in 5 m H. bis zum Austritt des Baches aus der Bahnunterführung bei etwa 25 m H.; Laichschnüre bzw. Kaulquappen fanden sich hauptsächlich in den kleinen Becken (Abb. 8).

f) Seitenbach im Tal bei Bogliasco [zwischen Nervi und Recco]; ca. 150 m H. (Abb. 4).

Kleiner, kaum perennierender, sauberer Bach mit hohem Gefälle, in einem streckenweise leicht schluchtartig eingetieften Tälchen, von einem Waldstreifen gesäumt. Verschiedene flache Tümpel mit reicher Vegetation (*Phragmites*, *Rubus*, submers: *Chara*, einige überschwemmte Gramineen und dichtwachsende, niedrige, derbblättrige Kräuter) unterbrechen die in anstehendem Fels verlaufende Bachrinne. Die unmittelbare Umgebung, ein steiler SE-Hang, trägt mediterrane Macchia. 1. 4. 1968 und 7. 4. 1969: In mehreren Tümpeln Laichschnüre und eben geschlüpfte Kaulquappen (z. B. Tümpel Abb. 4), 1 ♂ in einem anderen, kleineren Tümpelchen. Begleitarten: *Salamandrina terdigitata*, *Hyla meridionalis*, *Natrix maura*.



Abb. 2. Rinnsal bei Pieve Ligure Bassa (e); *Bufo bufo spinosus* laicht dem ganzen Bach entlang (Abb. 8).

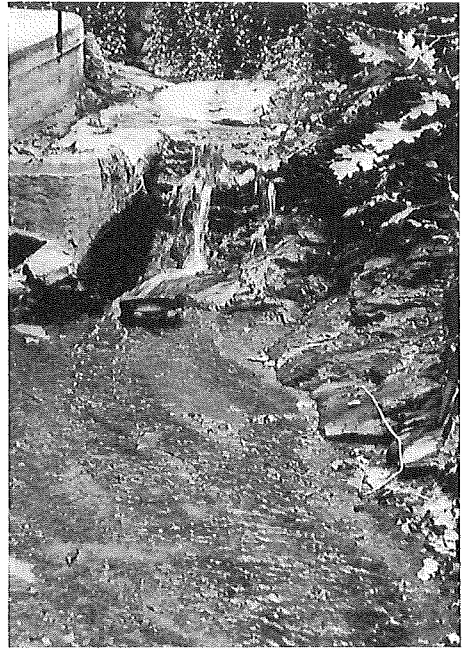


Abb. 3. Detail aus dem Bach bei Pieve Ligure Bassa (e). Nachts sitzen die Erdkröten hier zerstreut im kaum zentimetertiefen, schmutzigen, raschfließenden Wasser.



Abb. 4. Kleiner, dichtbewachsener Bachtümpel im Tal bei Bogliasco (f). Hier fanden sich 1968 und 1969 Laichschnüre und Kaulquappen von *B. b. spinosus*. Ausserdem leben im selben Tümpel *Salamandrina terdigitata*, *Hyla meridionalis* und *Natrix maura*.

g) Kunstweiher im Parco di Nervi; ca. 20 m H.

Kreisrunder Betonteich von ca. 10 m Durchmesser und 80 cm Tiefe, in der Mitte ragt eine Steinfigur über Wasser. Kieswege und Kurzrasenflächen mit zahlreichen Baumgruppen in ebenem Ge-

lände bilden die Umgebung. 5. 4. 1967: Einige ♂♂ beim Luftholen an der Oberfläche des trüben Wassers und auf dem Sockel der Steinfigur. 1. 4. 1968: 2 tote ♂♂ im Teich. Der Weiher war mit Goldfischen besetzt, auf Büschen und Bäumen ringsum riefen *Hyla meridionalis*.

h) Torrente Nervi in Nervi; ca. 10–20 m H.

Kleines, von einer Menge Abfall stark verschmutztes Flüsschen mit schwachem Gefälle, in Mündungsnähe. Das Flussbett besteht aus gerundetem Geröll, Kies und Schlammmassen; weitere Umgebung ist ein dichtverbauter, verkehrsreicher Stadtteil. 1. 4. 1967: Eine Laichschnur und mindestens 1 ♂ in einem kleinen Tümpel in Ufernähe.

i) Torrente San Pietro bei Quinto/Genova; ca. 40 m H. (Abb. 5).

Mittelgrosser, im oberen Abschnitt sauberer Bach, der an vielen Stellen des steinigen Betts zu kleinen Tümpeln gestaut ist. Die Ufer sind von dichtem *Rubus*-Gestrüpp gesäumt; in der Umgebung sind mit Trockenmauern terrassierte Olivenhaine und lockere mediterrane *Macchia*. 31. 3. und 4. 4. 1967, 1. 4. 1968: An zwei Stellen Laich und viele Kaulquappen, ein adultes ♂. 8. 4. 1969: Zahlreiche Kaulquappen an einer anderen Stelle weiter flussabwärts im dort eher schmutzigen Wasser. Begleitarten: *Hyla meridionalis*, *Natrix maura*.



Abb. 5. Torrente San Pietro bei Quinto/Genova (i). In einigen Becken dieses beidseits dicht von *Rubus*-Gestrüpp gesäumten Baches laicht *B. b. spinosus*; ausserdem finden sich *Hyla meridionalis* und *Natrix maura*.

k) Flüsschen im Tal unterhalb San Desiderio [NE Genova], beim Weiler Che; ca. 60 m H. (Abb. 6).

Grösserer, wenig schmutziger Bach mit durch Geröll angestauten, oft metertiefen Tümpeln. Das steile Ufer ist mit *Rubus*, *Phragmites* und Gramineen dicht bewachsen; weitere Umgebung ist eine flache Talsohle, grösstenteils Wiesland. 2. 4. 1968: Im Tümpel Abb. 6 (Vordergrund) Laichschnüre, in einem anderen Tümpel 1 ♂.

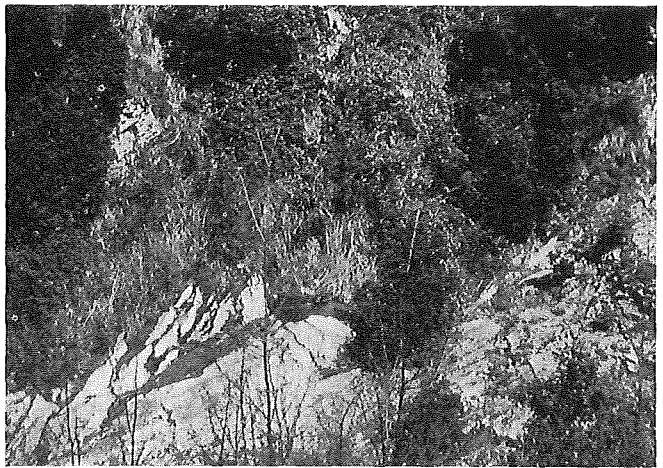
l) Bach bei Bavari [NE Genova]; ca. 280 m H.

Sauberer, kleiner Bach mit hohem Gefälle; nur vereinzelt kleine Tümpelchen. Die Umgebung ist dicht bewachsen; Gramineen, Schilf, *Rubus*; in weiterem Umkreis finden sich lockere *Macchia*, Trockenmauern und Grasflächen. 6. 4. 1967, 8. 4. 1969: Zahlreiche Kaulquappen in einem kleinen Tümpel mit *Chara*-Rasen bzw. an einer breiten, seichten Bachstelle mit überschwemmten Gräsern. Begleitart im *Chara*-Tümpel: *Salamandrina terdigitata* (Larven).



Abb. 6. Bachtümpel eines Flüsschens bei Che unterhalb San Desiderio (k); wiederum ein für Ligurien charakteristischer Laichbiotop von *B. b. spinosus*.

Abb. 7. Bach bei San Giacomo über Finale Ligure (m), aus etwa 50–60 m Distanz aufgenommen. *B. b. spinosus* laicht im kleinen Tümpel etwas unterhalb der Bildmitte.



m) Bach bei San Giacomo zwischen Le Manie und Arma über Finale Ligure; 250 m H. (Abb. 7).

Temporärer, kleiner, sauberer Bach, der in der Mitte einer etwa 20 m hohen Steilstufe aus anstehendem Fels einen um 4–5 m² grossen Tümpel bildet. Die Umgebung besteht aus anstehendem Fels, *Quercus*-Büschchen, Macchia, *Rubus*- und *Hedera*-Gestrüpp und lockerem Laubwald. 9. und 10. 4. 1969: Ein Paar und mindestens 3 ledige ♂♂ im Tümpel.

n) Wiesentümpel bei Le Manie über Finale Ligure; 290 m H.

Vegetationsreiches Wasserloch von etwa 3 m² Oberfläche, auf der Hochebene von Le Manie. Der um 80 cm tiefe Tümpel ist mit *Chara*, *Equisetum* und einigen anderen submersen Pflanzen bewachsen; die Ufer bestehen auf zwei Seiten aus Trockenmüerchen, an der dritten ragt dichtes *Rubus*-Gestrüpp ins Wasser. Die Umgebung ist grösstenteils Kulturgelände (Wiesen). 4. 4. 1968, 9. 4. 1969: Ein einzelnes ♂ (1968), frische Laichschnüre (1969). Begleitarten: *Hyla meridionalis*, *Rana dalmatina*, *Natrix maura*.

3. Die Population am Laichplatz

Biotopwahl: Die oben beschriebenen ligurischen Laichgewässer der Erdkröte bieten dem mitteleuropäischen Herpetologen ein ungewohntes Bild (Abb. 2–7). HEUSSER (1958 b, 1960 a, 1968 a) stellte für *B. b. bufo* in Mitteleuropa folgende Reihenfolge der spezifischen Biotop-«Schemata» auf, die bei suboptimalen Laichplätzen in umgekehrter Folge aufgegeben werden: 1. bestimmter geographischer Ort; 2. offenes Wasser; 3. stengelartige Struktur im Wasser; 4. Vorzugswassertiefe von 40–70 cm. Fügen wir zu dieser Reihe noch die bei ungestörten Verhältnissen bereits in (1) enthaltene Bedingung «stehendes Gewässer» hinzu, so sind von den 13 untersuchten ligurischen Laichplätzen 12 nach diesen Kriterien als suboptimal zu bezeichnen; auch der noch verbleibende Tümpel bei Le Manie (n) ist wegen seiner geringen Grösse kaum «optimal» zu nennen.

Innerhalb der Laichgewässer nun hält sich auch *B. b. spinosus* bevorzugt an den Stellen auf, die den obengenannten vier Kriterien am besten entsprechen. So sind die Kröten an Bächen zunächst auf die Tümpel (ruhigere Strömungsverhältnisse) konzentriert: Rund 55 Adulttiere fand ich insgesamt in Becken und nur etwa 20 in Bachstrecken mit raschfliessendem Wasser; Laichschnüre konnte ich mit einer Ausnahme bei Pieve Ligure (e) ausschliesslich in Tümpeln feststellen. Für die Kaulquappen ist diese Biotopwahl gerade in raschfliessenden Bächen von lebenswichtiger Bedeutung.

Die charakteristischen Laichplätze von *B. b. bufo* in Mitteleuropa weichen von den ligurischen Laichgewässern stark ab: Es sind grössere, stehende Gewässer, meist mit deutlicher Verlandungszone (Röhricht- und *Carex*-Gürtel); so befindet sich von 204 unlängst von K. ESCHER und Mitarbeitern (noch unpubliziert) untersuchten Laichplätzen im Kanton Zürich (Schweiz) auch nicht ein einziger an einem fliessenden Gewässer, obschon auch solche in fast beliebiger Anzahl zur Verfügung stehen. Wenn auch in Ausnahmefällen manchmal auch in Mitteleuropa laichende Erdkröten in raschfliessenden Bächen und selbst in wassergefüllten Lastwagen-Fahrrinnen (HEUSSER 1960 a) angetroffen werden, so handelt es sich dabei stets um Einzelpaare, bei denen das ♀ ablaichen musste (*Bufo bufo* vermag den Laich nach erfolgter Ovulation nicht zurückzuhalten). – Trotz den gegenüber diesen mitteleuropäischen Verhältnissen sehr ungünstigen Abblanchbedingungen ist die Erdkröte in Ligurien allgemein verbreitet und sogar häufig.

Populationsgrösse: Zahlenmässige Daten über die Anzahl der an einem Laichgewässer anwesenden Kröten konnte ich in Ligurien nicht ermitteln. Diese

Zahlen lassen sich aber nicht mit denjenigen einer auch nur mittelgrossen Population in Mitteleuropa vergleichen. So konnte ich bei Pieve Ligure Bassa (e) – dem von mir meistbesuchten Laichplatz – an einem Abend nie über 23 Individuen zählen; da die 130 m lange Bachstrecke sehr übersichtlich ist und somit nicht viele Kröten übersehen werden konnten, schätze ich die Gesamtzahl auf etwa 30–40, exklusive die nicht am Laichplatz anwesenden ♀♀, Juvenilen und Subadulten, für die der Bach ebenfalls Populationszentrum ist. Demgegenüber sind etwa im schweizerischen Mittelland selbst bei mittelgrossen Populationen in jedem Frühjahr mehrere hundert, an grösseren Gewässern mehrere tausend Individuen am Laichplatz anwesend. Eine grössere Anzahl von Laichplätzen pro Flächeneinheit dürfte diese Individuenarmut der ligurischen Populationen kompensieren.

Sektorenbildung und Populationsdichte: Ein normaler Laichplatz von *B. b. bufo* ist nach den Befunden von HEUSSER (1958 b, 1960 a, 1968 a) in vier räumliche Sektoren gegliedert: Die Ablachstelle, meist auf wenige m² konzentriert, den räumlich ausgedehntesten «Tummelplatz» der ledigen ♂♂, die Aufenthaltsorte nicht laichbereiter Paare und schliesslich die isolierten Positionen rufender ♂♂; eine Sektorenbildung konnte ich bei allen von mir besuchten Laichplätzen der Nominatrasse nördlich der Alpen bestätigen. Die Isolation lockrufender ♂♂ ist auch in Ligurien oft zu beobachten, und ein in bezug auf Vegetation und Wassertiefe besonders geeigneter Bachtümpel ist oft Ablachstelle mehrerer ♀♀. Sonst aber konnte ich in Ligurien keinerlei Ansatz zu einer Sektorenbildung feststellen. So sind z. B. bei Pieve (e) nachts jeweils um 20 ledige ♂♂, laichende und nicht laichbereite Paare ziemlich diffus dem ganzen Rinnsal entlang verteilt; nur die Becken werden etwas bevorzugt. Laichschnüre fanden sich dabei selbst auf Betongrund in kaum 1 cm hohem, sehr raschfliessendem Wasser. Auch an anderen Fundorten (b, d, f, i, l) bildet fast jeder grössere Bachtümpel ein separates Laichzentrum; eine Art «soziale Konzentration» auf einen bestimmten Ablachort war nirgends zu beobachten. Da die Sektorenbildung durch spezifische Biotopwahl bei verschiedenen Handelnsbereitschaften zustandekommt (HEUSSER 1968 a: 284), wäre eine den mitteleuropäischen Verhältnissen entsprechende differenzierte Laichplatzorganisation bei den flächenmässig kleinen und auch qualitativ meist ungünstigen ligurischen Laichgewässern auch gar nicht denkbar.

Die geringe absolute Individuenzahl ligurischer Erdkrötenpopulationen und die an Bächen zu beobachtende diffuse Verteilung auf längere Strecken (Fundorte b, d, e, f, i; höchstwahrscheinlich auch a, c, h, k) führen zu einer sehr geringen Populationsdichte (Individuen pro Flächeneinheit) an den Laichgewässern. Sie ist mit den an *B. b. bufo*-Laichplätzen normalen Massenvorkommen nicht zu vergleichen. Das für das gesamte Fortpflanzungsverhalten der Nominatrasse so bedeutsame «Gesellschafts-laichen auf engem Raum» fehlt bei ligurischen *B. b. spinosus* beinahe völlig.

Aktivität am Laichplatz: An optimalen Laichplätzen ist *B. b. bufo* nördlich der Alpen in der Laichzeit sowohl tags wie nachts aktiv; die oben erwähnte differenzierte Laichplatzorganisation ist also unabhängig von der Tageszeit «in Betrieb». Bei suboptimalen Biotopen dagegen ist die Aktivität besonders der unverpaarten ♂♂ («Tummelplatz») oft auf die Nacht beschränkt, unterscheidet sich dann aber nicht vom Tagesbetrieb eines normalen Laichplatzes (HEUSSER 1960 a: 104). In Ligurien

fand ich keinen einzigen Laichplatz, an dem *B. b. spinosus* tagsüber aktiv war; abgesehen von luftholenden ♂♂ bei (g) und einem rufenden, aber versteckten ♂ bei (h) beobachtete ich tags nur inaktive Exemplare: Bei (c) 1 ♂ im Wasser unter der überhängenden Uferböschung, bei (f) und (k) je 1 ♂ auf dem Grund eines Tümpels und bei (m) ein Paar auf dem Grund des Beckens. Bei Pieve (e) waren zumindest die unverpaarten ♂♂ tagsüber gar nicht im Wasser, sondern am Ufer in Trockenmauerspalten verborgen.

Aber auch der nächtliche Laichplatzbetrieb der untersuchten ligurischen Populationen unterscheidet sich aufs deutlichste von dem eines normalen mitteleuropäischen Laichplatzes. Das unentwegte Anschwimmen und Umklammern von Artgenossen und anderen bewegten Objekten entfällt weitgehend, da die Tiere auch bei günstigen Temperaturen von etwa 15° C meist im seichten Wasser stillsitzen (Beobachtungen bei e) und das Zusammentreffen zweier Individuen bei der geringen Individuenzahl und der unbedeutenden Populationsdichte kein häufiges Ereignis ist. Den bei uns in der Laichzeit ständig zu hörenden Abwehrruf vernahm ich in Ligurien kaum häufiger als den Lockruf. Es scheint also, dass das bei beträchtlicher Populationsdichte die Fortpflanzung garantierende Versuch-Irrtum-Verhalten der ♂♂ bei den individuenarmen und diffus zerstreuten ligurischen Populationen zumindest teilweise durch andere Mechanismen ersetzt wird.

Während im Verhalten von *B. b. bufo* zur Laichzeit der Fortpflanzungskreis beinahe exklusiv dominiert, tritt er bei ligurischen *B. b. spinosus* nur abgeschwächt in Erscheinung: Besonders die ♂♂ sind nachtaktiv, leben eher solitär, flüchten tagsüber recht gut und zeigen kein dauerndes Anschwimmen bewegter Objekte. Ob – im Gegensatz zur Nominatrasse während der Laichzeit – auch Nahrung aufgenommen wird, konnte ich nicht feststellen. Dieses ganze Verhalten und die Tatsache, dass der bei *B. b. bufo* so seltene Lockruf relativ oft zu hören ist, erinnern an das von HEUSSER (1968a, 1969) beschriebene Verhalten einzelner ♂♂ der Nominatrasse, die in der sogenannten «Nachlaichzeit» (oft bis Mai oder Juni) am Laichplatz zurückbleiben.

4. Der Lockruf

Neben dem kurzen, innerhalb der Gattung *Bufo* offenbar bei einem Grossteil der Arten recht ähnlichen Abwehrruf (= Befreiungsruf, release call), durch den ein ♂ klammernde Geschlechtsgenossen abwehrt, hat das *Bufo-bufo*-♂ noch einen zweiten Ruf: Den längergezogenen Lockruf, der dem Paarungsruf (mating call) anderer *Bufo*-Arten homolog ist. Über ihn hat neuestens HEUSSER (1969) referiert.

Aufbau: Den zweiteiligen Aufbau des Lockrufs aus einem geräuschhaften und einem klangartigen Anteil konnte ich in Ligurien von blossem Ohr deutlich erkennen. Er gleicht darin also den bei SCHNEIDER (1966: Abb. 7, 8) als «Paarungsrufe» publizierten Abwehrrufen bei niedriger Temperatur (Wasser 5° C, Luft 2° C), während die bei FLINDT und HEMMER (1968: Fig. 1a, 3 oben) abgebildeten Abwehrrufe bei höherer Temperatur (22° C; FLINDT, in litt.) einen rein klangartigen Aufbau zeigen. Von den Befreiungsrufen unterscheidet sich der Lockruf von *Bufo bufo* ausser durch vielleicht etwas niedrigere Frequenz hauptsächlich durch seine längere Dauer: Bei

ca. 12° C (4. 4. 1968, bei n) schätzte ich sie auf nicht unter ½ sec gegenüber den Abwehrrufen: 70–100 msec bei 5° C (SCHNEIDER 1966) bzw. 10–30 msec bei 22° C (FLINDT und HEMMER 1968). In ihrem Aufbau scheinen sich die Lockrufe von *B. b. bufo* und *B. b. spinosus* nicht zu unterscheiden, doch steht eine Analyse mittels Oszillogrammen und Klangspektrogrammen noch aus. Die Lautstärke des Lockrufs entspricht etwa der des Abwehrrufs; *spinosus*-♂♂ rufen etwas lauter als ♂♂ der Nominatrasse.

Verhalten: Das Verhalten lockrufender *B. b. bufo* und *B. b. spinosus* scheint sich weitgehend zu entsprechen: Rufende Kröten bevorzugen isolierte, exponierte Positionen (HEUSSER 1969: 49), was ich in Ligurien stets bestätigen konnte; so sass z. B. bei Nervi (g) am 5. 4. 1967 ein einzelnes ♂ auf dem Sockel der Steinfigur in Teichmitte in seichtem Wasser und rief ausdauernd. Die Körperstellung des Tieres, auf den Vorderextremitäten hoch aufgerichtet, entsprach dabei genau der bei HEUSSER (1969: Abb. 1) für die Nominatrasse abgebildeten Rufstellung. Den Lockruf vernahm ich ausserdem wiederholt bei e, h und n, wobei die rufenden Kröten teils im seichten Wasser sassen, teils in einem Versteck. Meist riefen sie abends und nachts, vor und bei Dämmerung und einmal (1. 4. 1967, bei h aus Versteck) tagsüber. Die Rufe erfolgen in kurzen Serien mit längeren Pausen; leider liegen hierzu noch keine numerischen Daten vor.

Funktion: Bei den meisten Arten des Genus *Bufo* dürfte der Paarungsruf im intraspezifischen Bereich die Funktion des Anlockens von ♀♀ durch rufende ♂♂ haben; auch kann er für das Laichplatzfinden anwandernder Kröten von Bedeutung sein. Die Bezeichnung «Lockruf» für den rudimentierten, dem Paarungsruf anderer Arten homologen Ruf der Erdkröte impliziert eine den Paarungsrufen analoge Funktion und ist deshalb bei der Nominatrasse irreführend, da deren Ruf sekundär funktionslos geworden ist (HEUSSER 1969: 49). Die Fortpflanzung wird bei *B. b. bufo* dafür durch straffe räumliche und zeitliche Koordinierung des Ablachens und durch das Versuch-Irrtum-Verhalten der ♂♂ gesichert, das bei grosser Populationsdichte die Verpaarung der ♀♀ garantiert. Ligurische *B. b. spinosus*-Populationen zeigen demgegenüber eine viel lockerere räumliche Koordinierung des Ablachens, und auch das Versuch-Irrtum-Verhalten der unverpaarten ♂♂ ist wegen geringer Individuenzahl und kleiner Populationsdichte weniger wirksam. Dass hier nun der Lockruf eine Funktion als zusätzlicher Mechanismus für das Zusammenfinden der Geschlechter haben könnte, wird schon durch die Häufigkeit des Rufens wahrscheinlich gemacht: Lockruf und Abwehrruf hörte ich in Ligurien etwa gleich oft, während bei *B. b. bufo* zur Laichzeit der Abwehrruf ständig, der Lockruf dagegen sehr selten zu vernehmen ist. Nach HEUSSER (1969: 50) schliessen sich die beiden Mechanismen Versuch-Irrtum-Verhalten und akustische Anlockung der ♀♀ gleichzeitig aus. Es ist aber durchaus denkbar, dass an den dünnbesiedelten ligurischen Laichplätzen beide Mechanismen zur Anwendung kommen; so haben etwa auch MARTOF und THOMPSON (1958) beim Hyliden *Pseudacris nigrita* experimentell nachgewiesen, dass bei grosser Populationsdichte Artgenossen nach Versuch und Irrtum angeschwommen werden, während die ♂♂ bei geringer Populationsdichte stillsitzen und rufend ♀♀ anlocken. Natürlich darf aber eine analoge Funktion des Lockrufs von *B. b. spinosus* nicht vor experimenteller Sicherung der Lockwirkung auf ♀♀ als erwiesen gelten.

5. Bindung an den Laichplatz

Die Bindung an einen als bestimmter Ort im Gelände definierten Laichplatz ist beim ökologisch hochspezialisierten *Bufo bufo bufo* ausserordentlich stark, während sie bei den meisten anderen *Bufo*-Arten offenbar eher locker ist. Da deshalb der Grad der Bindung an den Laichplatz bei einem ökologischen Vergleich zwischen *B. b. bufo* und *B. b. spinosus* von grosser Bedeutung ist, versuchte ich darüber durch ein Markierungsexperiment Aufschlüsse zu gewinnen (Abb. 8): Bei Pieve Ligure Bassa (e) markierte ich am 6. 4. 1968 16 *B. b. spinosus* (alles ♂♂) an ihrem Laichplatz individuell durch Zehenamputationen und trug ihren Standort in eine Planskizze des Laichgewässers ein.

Bei der Kontrolle in der darauffolgenden Laichzeit (7./8. 4. 1969) fand ich 8 der 16 im Jahr 1968 markierten Kröten am selben Laichplatz wieder (Abb. 8: Exemplare A–H). Dabei waren die Standorte der Tiere im Bach, auf weniger als 10 m genau, dieselben wie 1968. Eine Ausnahme bildete nur das Exemplar D, das rund 60 m oberhalb seiner vorjährigen Fundstelle sass. Alle Kröten ausser D fanden sich im gleichen, durch Steilstufen begrenzten Bachabschnitt wie im Vorjahr; die Individuen E, F und H waren sogar im selben Bachtümpel wie 1968. Die Individuen G und I waren nicht wiedergefunden.

Diese Ergebnisse sind recht überraschend. Einmal ist die Wiederfangrate von

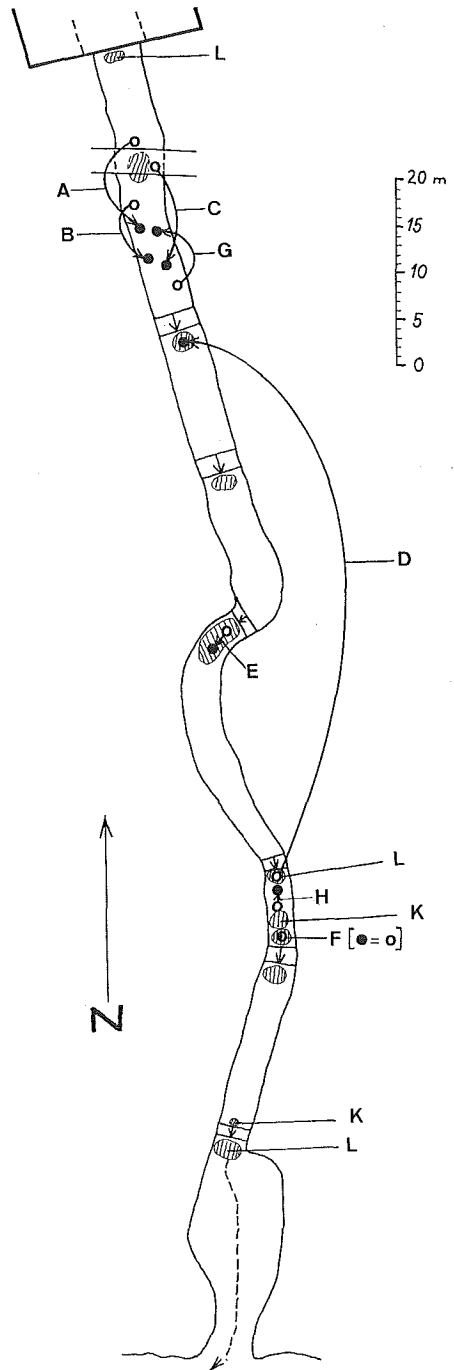


Abb. 8. Planskizze des Baches bei Pieve Ligure Bassa (e). A–H = 1968 markierte und 1969 wiedergefundene Exemplare von *B. b. spinosus*. ○ = Standort der betreffenden Exemplare 1968; ● = Standort 1969. Die kleinen Bachtümpel sind schräg schraffiert; die Pfeile im Bachbett bezeichnen Steilstufen. K = Kaulquappen (1969); L = Laichschnüre (1968).

50% sehr hoch; dies ist wohl grösstenteils auf die Kleinräumigkeit des Untersuchungsgebietes, eine 140 m lange Bachstrecke, sowie auf dessen Übersichtlichkeit zurückzuführen. Noch auffälliger aber ist die grosse Standorttreue der Kröten in zwei aufeinanderfolgenden Laichzeiten. Die diffuse Verteilung von *B.-b.-spinosus*-Populationen entlang den ligurischen Laichgewässern schien zunächst auf eine lockere Bindung an die Laichplätze hinzudeuten; aber die wiedergefundenen Individuen erschienen nicht nur am selben Laichplatz wie im Vorjahr, sondern behielten ihren Standort selbst innerhalb des Laichgewässers bei.

Möglicherweise ist also die Bindung von *B. b. spinosus* an seinen Laichplatz überaus stark, ähnlich wie bei der Nominatrasse nördlich der Alpen, wo etwa innerhalb eines Weihers zwei beidseits des Zuflusses gelegene Laichplätze bestehen können, die je von einem Teil der Population aufgesucht werden (HEUSSER 1958 b). Die biologische Bedeutung dieser Standorttreue wird bei der Mittelmeerrasse in Ligurien allerdings nicht ganz klar, da hier im Gegensatz zu *B. b. bufo* die räumliche Koordination der Individuen einer Population zur Laichzeit sehr locker bleibt, die Ortstreue der Einzeltiere also nicht zu einem Zusammenkommen der Population auf enggedrängtem Raum führt. Eine weitere, allerdings wenig wahrscheinliche Erklärung für die Standorttreue wäre die Annahme, dass die Sommerquartiere der betreffenden Erdkröten in unmittelbarer Umgebung des Laichplatzes liegen, die Tiere also das ganze Jahr hindurch am Ufer ihres Laichgewässers leben und keine Wanderungen unternehmen. Oberhalb Pieve Ligure Bassa fand ich aber in 60–80 m H. am 1. und 6. 4. 1968 Juvenile, Subadulte und mehrere adulte ♀♀; ausserdem ist die enge, vegetationslose Umgebung des Laichbaches etwa beim Standort der Exemplare E, F und H als Sommerquartier denkbar ungünstig.

6. Diskussion

Die ethologisch-ökologische Sonderstellung der Nominatrasse von *Bufo bufo* innerhalb der Gattung *Bufo* ist durch die zahlreichen Arbeiten von HEUSSER (1956, 1958 b, 1960 a, 1961, 1964, 1968 a, b, 1969) genügend belegt worden. Diese Befunde seien in einer Tabelle kurz zusammengefasst.

Die vorliegende Arbeit zeigt nun, dass sich diese an *B. b. bufo* in Mitteleuropa erarbeiteten Befunde keinesfalls auf die gesamte Art *Bufo bufo* verallgemeinern lassen. Im küstennahen Ligurien weicht *B. b. spinosus* in verschiedenen wesentlichen ökologisch-ethologischen Eigenheiten von der Nominatrasse ab. Diese Differenzen seien nochmals kurz zusammengefasst, soweit sie die Laichzeit betreffen: Bei *B. b. spinosus* wird der Lockruf relativ häufig gebraucht und dürfte kaum funktionslos sein; ein überindividuelles Raum-Zeit-System (RZS) ist eher locker und führt nicht zur Versammlung einer Population auf engem Raum; das Ablachen ist zumindest örtlich nur locker koordiniert; die Biotopansprüche an die Laichgewässer scheinen gering zu sein; die Paarungsaktivität ist tageszeitabhängig, das Fortpflanzungsverhalten zur Laichzeit nicht exklusiv; am Laichplatz herrscht geringe Populationsdichte; das Versuch-Irrtum-Verhalten der ♂♂ genügt zur Sicherung der Verpaarung

Tabelle 1. Ökologisch-ethologischer Vergleich zwischen dem spezialisierten *Bufo bufo bufo* und Arten des Genus *Bufo* mit generalisiertem Verhaltensmuster wie *B. arenarum*, *calamita*, *californicus*, *cognatus*, *hemiohryss*, *houstonensis*, *terrestris*, *valliceps*, *viridis*, *woodhousei* (nach HEUSSER 1969).

	meiste <i>Bufo</i> -Spezies	<i>Bufo bufo bufo</i>
Schallblase	vorhanden	fehlt
Paarungsruf	laut; Chorbildung	rudimentiert, leise, funktionslos
Dauer der Laichzeit	mehrere Monate; in tropischen Regenwaldgebieten ganzjährig	2-3 Wochen
Datum der Laichzeit	relativ spät in gemässigten Zonen	früh (z. B. März/April)
Zusammenführen der Population am Laichplatz	akustisch; durch Paarungsrufe (Chöre)	sehr straffes überindividuelles Raum-Zeit-System
Bindung an geographisch definierten Laichplatz	eher locker	sehr stark
Koordination des Ablaichens innerhalb einer Population	zeitlich und örtlich eher locker	zeitlich und örtlich sehr straff
Biotopansprüche zur Laichzeit	gering; auch temporäre Gewässer	sehr hoch; dauerhafte Gewässer (bedingt durch Ortstreue)
Paarungsaktivität	witterungs- und tageszeitabhängig; Fortpflanzungsverhalten nicht exklusiv	relativ unabhängig von Wetter und Tageszeit; Fortpflanzungsverhalten beinahe exklusiv
Populationsdichte am Laichplatz	eher gering	sehr gross
Sicherung der Verpaarung	Akustisches Anlocken der ♀♀ durch stillsitzende, rufende ♂♂	♂♂ schwimmen bewegte Objekte nach Versuch und Irrtum an

möglicherweise nicht, sondern auch ein akustischer Mechanismus (Lockruf) könnte vielleicht Einfluss auf die Paarbildung haben. *B. b. spinosus* scheint also dem Gros der *Bufo*-Arten ökologisch und ethologisch näherzustehen und weniger spezialisiert zu sein als *B. b. bufo*.

Trotzdem gehört die Form in Ligurien, jedenfalls in Küstennähe, zu den häufigsten Amphibien; sie ist also selbst bei den ungünstigen Biotopangeboten im tyrrhenischen Ligurien – grösstenteils wird in raschfliessenden, temporären Bächen abgelaicht – durchaus erfolgreich. In einem Gebiet mit Mediterranklima und nur kleinflächigen, grösstenteils temporären Laichgewässern dürfte sich die lockerere und kleinräumigere Organisation ligurischer *B. b. spinosus*-Laichplätze denn auch mindestens ebenso gut bewähren wie ein überaus straff koordinierter Laichplatzbetrieb und die damit verbundenen Massenvorkommen bei der Nominatrasse.

Sind die Unterschiede in der Laichplatzökologie der beiden Rassen subspezifisch charakterisiert, oder handelt es sich lediglich um lokale, durch Biotopangebote und Klima bedingte modifikatorische Besonderheiten? Diese Frage liesse sich nur nach

weiteren Untersuchungen im gesamten Areal von *Bufo bufo* befriedigend beantwortet. Dennoch seien einige Bemerkungen angefügt. Klima und zur Verfügung stehende Biotope sind im gesamten zirkummediterranen Areal von *B. b. spinosus* von einer gewissen Einheitlichkeit; dasselbe gilt mit Einschränkungen auch für das weit ausgedehntere Areal der Nominatrasse (gemäßigtes Eurasien von der Atlantik- bis fast zur Pazifikküste). Die beiden Subspeziesareale sind aber nicht nur ökologisch, sondern auch historisch-zoogeographisch verschieden zu beurteilen: Während *B. b. spinosus* ein holomediterranes Faunenelement darstellt, müssen wir *B. b. bufo* trotz seines gehäuften Auftretens in den westlichen Arealteilen wohl als sibirisches («euro-sibirisches») Faunenelement bezeichnen (zur Terminologie LATTIN 1967). Die beiden Subspezies hätten sich also während einer pleistozänen (kaltzeitlichen) Isolationsperiode voneinander differenziert. Dabei könnten sich neben morphologischen Unterschieden durchaus auch ökologische und ethologische Differenzen in den beiden klimatisch unterschiedlichen Refugialräumen herausgebildet haben. Die biologische Bedeutung einer bei der Nominatrasse verwirklichten straffen Koordination des Abblaus durch ein überindividuelles RZS ist besonders gross in klimatisch ungünstigen Gebieten mit nur kurzen Entwicklungszeiten für die Larven. *B. b. bufo* scheint denn auch an kühle Klimata adaptiert: Er hat eine niedrige Vorzugstemperatur von 26,9° C (HERTER 1955, nach STRÜBING), erreicht von allen Arten der Gattung *Bufo* die höchste geographische Breite (über 66° N; GISLÉN und KAURI 1959) und steigt auch im Gebirge bis über die Baumgrenze empor; schliesslich weisen auch die Vorzugsbiotope dieser Rasse etwa in Mitteleuropa (Waldgelände; vegetationsreiche Waldweiher als Laichplätze) auf diese Anpassung an eher kühlgemäßigte Klimata hin. Demgegenüber dürfte das Mittelmeergebiet als glaziales Refugium von *B. b. spinosus* auch während der pleistozänen Kaltzeiten klimatisch günstiger gewesen sein.

B. b. bufo hat sich also wohl unter dem Druck eines ungünstigen Klimas in seinem pleistozänen Refugialgebiet in ökologisch-ethologischer Hinsicht weiter von einer hypothetischen, dem generalisierten *Bufo*-Verhalten nahestehenden Ahnform differenziert als der weit weniger spezialisierte *B. b. spinosus*, dessen ökologisches Verhalten somit als phylogenetisch primitiver anzusehen wäre.

7. Summary

Notes on the breeding place ecology of *Bufo bufo spinosus* DAUDIN (Amphibia, Salientia) in tyrrhenic Liguria.

13 breeding places of *Bufo bufo spinosus* DAUDIN 1803 in coastal Liguria (Italy) are described; most of them are rapid, temporary brooks. Compared with the ecologically high-specialized nominate race, the breeding place habits of *B. b. spinosus* are rather loosely organized: Within a population, spawning is locally but loosely coordinated; there seems to be no strict space-time-system which brings together all individuals of a population to a limited area; the mating activity depends on time of day; mating behavior is not exclusive in the spawning season; there is a low population density at the breeding places; the mating call is heard relatively frequently and is hardly functionless. This behavior can possibly be explained with the hypothesis that *B. b. bufo* during a pleistocene isolation with unfavourable climate may have developed much further ecologically and ethologically from a hypothetical ancestor form than *B. b. spinosus* whose ecological behavior thus would be phylogenetically more primitive.

Riassunto

Sull'ecologia di *Bufo bufo spinosus* DAUDIN (Amphibia, Salientia) ai luoghi di fregola nella Liguria tirrenica.

Sono descritti 13 luoghi di fregola di *Bufo bufo spinosus* DAUDIN 1803 nella Liguria costale; sono principalmente torrenti rapidi e temporanei. *B. b. spinosus*, con la sua ecologia di fregola piuttosto lente, si distingue forte in alcuni aspetti della razza *bufo* che è molto specializzata ecologicamente: In una popolazione di *spinosus* la fregola è localmente coordinata solo lente; manca un sistema locale-temporale preciso che riunisce tutti gli individui di una popolazione in un'area limitata; l'attività sessuale dipende dall'ora del giorno; il contegno sessuale non è esclusivo nel tempo di fregola; la densità di popolazione è bassa; il canto di appaiamento è sentito spesso e non sembra essere senza funzione. Questi fatti si potrebbero spiegare coll'ipotesi che *B. b. bufo* durante una isolazione quaternaria con un clima sfavorevole si è ecologicamente differenziato di una forma ipotetica originaria più che *B. b. spinosus*; così il contegno ecologico di *spinosus* sarebbe filogeneticamente più primitivo che quello di *bufo*.

8. Literatur

- CAPOCACCIA, LILIA (1956): Note preliminari sugli anfibî della Liguria. Boll. Zool. 23 (2): 765-772.
- EIBL-EIBESFELDT, IRENÄUS (1950): Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Behaviour 2: 217-236.
- FLINDT, R. und HEMMER, H. (1968): Analyse des akustischen Geschlechterkennungsmechanismus (Befreiungsrufe) bei Kröten (Genus *Bufo*). Experientia 24 (3): 285-286.
- FRAZER, J. F. D. (1953): The breeding habits of toads (*Bufo bufo*) in Lake Windermere. Brit. J. Herpet. 1: 153-159.
- (1966): A breeding colony of toads (*Bufo bufo* (L.)) in Kent. Brit. J. Herpet. 3 (10): 236-252.
- GISLÉN, TORSTEN und KAURI, HANS (1959): Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. Acta Vertebr., Stockholm, 1 (3): 195-397.
- HERTER, KONRAD (1955): Lurche. Das Tierreich VII/3, Sammlung Göschen 847, Berlin 1955 (143 p.).
- HEUSSER, HANS (1956): Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltveränderungen bei einheimischen Amphibien. Beobachtungen am mittleren Zimmerberg. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 101: 189-210.
- (1958a): Markierungen an Amphibien. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 103: 304-320.
- (1958b): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz I. Behaviour 12 (3): 208-232.
- (1960a): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz II. Behaviour 16: 93-109.
- (1960b): Instinkterscheinungen an Kröten, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsinstinktes der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Z. Tierpsychol. 17 (1): 67-81.
- (1961): Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. Rev. Suisse Zool. 68: 1-39.
- (1964): Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, *Bufo bufo* L. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 28: 1-12.
- (1968a): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Laichzeit: Umstimmung, Ovulation, Verhalten. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 113 (3): 257-289.
- (1968b): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.); Wanderungen und Sommerquartiere. Rev. Suisse Zool. 75 (48): 927-982.
- (1969): Der rudimentäre Ruf der männlichen Erdkröte (*Bufo bufo*). Salamandra 5 (1/2): 46-56.
- HEUSSER, HANS und HONEGGER, RENÉ E. (1955): Die Verbreitung der Amphibien am mittleren Zimmerberg. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 100: 282-290.
- JUNGFER, W. (1943): Beiträge zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern. Z. Morph. Ökol. Tiere 40: 117-157.

- LATTIN, GUSTAF DE (1967): Grundriss der Zoogeographie. G. Fischer Verlag, Stuttgart 1967 (602 p.).
- MARTOF, BERNARD S. and THOMPSON, ERIC F. (1958): Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrita*. Behaviour 13 (3-4): 243-258.
- MERTENS, ROBERT und WERMUTH, HEINZ (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960.) Senckenberg-Buch 38, Verlag W. Kramer, Frankfurt am Main 1960 (264 p.).
- NIKOL'SKIJ, A. M. (1918): Amphibians [Zemnovodnye]. In: Fauna of Russia and adjacent countries [Fauna Rossii i sopredel'nykh stran]. Petrograd 1918. Israel program for scientific translations, Jerusalem 1962.
- SAVAGE, R. MAXWELL (1934): The breeding behavior of the common frog, *Rana temporaria temporaria* LINN., and of the common toad, *Bufo bufo bufo* LINN. Proc. Zool. Soc. London 1934: 55-70.
- SCHNEIDER, HANS (1966): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 57: 119-136.

Anschrift des Verfassers: Riedtlistrasse 34, CH-8006 Zürich, Schweiz.