

Die Lebensweise der Erdkröte, Bufo bufo (L.) : Grössenfrequenzen und Populationsdynamik

Autor(en): **Heusser, H.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen**

Band (Jahr): **29 (1968-1972)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-584832>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.)

Grössenfrequenzen und Populationsdynamik¹⁾

von H. HEUSSER, Forch-Zürich

Die vorliegenden Untersuchungen über Grössenfrequenzen und Populationsdynamik an der Erdkröte, *Bufo bufo*, sind ein Teil einer 5-Jahr-Studie (1962—66) an den Populationen des Gattikerweiher und des Waldweiher bei Thalwil, Zürich (Abb. 1). Das Material besteht aus 16 211 Fängen von 12 899 Kröten, von denen 11 345 mit Meerschweinchenohrenmarken und/oder Zehenamputationen markiert wurden. Bei 6 587 Fängen (5 290 ♂♂, 890 ♀♀, 161 Subadulte, 246 Juvenile) wurde die Körperlänge (Maulspitze bis dorsaler Kloakenrand) gemessen.

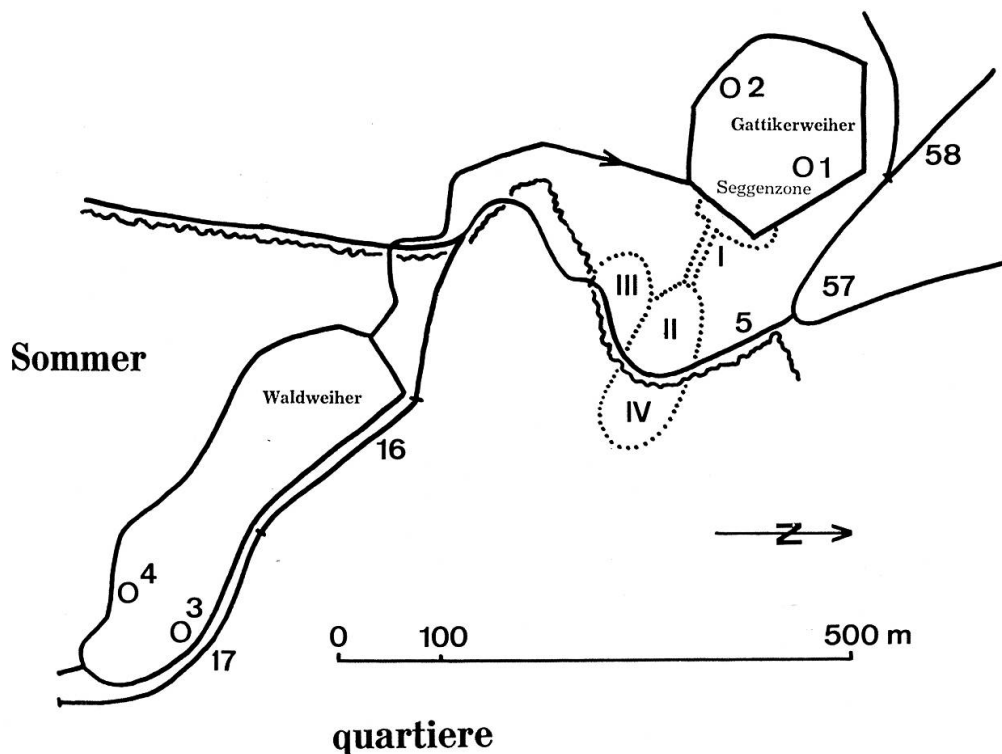


Abb. 1: Beobachtungsgelände mit Gattiker- und Waldweiher bei Thalwil. 1—4 = Laichplätze (Kreise); übrige arabische Zahlen = im Text erwähnte Strassenstücke. I—IV = Zonen, in denen nach der Metamorphose 1963 Junge gefangen wurden.

¹ C. R. SCHMIDT, R. E. HONEGGER und H. U. SCHLUMPF danke ich für ihre Mitarbeit im Freien und beim Protokollieren.

1. Ausschwärmen und Wachstum nach der Metamorphose

Im Gattikerweiher fand 1963 die Metamorphose in der zweiten Julihälfte statt. Die kürzlich metamorphosierten Jungen verliessen den Gattikerweiher beim südöstlichen Seggenfeld (Abb. 1), wobei sie sich auf einen verhältnismässig engen Sektor konzentrierten. Die Jungen müssen also gleich zu Beginn der Abwanderung eine Richtungswahl getroffen haben. Um die Gerichtetheit der Abwanderung zu verfolgen, markierte ich zwischen 21. 7. und 30. 7. 63 in der Weiherumgebung 296 Frischmetamorphosierte mit Zehenamputationen kollektiv. Diese Zahl war aber zu klein, da ich in den folgenden Tagen nur 4 Wiederfänge in der Nähe des Aussetzungsortes machen konnte.

Es blieb noch eine andere Möglichkeit, die Gerichtetheit der Abwanderung nachzuweisen: Es fiel nämlich auf, dass die Jungen in unmittelbarer Weihernähe fast ausnahmslos bedeutend kleiner waren als die in 200 m Entfernung gefangenen. Wenn Messungen bestätigen sollten, dass die Jungen mit zunehmender Entfernung vom Weiher durchschnittlich grösser werden und vor allem, wenn kaum je grössere Junge in Weihernähe fangbar sind, würde das bedeuten, dass die Jungen gerichtet abwandern und nicht ziellos umherlaufen, wobei sie — inzwischen grösser geworden — gelegentlich wieder in Weihernähe gelangen müssten. Ich sammelte deshalb die Jungen aus den folgenden 4 Zonen getrennt (Abb. 1): Zone I: unmittelbare Weiherumgebung und Sickergraben; Zone II: übersichtliches Feld zwischen Sickergraben und Strasse 5; Zone III: Bauschutthaufen an der Strasse; Zone IV: Waldpartie südöstlich der Strasse. Es wurden total 168 Junge bekannter Zonenherkunft gemessen (Tab. 1).

Die besonders von Zone I zu Zone II zunehmende Durchschnittsgrösse der Jungen spricht für eine gerichtete Abwanderung vom Brutgewässer. Wie die Jungen eine Vorzugsrichtung wählen und einhalten, die zugleich in die Sommerquartiere der zu diesem Laichplatz gehörenden Population weist, ist unbekannt.

Bei der Metamorphose messen die Kröten 9—10 mm; sie wachsen in den ersten Tagen des Landlebens schnell: in der ersten Julihälfte fand ich noch keine Metamorphosierten; die beiden 18 resp. 19 mm grossen Kröten aus der Zone II wurden

am 22. und 23. 7. gefangen. Sie müssen ihre Körpergrösse in max. 1—2 Wochen nach der Metamorphose verdoppelt haben.

Tabelle 1:
Grössenfrequenzen beim Ausschwärmen
nach der Metamorphose in verschiedenen Entfernungen
vom Weiher (Zonen nach Abb. 1)

mm	Zone I	Zone II	Zone III	Zone IV
8	—	—	—	—
9	11	2	—	—
10	25	10	—	—
11	11	17	—	—
12	3	24	5	2
13	2	25	4	1
14	—	8	2	—
15	1	7	1	1
16	—	1	1	1
17	1	—	—	—
18	—	1	—	—
19	—	1	—	—
	n=54 $\phi=10,4$ mm	n=96 $\phi=12,4$ mm	n=13 $\phi=13,2$ mm	n=5 $\phi=13,6$ mm

Darin, dass aus den Zonen III und IV trotz intensiven Absuchens nur wenige Kröten stammen, kommt das auch von andern Arten bekannte Verhalten zum Ausdruck, dass die Frischmetamorphosierten tagaktiv sind und erst nach einigen Tagen zur ausschliesslichen Nachtaktivität der Adulten übergehen. Weil alle Fänge bei Tag gemacht wurden, spiegelt das «Verschwinden» der Jungen in den entfernteren Bereichen z. T. den Wechsel von Tag- auf Nachtaktivität.

Die Jungen liessen sich Ende Juli 1963 bis ca. 100 m südöstlich der Strasse im Wald verfolgen. Im August fanden wir — auch nachts — keine mehr. Auch am Waldweiher war zu beobachten, dass sich die Jungen rasch und definitiv einige hundert Meter weit vom Weiher entfernten.

Die ein- und zweijährigen Jungkröten lassen das gleiche Verbreitungsmuster erkennen wie die Adulten in den Sommerquartieren: bevorzugt ist ein Gürtel im Wald in 500—1 500 m Entfernung vom Laichplatz. Verschiedene Indizien sprechen dafür, dass die populationstypischen Sommerquartiere der

Adulten (vgl. HEUSSER, im Druck, a) bereits durch das Ausbreitungsmuster der Frischmetamorphosierten gegeben ist. Wahrscheinlich sind die Jungen bis zur Geschlechtsreife relativ ortstreu.

2. Grössen- und Geschlechtsklassen

Die Einteilung in ♂♂, ♀♀, Subadulte und Junge habe ich nach folgenden Gesichtspunkten vorgenommen:

In der Laichzeit sind nur geschlechtsreife Adulte aktiv. Der Sexualdimorphismus bezüglich der Körpergrösse ist bei der Erdkröte ausgeprägt: die ♂♂ unserer Populationen messen durchschnittlich 65,0 mm (50—78 mm, $n=4589$), die ♀♀ 78,4 mm (60—100 mm, $n=734$). Das kleinste geschlechtsreife ♂ mass 50 mm. Auch in den Sommerquartieren fand ich nie ein kleineres Tier mit Daumenschwielen und Abwehrlaut. Ich nenne deshalb alle Kröten unter 50 mm juvenil, da sie sicher noch nicht geschlechtsreif sind.

Die Jungen, die erst nach der Laichzeit erwachen, haben einen ♀-artigen Habitus: der Körper wirkt gedrungen, der Kopf rund, die Haut ist sandig-dornig granuliert, die Füsse sind kleiner als die halbe Körperlänge und die Abwehrreaktion bei axialer Umklammerung erfolgt stumm; manche sind auffällig rot gefärbt.

Im Sommer findet man auch Kröten über 50 mm, die diesen Habitus aufweisen. In Bezug auf die Grösse könnten es schon geschlechtsreife ♂♂ sein. Sie haben aber keine Daumenschwielen, können nicht abwehrquaken, haben eine granulierte Haut und kurze Füsse. Da sich das Geschlecht dieser Kröten nicht von aussen bestimmen lässt, nenne ich sie subadult.

Verschiedene Anurenarten haben ausser den klassischen sekundären Geschlechtsmerkmalen wie unterschiedliche Körpergrösse, Daumenschwielen, Kehlfarbe, Hautgranulierung, Kehlsäcke und Stimme noch andere geschlechts- und altersspezifische Merkmale, die vor allem als offenbar funktionslose Proportionsverschiebungen bestimmter Körperteile in Erscheinung treten. MARTOF (1956) wies bei *Rana clamitans* nach, dass der Trommelfelldurchmesser des ♂ mit zunehmendem Alter ab Geschlechtsreife positiv allometrisch zur Körpergrösse wächst, während er bei den ♀♀ auf dem gleichen Index wie bei den

Jungen und Subadulten bleibt. — Bei der Erdkröte ist ein ähnliches Verhalten der relativen Fusslänge zu beobachten: die ♂♂ haben relativ grössere Füße als ♀♀, Subadulte und Junge. Die Fusslänge habe ich bei gerade aufgelegten Zehen und mässig gespannter Fusshaut von der Spitze der längsten (4.) Zehe bis zum proximalen Hinterrand des grossen Fusshöckers auf der Seite der 5. Zehe gemessen und zur Körperlänge in Beziehung gesetzt. Das ergibt einen «Geschlechtsindex»: Körperlänge/Fusslänge, der bei den einzelnen Grössen- und Geschlechtsklassen folgende Durchschnittswerte erreicht (Tab. 2):

Tabelle 2:
Geschlechtsindex (Körperlänge/Fusslänge)

♂♂:	2,04 (n=303)
♀♀:	2,39 (n=139)
Subadulte:	2,26 (n= 13)
Junge:	2,33 (n= 7)

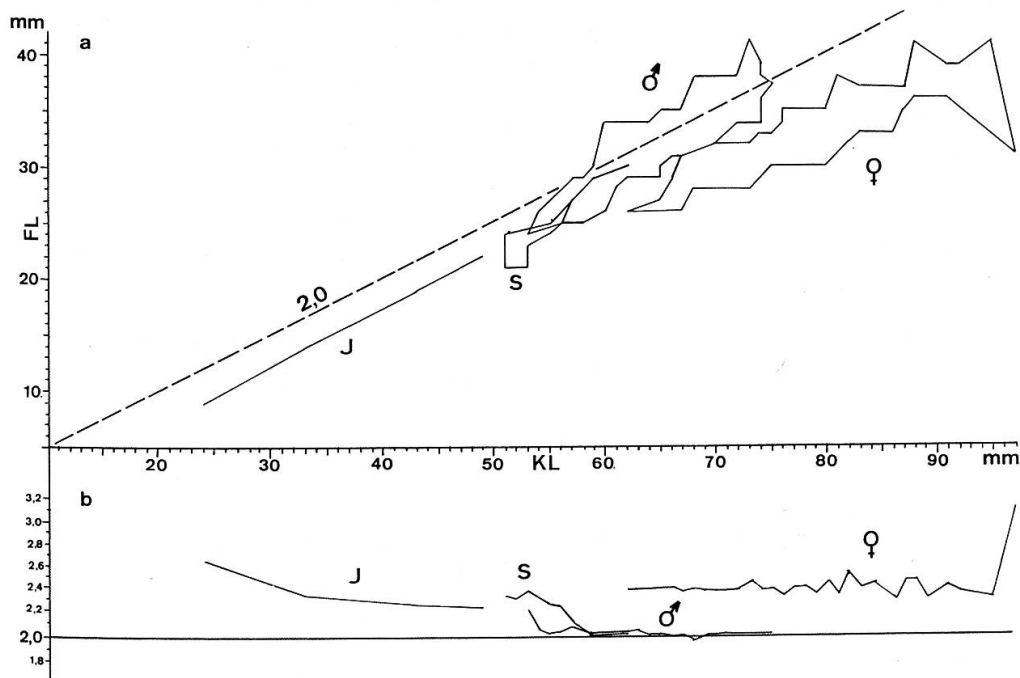


Abb. 2a: Ordinate: Fusslänge (FL); Abszisse: Körperlänge (KL) in mm bei Jungen (J), Subadulten (S), ♂♂ und ♀♀ (Umrisse der KL/FL-Index-Wolken); gestrichelt: Index 2,0. Material in Tab. 2.

Abb. 2b: Durchschnittliche KL/FL-Indices pro Millimeter-Klassen der Körperlänge.

Aus Abb. 2a geht hervor, dass sich die Indices der ♂♂ und ♀♀ kaum überschneiden, und dass die Füße der ♀♀ — wie die der Jungen — immer kleiner als die halbe Körperlänge sind, während die Füße der ♂♂ und von einem Teil der Subadulten mit dem Eintritt in die Geschlechtsreife im Durchschnitt schnell auf die halbe Körperlänge heranwachsen und diese Proportion mit zunehmendem Wachstum beibehalten (vgl. Abb. 2b).

3. Grössenfrequenzen und Altersklassen

Weil die Kröten nach dem Erreichen der Geschlechtsreife — zwar verlangsamt — noch weiter wachsen, sollten sich auf einer Grössenfrequenzkurve der Adulten Altersklassen unterscheiden lassen. Um Beziehungen zwischen Grösse und Alter nach erfolgter Geschlechtsreife darstellen zu können, benützte ich die Wiederfänge markierter Kröten von Laichzeit zu Laichzeit. In Abb. 3 sind die Grössenfrequenzen aller ohne Auswahl in den Laichzeiten 1963—66 gemessenen Kröten als J0-Kurve eingetragen. Diese Kröten sind durchschnittlich n-jährig. Misst man die Wiederfänge von im Jahr J0 gemessenen Kröten im folgenden Jahr J1 wieder, so ergibt sich daraus eine J1-Kurve von durchschnittlich n+1-jährigen Kröten u. s. f. Die J3-Kurve besteht z. B. aus den in der Laichzeit 1965 gemessenen Wiederfängen aus der Laichzeit 1962 + den 1966 gemessenen aus der Laichzeit 1963.

Die J0—J4-Kurven zeigen, dass die Kröten nach der Geschlechtsreife noch weiter wachsen, was sich auch in den Durchschnittsgrössen der J1—J4-Gruppen (Tab. 3) und in den prozentualen Anteilen der Grössenklassen (Tab. 4) spiegelt.

Tabelle 3:

Zunehmende Durchschnittsgrössen von J0 bis J4

♂♂	♀♀
J0: 65,0 mm (n=4589)	78,4 mm (n=734)
J1: 66,5 mm (n=477)	78,0 mm (n=33)
J2: 67,3 mm (n=274)	79,3 mm (n=20)
J3: 68,0 mm (n=68)	82,2 mm (n=13)
J4: 70,9 mm (n=10)	

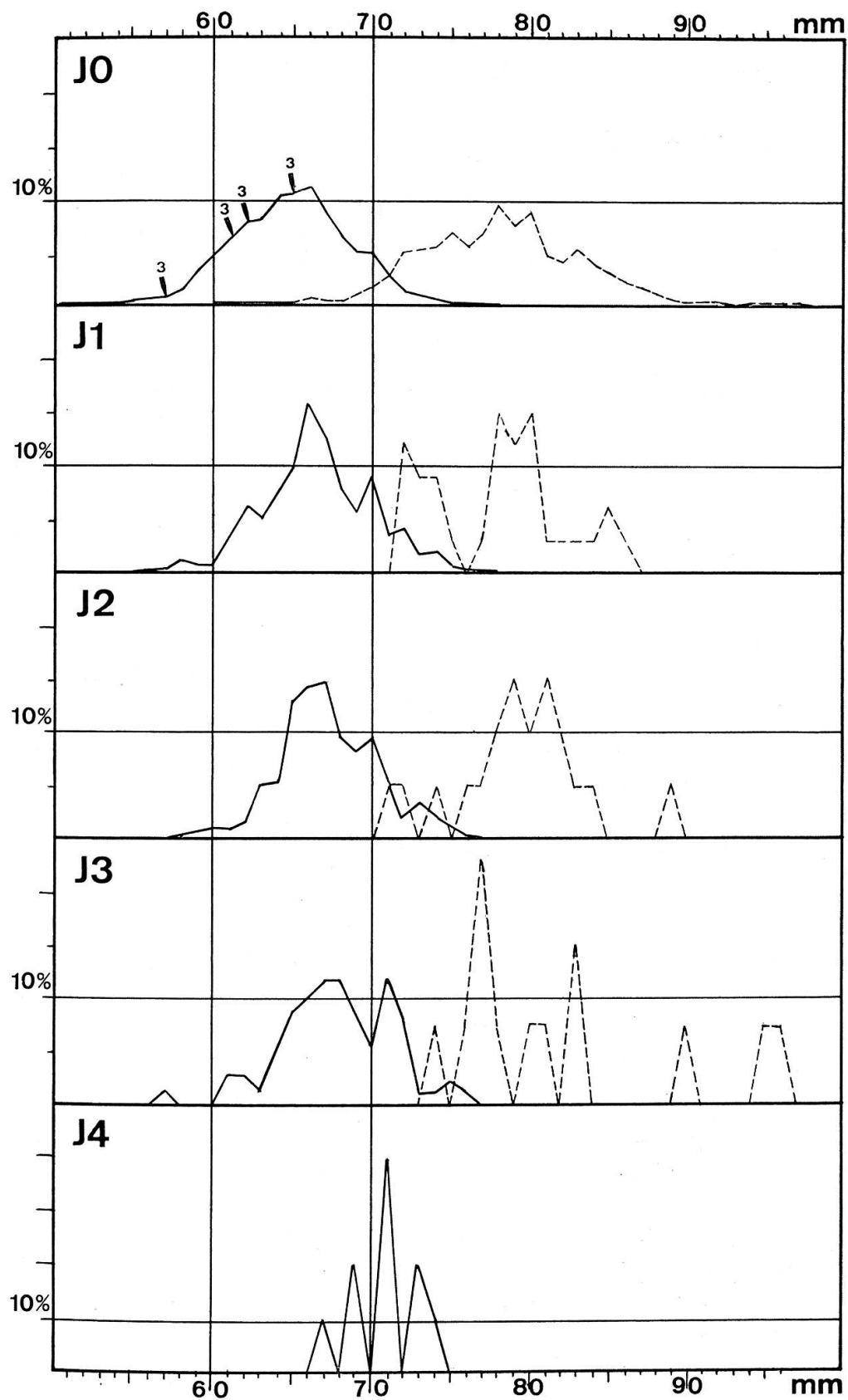


Abb. 3: Grössenfrequenzkurven in Prozenten für adulte σ^7 (durchgezogen) und σ^7 (gestrichelt). J0: Kurven sämtlicher ohne Auswahl in den Laichzeiten 1963—66 gemessener Kröten. Reiter auf der J0-Kurve: 3-jährige σ^7 . J1—J4: Grössenfrequenzen markierter Wiederfänge 1—4 Jahre nach der Markierung. Material in Tab. 3.

Tabelle 4:

Grössenklassen-Frequenzen in Prozenten der Jahresgruppen ($\sigma\sigma$)

	bis 60 mm	61—64 mm	65—69 mm	70 mm und mehr
J0:	11,7 %	33,1 %	42,9 %	12,2 %
J1:	3,8 %	23,1 %	51,8 %	21,4 %
J2:	2,2 %	13,5 %	60,2 %	24,1 %
J3:	1,5 %	13,2 %	51,5 %	33,8 %
J4:	0 %	0 %	30 %	70 %

Bei der J1-Kurve der $\sigma\sigma$, deren Individuen durchschnittlich $n+1$ -jährig sind, fehlen, im Unterschied zur J0-Kurve, Kröten unter 61 mm fast vollständig, und auch die Kröten von 61 bis 64 mm Länge sind prozentual schwächer vertreten. Die $\sigma\sigma$ der J1-Kurve sind nachweislich mindestens das zweite Mal am Laichplatz. Bei der fast vollständig ausfallenden Grössenklasse der bis 60 mm messenden und einem Teil der bis 64 mm messenden $\sigma\sigma$ wird es sich deshalb vorwiegend um einen das erste Mal am Laichplatz erscheinenden, eben geschlechtsreif gewordenen Jahrgang handeln.

Anhand der Wiederfänge von bei der Metamorphose markierten Jungen bei ihrem ersten Erscheinen am Laichplatz lässt sich die Grössenfrequenzkurve der $\sigma\sigma$ mit absoluten Alterszahlen eichen: die 4 nachweislich das erste Mal am Laichplatz erscheinenden $\sigma\sigma$ (Reiter auf der J0-Kurve) sind 3-jährig. Ihre Masse (58—65 mm) bestätigen, dass die in der J1-Kurve schwach vertretenen Grössenbereiche vorwiegend durch die das erste Mal geschlechtsaktiven $\sigma\sigma$ repräsentiert werden.

Vergleicht man die J1-Kurve mit der J2-Kurve, stellt sich heraus, dass noch bis zur 64-mm-Klasse die (in der J2-Kurve fehlenden) das zweite Mal am Laichplatz erscheinenden, mindestens 4-jährigen $\sigma\sigma$ dominieren. Die Spitze der J2-Kurve im 65- bis 67-mm-Bereich dürfte einen starken Anteil an $\sigma\sigma$ enthalten, die das 3. Jahr geschlechtsreif, also mindestens 5-jährig sind. Alle $\sigma\sigma$ der J3-Kurve sind nachweislich mindestens das 4. Jahr geschlechtsreif, also mindestens 6-jährig. Entsprechend der Überalterung der Gruppen nimmt der Anteil der $\sigma\sigma$ über 70 mm von J0 bis J4 prozentual zu (vgl. Tab. 4). Während das erste Mal mit 3 Jahren am Laichplatz erscheinende $\sigma\sigma$ in der Regel die Durchschnittsgrösse der $\sigma\sigma$ (65 mm) noch nicht erreichen, haben alle im Jahr J4 als mindestens 7-jährige gemessene 10 $\sigma\sigma$ die Durchschnittsgrösse überschritten.

Diese Korrelation zwischen Grösse und Alter geschlechtsreifer Kröten gestattet es z. B. bei Orientierungsexperimenten, bei denen die Rolle von Erfahrungen zur Diskussion steht, relativ reine Gruppen erstmals wandernder «Junioren» (bis 60 mm) und laichplatz erfahrener «Senioren» (über der Durchschnittsgrösse der Population) zu bilden.

Bei den ♀♀ ist es noch nicht möglich, Grössenklassen absoluten Alterszahlen zuzuordnen, weil keine ♀-Adultwiederfänge von bei der Metamorphose markierten Individuen vorliegen, und weil die Wiederfangraten der ♀♀ kleiner sind als die der ♂♂.

Die normale Grössenfrequenzkurve geschlechtsreifer Kröten (J0) ist merkwürdig: Da bekannt ist, dass bis ca. 64 mm vor allem die Jungadulten, das erste und zweite Jahr geschlechtsreif, zur Darstellung kommen, sieht es aus, als ob die Population überaltert wäre, denn in einer gleich gross bleibenden Population muss der Anteil der jüngeren Jahrgänge natürlich prozentual grösser sein als der der älteren (vgl. TESTER und BRECKENBRIDGES Untersuchungen an *Bufo hemiophrys*, 1964). Das Grössenfrequenzmuster dessen Spitze bei Grössenklassen liegt, die von den zuerst geschlechtsreif werdenden, 3-jährigen Kröten noch kaum erreicht werden, ist jedoch für die am Laichplatz fangbare *Bufo bufo*-Population normal: es trat bei den Populationen des Gattiker- und Waldweihers 1963—66 alljährlich in ähnlicher Form auf und war auch bei andern Populationen zu finden. Es kommt darin die Tatsache zum Ausdruck, dass ein bestimmter Jahrgang von ♂♂ auf ca. 3 Jahre verteilt in die Geschlechtsreife eintritt und deshalb nur ein Teil der 3- und 4-jährigen am Laichplatz fangbar ist. Die noch nicht geschlechtsreifen Individuen eines Jahrgangs bleiben in den Sommerquartieren im Wald zurück und erwachen erst nach der Laichzeit.

Die Gipfelbildung der J0-Kurve im 64- bis 66-mm-Bereich hat noch eine andere Ursache: wie die individuellen Messungen Adulter von Laichzeit zu Laichzeit zeigen (Abb. 5), wachsen nicht alle ♂♂ gleichmässig weiter; ein Teil bleibt gleichgross, und einzelne, besonders grössere Individuen werden sogar wieder kleiner. Ein ♂ ging z. B. vom Juli 1963 bis zur Laichzeit 1964 von 74 mm auf 70 mm zurück, wuchs bis zur Laichzeit 1965 wieder auf 72 mm, bis zur Laichzeit 1966 auf 73 mm heran. BELLIS (1961) fand bei *Rana sylvatica* ebenfalls, dass besonders grosse Individuen bei späteren Messungen kleiner waren, was er auf

Messfehler zurückführt. Nach meinen Beobachtungen kommt «negatives Wachstum» bei Anuren tatsächlich vor. Auch bei *Rana temporaria* werden einige grosse Individuen wieder etwas kleiner (HEUSSER, im Druck, b). Im Sommer 1965, der auf Grund von Magenfüllungsgrad-Untersuchungen (HEUSSER, im Druck, c) für die Ernährungslage ungünstig war, kommt negatives Wachstum besonders häufig vor. Auch im Terrarium werden grosse Individuen häufig kleiner. Dagegen, dass es sich dabei um reine Messfehler handelt, spricht auch der Umstand, dass kleinere Individuen dieses negative Wachstum nicht zeigen. Die Korrelation zwischen Alter und Grösse ist also besonders bei älteren Kröten nur locker; eine Altersfrequenz-Kurve der gesamten Population müsste von hohen Frequenzen der Jungen steil auf das Niveau der Geschlechtsreifen abfallen, aber langsamer als die Grössenfrequenzen nach rechts auslaufen.

Die Grössen- und Altersverhältnisse einer am Waldweiher neu entstandenen Population stützt diese Interpretationen der Grössenfrequenzkurve geschlechtsreifer ♂♂. Auf der Laichwanderung war die Strasse am Unterende des Waldweihers (16, Abb. 1) bis 1964 eine «tote Stelle»: die zu den im Oberende des Waldweihers gelegenen Laichplätzen 3 und 4 wandernden Kröten konzentrieren sich schon vor dem Erreichen des Weihers auf den Ort der Laichplätze, weshalb auf dem Strassenstück 17 viele anwandernde Kröten zu finden waren, auf 16 dagegen nur vereinzelte (HEUSSER, im Druck, a). 1961 wurde der Waldweiher wegen Reparaturen am Staudamm entleert, so dass die Laichplätze 3 und 4 trocken lagen und nur am Unterende eine Restpfütze bestehen blieb. Auf Grund der in ähnlichen Situationen gemachten Beobachtungen (HEUSSER, 1960) ist es wahrscheinlich, dass die Kröten im Jahr 1961 zuerst ihre alten Laichplätze 3 und 4 aufsuchten, da diese trocken lagen, dann aber dem am Grunde des Weiherbeckens fliessenden Krebsbach folgend zur Restpfütze am Unterende gelangten und diese als Ersatzlaichplatz benützten. Falls sich die Kröten tatsächlich so verhielten, wäre zu erwarten, dass die Generation 1961 beim Eintritt in die Geschlechtsreife ihren Geburtsort am Unterende des Waldweihers als Laichplatz aufsucht und nicht die alten, ab 1962 wieder benützbaaren Laichplätze 3 und 4. — Während der Laichwanderung 1964 waren auf 16 unter den wenigen hier anzutreffenden Kröten einige besonders kleine, unter 60 mm messende Jungadulte aufgefallen.

Im Frühjahr 1965 fanden sich auf 16 auffällig viele Kröten ein, wie das seit 1955, da ich die Wanderung beobachtete, nie vorkam. Dabei fiel sofort auf, dass es sich um unterdurchschnittlich kleine Individuen handelte, was die Messungen von 90 eingesammelten Kröten bestätigten (Abb. 4): der Durchschnitt aller auf 16 gesammelten Kröten liegt mit 62,6 mm ($n=90$) unter dem Durchschnitt der normalen J0-Gruppe von 65,0 mm und dem Durchschnitt am «Stammlaichplatz» 3 des gleichen Jahres von 65,2 mm. Auch im folgenden Jahr 1966 waren auf 16 wieder viele unterdurchschnittlich grosse Kröten zu finden; der Durchschnitt von 57 gemessenen ♂♂ liegt bei 62,7 mm. Dagegen nahm der Anteil der 60 mm und weniger messenden Individuen inzwischen von 33,3% auf 28,1% ab (in der Normalgruppe J0: 11,7%). Die Grössenfrequenzen zeigen, dass es sich bei den Kröten auf 16 nicht nur um eine neue, sondern auch um eine junge Population handelt.

Auf den beiden J0-Kurven der Kröten auf der Strasse 16 für die Jahre 1965 und 1966 (Abb. 4) ist erkennbar, wie sich vor dem Hintergrund der wenigen normalerweise hier wandernden Kröten durchschnittlicher Grösse eine junge Gruppe im 54- bis 62-mm-Bereich abhebt. Falls die Rekonstruktion des Entstehens dieser neuen Population (1961 = Geburtsjahr) valid ist, lässt sich aus den Befunden schliessen, dass 1964 erst vereinzelt 3-jährige geschlechtsreif waren, die meisten ♂♂ aber im 4. (1965) ein Teil wahrscheinlich erst im 5. (1966) Jahr geschlechtsreif wurde. Diesem über 3 Jahre gestaffelten Eintritt in die Geschlechtsreife müssen sehr unterschiedliche Wachstumsraten der Jungen entsprechen (vgl. p. 15). In der normalen J0-Kurve unserer Populationen sind dementsprechend im Bereich unter 65 mm starke Anteile bereits 4- und 5-jähriger ♂♂ enthalten, was durch die J1- und J2-Kurve bestätigt wird. Schon diese Grössenfrequenzanalysen lassen darauf schliessen, dass für *Bufo bufo* im Vergleich zu andern Arten eine durchschnittlich späte Geschlechtsreife, eine hohe Lebenserwartung und eine ungewöhnlich kleine Turnover-Rate charakteristisch sind.

Die *Form* der Grössenfrequenzkurve erlaubt also gewissermassen Aussagen über die Alterszusammensetzung und Geschichte einer Population. Die absolute Masse der Individuen müssen dagegen für jede Population neu bestimmt werden, da die Kröten selbst benachbarter Populationen verschiedene Durch-

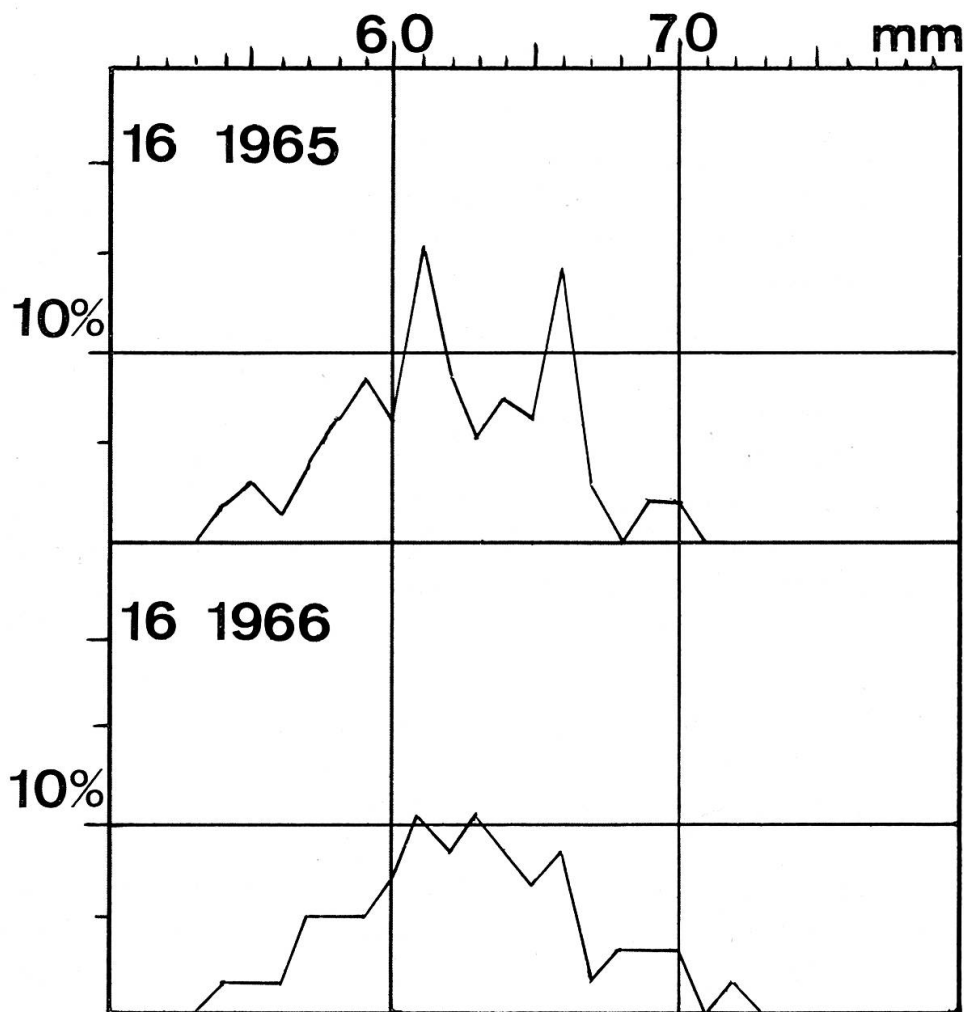


Abb. 4: Grössenfrequenzkurven der 1965 und 1966 auf Strasse 16 gesammelten ♂♂ (Prozentkurve).

schnittsgrössen erreichen können (vgl. FRAZER, 1966): I Durchschnittsgrössen zweier Populationen aus dem Churer Rhe tal (Malans und Untervaz) mit erheblich grösseren Kröten zweier Populationen vom Stadtrand Zürichs (Rämibühl u Klus; 9, resp. 9,5 km vom Gattikerweiher entfernt) mit etw grösseren Kröten und einer Population von Arth am Zuger; mit etwas kleineren Kröten als in Thalwil sind in Tab. 5 zusa mengestellt.

4. Wachstum und Geschlechtsreife

Eine 1961 geborene und metamorphosierte Kröte nenne : bis zum Einwintern im Herbst 1961 «frischmetamorphosier 1962 ist sie 1-jährig, 1963 2-jährig; sie erscheint z. B. als jährig im Frühjahr 1965 das erste Mal am Laichplatz.

Tabelle 5:

Vergleich der Durchschnittsgrößen verschiedener Populationen

	♂♂	♀♀
Thalwil:	65,0 mm (n=4589)	78,4 mm (n=734)
Malans	69,4 mm (n= 48)	90,2 mm (n= 9)
Untervaz:	71,3 mm (n= 52)	89,4 mm (n= 18)
Rämibühl:	66,5 mm (n= 169)	81,4 mm (n= 19)
Klus:	67,4 mm (n= 256)	81,4 mm (n= 86)
Arth:	64,3 mm (n= 56)	78,7 mm (n= 14)

Das Wachstum der Jungen ist wegen der kleinen Anzahl Wiederfänge im Jungen- und Subadultenbereich nur in groben Zügen bestimmbar.

In der Literatur wird das Wachstum und der Eintritt in die Geschlechtsreife wie folgt angegeben: DÜRIGEN (1896): frisch-metamorphosierte Junge messen durchschnittlich 10 oder 12 mm (p. 472), im Spätherbst 16—24, auch wohl 30 mm, 1-jährige messen 30—35 mm, 2-jährige 45 mm. Mit 4 Jahren sind sie geschlechtsreif, je nach Geschlecht 60—80 mm lang, wachsen noch weiter (p. 477 f.). ROSTAND (1947): 6 Wochen nach der Metamorphose messen sie 2 cm, 1-jährig 3 cm und wachsen jedes Jahr 1—2 cm. ♂♂ sind mit 3—4 Jahren, ♀♀ mit 4—5 Jahren geschlechtsreif (p. 201 f.). SMITH (1954, p. 106): Grösse bei der Metamorphose: 10—15 mm, im gleichen Herbst 20 mm, im folgenden Herbst 40 mm. Gehaltene Exemplare messen im Juni nach der Metamorphose 25—29 mm. Geschlechtsreif sind sie am Ende des 4. Jahres, ♂♂ wohl auch schon 3-jährig (sein kleinstes geschlechtsreifes ♂ mass nur 47 mm). DOTRENS (1963, p. 134): Geschlechtsreife mit 4—5 Jahren. BREHM (1892, p. 702): im 5. Jahr fortpflanzungsfähig.

Abb. 5 enthält die Masse aller gemessenen Jungen, die Grössenzunahme aller wenigstens zweimal gemessenen Subadulten und Adulten, das Wachstum der Frischmetamorphosierten im Sommer 1963 und der 4 Wiederfänge dieses Jahrgangs bei der Geschlechtsreife in der Laichzeit 1966. Die letztgenannten Wiederfänge belegen, dass ♂♂ unserer Populationen in 3 Jahren die Geschlechtsreife bei einer Körperlänge von 58—65 mm erreichen können. Dass es sich dabei um relativ wenige «Durchbrenner»

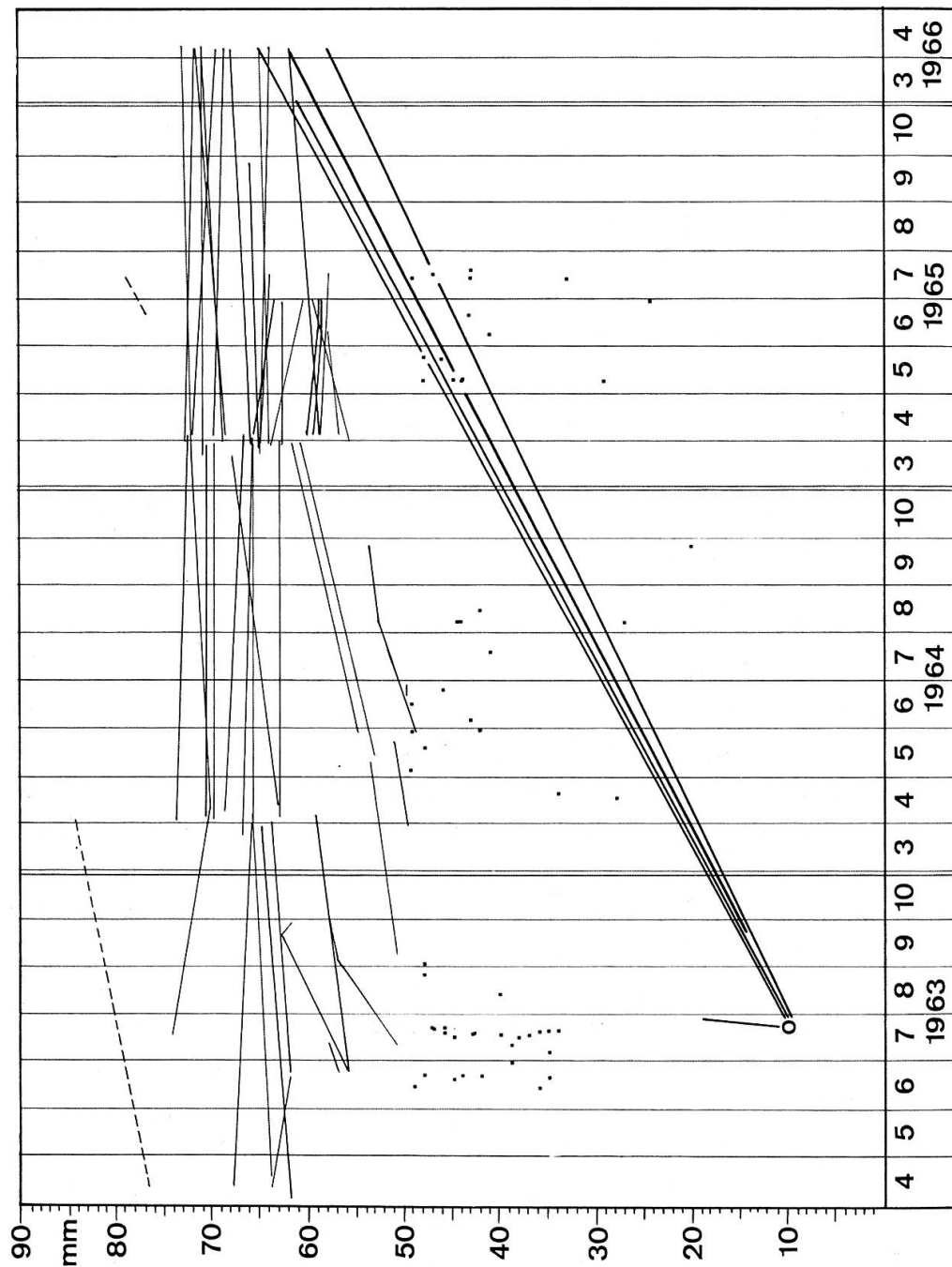


Abb. 5: Wachstum gemessener Wiederfänge. Durchgehende Linien = ♂♂. Gestrichelte Linien = ♀♀. Punkte = Masse nicht wiedergefangener Junger. Kreis = Metamorphosezeit und -grösse 1963. Skala der Abszisse = Monate 1963—66.

handelt, während die meisten ♂♂ erst mit 4 Jahren, ein Teil wahrscheinlich erst mit 5 Jahren das erste Mal am Laichplatz erscheint, wurde erwähnt (p. 9).

Diese zeitliche Staffelung des Eintritts in die Geschlechtsreife erklärt sich dadurch, dass die Wachstumsraten der Jungen

sehr unterschiedlich sind (Abb. 5). Die Masse von 217 im Sommer gemessenen Jungen und Subadulten streuen derart, dass sie sich nicht in eine bestimmte Jahrgangsfolge zwingen lassen. Sowohl die im April 1964 28 mm und 34 mm messenden Jungen als auch die Anfang August 1964 erst 28 mm grossen Jungen müssen dem Jahrgang 1963 angehören. Die Grössenunterschiede innerhalb eines Jahrgangs stellen sich schon während der Metamorphosezeit ein: wir massen im Sommer 1963 gleichzeitig 9—19 mm grosse Frischmetamorphosierte (Tab. 1). Nachzügler, die erst im September metamorphosieren, haben bereits einen Grössenrückstand von 15 mm auf die Julikröten, die im Herbst um 25 mm messen. Die Gruppe der 34—43 mm grossen Jungen im Juni/Juli 1963 gehört deshalb wahrscheinlich 2 Jahrgängen an. Der Jahrgang 1962 muss daran stark beteiligt sein, denn zwischen 34 mm und den im Juli 1963 Metamorphosierenden besteht eine Lücke. Bei gleichmässig fortschreitendem Wachstum während der Aktivitätsperiode (Mai—September) gelangt ein Teil im folgenden Sommer als 2-jährig an die Grenze der Subadulten im 45- bis 55-mm-Bereich. Von diesen können einzelne im Spätsommer pubertieren und erscheinen im folgenden Frühjahr mit 3 Jahren das erste Mal am Laichplatz. Die Wiederfänge gemessener Subadulten zeigen aber, dass das Wachstum im 50er-Bereich sehr unterschiedlich verläuft. Eine im September 1963 bereits subadulte Kröte kann u. U. erst im Frühjahr 1965 die 60er-Linie überschritten haben und am Laichplatz erscheinen. In dem für die Ernährungslage ungünstigen Sommer 1965 (vgl. HEUSSER, im Druck, c) wachsen die Subadulten im Durchschnitt kaum. Nur ein Teil der in einem Sommer die 50er-Linie überschreitenden Subadulten erscheint im folgenden Frühjahr schon am Laichplatz, denn der Anteil der 50—56 mm messenden Kröten ist in der Laichzeit sehr klein (Abb. 3). Auch die Prozentzahlen der Subadulten im Jahreslauf (Tab. 6) zeigen, dass nur ein Teil der 50—60 mm grossen Kröten schon pubertiert. Viele erscheinen erst mit 60—65 mm das erste Mal am Laichplatz. Diese Grösse dürften die meisten Kröten erst im 4. Jahr erreichen, denn das Durchwachsen des 50- bis 60-mm-Bereichs nimmt in der Regel ein volles Jahr in Anspruch.

Auch diese Indizien sprechen dafür, dass nur wenige ♂♂ schon im 3. Jahr — die meisten im 4., ein Teil erst im 5. Jahr geschlechtsreif ist.

Die Kröten, welche sich in einer Laichzeit das erste Mal am Laichplatz einfinden, wurden im Spätsommer des Vorjahres geschlechtsreif. Wie die Wiederfänge markierter Individuen zeigen, sind Kröten, die im Juni noch undefinierbaren Geschlechts, also Subadulte waren, im August und September teilweise ♂♂ mit Daumenschwielen und Abwehrlaut geworden. Gruppiert man den Anteil der Subadulten in Prozenten der in Perioden zu 2 Wochen gemachten Fänge für die gesamte Aktivitätszeit der Kröten (März bis Oktober), so ist ersichtlich, dass die Subadulten von der zweiten Julihälfte an zunehmend «verschwinden» (Tab. 6). Dieses Verschwinden spiegelt den Vorgang, dass die Gruppe der Subadulten im Spätsommer ♂♂ mit sekundären Geschlechtsmerkmalen entlässt. Vom März bis im Mai gibt es nur wenige Subadulte, weil die nicht fortpflanzungsaktiven Individuen erst nach der Laichzeit (März, erste Aprilhälfte) und nach einer Latenzperiode (zweite Aprilhälfte) aus der Winterpassivität erwachen (vgl. HEUSSER, im Druck, a). Individuen, die im Herbst noch als Subadulten gelten, können ♂♂ sein, die erst im folgenden Jahr pubertieren oder zukünftige ♀♀.

Tabelle 6:

Anteil der Subadulten an der Totalzahl der Fänge
der Jahre 1963—65 in Doppelwochen

Periode	n Adulte + Subadulte	n Subadulte	% Subadulte
15. 3.—29. 3.	1411	1	0,07
30. 3.—11. 4.	4827	—	0
12. 4.—25. 4.	2359	1	0,04
26. 4.—10. 5.	196	8	4,1
11. 5.—23. 5.	109	7	6,4
24. 5.— 6. 6.	211	17	8,1
7. 6.—20. 6.	297	38	12,8
21. 6.— 4. 7.	316	60	18,8
5. 7.—18. 7.	273	25	9,2
19. 7.— 1. 8.	165	10	6,7
2. 8.—15. 8.	177	8	4,5
16. 8.—29. 8.	334	7	2,1
30. 8.—12. 9.	148	3	2,0
13. 9.—26. 9.	298	2	0,7
27. 9.—10. 10.	212	4	1,9

Tabelle 7:
Wiederafang- und Überlebensraten in den Jahren J0—J4

	1962	1963	1964	1965	1966
n Markierte für Folge-Jahre					
1064 (942,122)	2046 (1768,278)	1480 (1223,257)	1125 (980,145)		
n Markierte für J0	1528 (1425,103)	895 (751,144)	830 (790, 40)	122 (117,5)	
WF-Rate J0	♂♂:22,7% ♀♀:18,4%	♂♂:22,6% ♀♀:18,1%	♂♂:17,6% ♀♀:15,0%	♂♂: 9,4% ♀♀:—	
Korrektionsfaktor	♂♂: 4,4 ♀♀: 5,4	♂♂: 4,4 ♀♀: 5,5	♂♂: 5,7 ♀♀: 6,7	♂♂:10,6 ♀♀:—	
M 1962 WF	♂♂:18,7% ♀♀: 2,5%	♂♂: 7,8% ♀♀: 3,3%	♂♂: 2,2% ♀♀:—	♂♂: 0,6% ♀♀:—	
KWF	♂♂:82,3% ♀♀:13,5%	♂♂:34,3% ♀♀:18,2%	♂♂:12,5% ♀♀:—	♂♂: 6,4% ♀♀:—	
M 1963 WF		♂♂:16,5% ♀♀: 9,0%	♂♂: 9,4% ♀♀: 4,3%	♂♂: 2,8% ♀♀:3,6%	
KWF		♂♂:72,6% ♀♀:49,5%	♂♂:53,6% ♀♀:28,8%	♂♂:29,7% ♀♀:—	
M 1964 WF			♂♂:14,9% ♀♀: 6,2%	♂♂: 4,3% ♀♀:4,7%	
KWF			♂♂:84,9% ♀♀:41,5%	♂♂:45,6% ♀♀:—	
M 1965 WF				♂♂: 4,4% ♀♀:0,7%	
KWF				♂♂:46,6% * ♀♀:—	

M = Markierungsjahr, WF = unkorrigierter Prozentsatz der Wiederafänge, KWF = korrigierter Prozentsatz der Wiederafänge. In Klammern: erste Zahl = ♂♂, zweite Zahl = ♀♀, ... = Wiederafang-Rate wegen Ringverlusten zu klein. Erklärungen im Text p. 18.

Die pubertierenden Kröten nehmen mit den Adulten zusammen im Spätsommer die Herbstwanderung in Richtung zum Laichplatz auf; die noch nicht pubertierenden der gleichen Gröszenklasse bleiben in den Sommerquartieren zurück.

5. Lebenserwartung und Turnover

Um die durchschnittliche Lebensdauer geschlechtsreifer Kröten und die Turnover-Zeit, d. h. die Zeit, die verstreicht, bis eine Gruppe von Kröten aus der Population verschwunden und durch andere ersetzt worden ist, zu bestimmen, muss man den realen Prozentsatz der Wiederfänge aus einer im Jahr J0 markierten Gruppe in den Folgejahren kennen. Die Anzahl der Wiederfänge aus den Vorjahren ist abhängig von der Anzahl markierter Kröten im Jahr J0 und von der Wiederfang-Chance in den Folgejahren. Wenn z. B. 1963 18,7% der 1962 markierten ♂♂ wiedergefangen werden und die Wiederfangrate der im Jahr 1963 markierten ♂♂ liegt für 1963 bei 22,7%, und man annimmt, dass während der 2—3 Wochen dauernden Laichzeit alle am Leben bleiben, so ist die Wiederfangrate aus dem Jahr 1962 mit dem Korrektionsfaktor 4,4 zu multiplizieren ($100:22,7$), so dass der reale Anteil der 1962 markierten ♂♂ im Jahr 1963 auf 82,3% geschätzt wird, vorausgesetzt, dass beide Gruppen die gleiche Wiederfang-Chance haben. Die in einer Laichzeit markierten Kröten wurden teils als Kontrollgruppen an den Laichplätzen, teils in Verfrachtungsversuchen verwendet; die Kröten der verschiedenen Verfrachtungsgruppen haben für das Jahr J0 und für die Folgejahre unterschiedliche Wiederfang-Chancen. Kröten, die 1 km und weiter verfrachtet wurden und deren Wiederfang-Chance gering ist, liess ich ausser Betracht. Kröten, die am Ende einer Laichzeit markiert wurden, haben im Markierungsjahr J0 eine zu kleine Wiederfang-Chance, für die Folgejahre jedoch eine normale. Sie fallen deshalb für die Berechnung der Wiederfangrate im Jahr J0 weg, werden aber für die Wiederfang-Raten J1—J4 verwendet. Deshalb ist in Tab. 7 die Zahl der Markierten für die Folgejahre immer grösser als für das Markierungsjahr J0. 1966 ist die Wiederfang-Rate für ♂♂ und ♀♀ aus dem Jahr 1965 zu tief, weil die in diesem Jahr versuchsweise zur Markierung verwendeten Taubenringe teilweise abgefallen waren. 1966 wird deshalb in Tab. 8 nicht als J1-Rate aufgenommen.

Tabelle 8:
Korrigierte durchschnittliche Überlebensraten

	♂♂	♀♀
J0:	100 %	100 %
J1:	79,9 %	34,8 %
J2:	44,5 %	23,5 %
J3:	21,1 %	zuwenig
J4:	6,4 %	Material

Weil man auf Grund der Beobachtungen in den Sommerquartieren (HEUSSER, im Druck, a) schliessen kann, dass wohl alle geschlechtsreifen ♂♂ alljährlich zum Laichplatz kommen, darf man die korrigierte Wiederfang-Rate der ♂♂ mit der Überlebensrate gleichsetzen. Die angegebenen Prozentsätze sind als Schätzungen zu verstehen, weil es schwierig ist, Gruppen mit vergleichbaren Wiederfang-Wahrscheinlichkeiten zu wählen und weil der Korrektionsfaktor relativ gross ist. Die Überlebensraten für J1 und J2 dürften ziemlich valid sein, weil hier die Wiederfangraten dreier Jahre gemittelt werden können.

FRAZER (1966) hat in einer *Bufo bufo*-Population in England für das Jahr J1 eine Wiederfangrate von 11 % — nur einmal 17 % — festgestellt und setzt die Wiederfangrate mit der Rate real anwesender Kröten aus dem Vorjahr gleich, woraus er schliesst, dass die meisten in einem Jahr fangbaren Kröten Neadulte seien, obschon sie eigentlich zu gross sind im Vergleich zu nachweislich älteren Kröten. Schon der Umstand, dass die das erste Mal am Laichplatz erscheinenden Kröten noch nicht die Durchschnittsgrösse der Population erreichen (p. 8), beweist, dass der Anteil der in einem Jahr neu zur Adultpopulation stossenden Kröten viel kleiner ist, als es FRAZER annimmt. Meine unkorrigierten Wiederfang-Raten lagen in allen Jahren (ausser 1966 wegen der Ringverluste) über 11 %. Meine korrigierten Wiederfang-Raten sind noch im Jahr J3 rund doppelt so hoch wie FRAZERs angenommene Überlebensrate im Jahr J1. Von gewissen Untergruppen der 1962 markierten ♂♂ erzielte ich 1963 (J1) sogar unkorrigiert bis 50 % Wiederfänge. Die korrigierte durchschnittliche Wiederfang-Rate im Jahr J1 (rund 80 %) zeigt,

und die Grössenfrequenzkurven bestätigen es, dass der grösste Teil der in einem Jahr fangbaren Kröten schon im Vorjahr am Laichplatz war.

Bei den ♀♀ kann die korrigierte Wiederfang-Rate der Folgejahre nicht mit der Überlebensrate gleichgesetzt werden. Ihr starkes Absinken vor allem von J0 zu J1 bedeutet vielmehr, dass die meisten ♀♀ nicht in zwei aufeinanderfolgenden Jahren zum Laichplatz gehen.

Da die ♂♂ im Jahr J0 mindestens 3—4 Jahre alt sind (= Anteil der das erste Mal wandernden), kann man schliessen, dass rund 80% der ♂♂, welche die Geschlechtsreife erreichen, mindestens 4- bis 5-jährig werden, 44,5% 5- bis 6-jährig, 21,1% 6- bis 7-jährig und 6,4% mindestens 7- bis 8-jährig. Von den 1962 markierten Kröten fand ich bei Stichproben im Frühjahr 1967 noch einzelne Wiederfänge; diese sind mindestens 8- bis 9-jährig. Von den in früheren Versuchen, 1955 und 1956 markierten Kröten lag im Jahr 1962 noch je 1 Wiederfang vor; diese Kröten wurden also mindestens 9- bis 10-, resp. 10- bis 11-jährig. Dass eine Erdkröte 36 Jahre alt wird, wie aus der vielzitierten Beobachtung von PENNANT in BREHM (1892, p. 702) hervorgeht, dürfte im Freien äusserst selten vorkommen.

Nach den Überlebensraten zu schliessen, liegt die Turnover-Zeit für geschlechtsreife Kröten bei 4—5 Jahren; die Turnover-Rate (ODUM, 1959, p. 38) liegt bei 20—25% pro Jahr. Der Turnover der Adulten dauert demnach etwa gleich lang wie die Phase von der Geburt bis zur Geschlechtsreife (3—5 Jahre für ♂♂). In der Gesamtpopulation dauert die Turnover-Zeit 8—10 Jahre.

6. Vergleich mit andern Arten und Diskussion

Die ♂♂ des Grasfrosches, *Rana temporaria*, erscheinen mit 3 Jahren das erste Mal am Laichplatz (HEUSSER, im Druck, b, vgl. FISCHER-SIGWART, 1897, WITSCHI, 1924, 1925). Der Wasserfrosch, *Rana esculenta*, ist mit 3 Jahren geschlechtsreif (COCHRAN und WERMUTH, 1961), ebenso das ♀ von *Rana sylvatica*, das ♂ schon mit 2 Jahren (BELLIS, 1961). *Rana clamitans* erreicht nach WHITAKER (1961) noch im ersten Jahr 58 mm und wird im Sommer nach der Metamorphose (1-jährig) geschlechts-

reif, verpaart sich aber erst im folgenden Sommer (2-jährig) das erste Mal (MARTOF, 1956). Nach COCHRAN und WERMUTH (1961) sind *Eleutherodactylus ricordi planirostris* und *E. guentheri* sowie verschiedene *Dendrobates*-Arten schon mit 1 Jahr geschlechtsreif. Laboraufzuchten von *Hyla femoralis* × *H. versicolor* Hybriden begannen am 116. Tag zu rufen (PYBURN, 1960). Ein von SAVAGE (1935) gehaltenes *Bombina variegata*-♂ verpaarte sich mit 3 Jahren, zeigte aber schon im Alter von 1 Jahr Sexualverhalten.

Bufo valliceps ist mit 1 Jahr geschlechtsreif (BLAIR, 1953, 1960). Der von TESTER und BRECKENRIDGE (1964) eingehend untersuchte *Bufo hemiophrys* erreicht die Geschlechtsreife im 2. Sommer, hat aber erst in der folgenden Saison mit 2 Jahren die erste Gelegenheit zur Paarung. Die Grössenfrequenzen der aus den Winterquartieren erscheinenden Kröten zeigen ein steiles Abfallen von den 25—30 mm messenden, ca. ¾-jährigen Jungen auf die Frequenzen der Adulten. In der Gesamtpopulation kommen 4,24—14,24 Junge auf eine adulte Kröte, wobei die erste Zahl abnorm tief ist. Dies spricht für eine grosse Turnover-Rate pro Jahr bei *Bufo hemiophrys*. — TURNER (1959) fand von 37 markierten Individuen einer kleinen, isolierten *Bufo punctatus* Population, die das ganze Jahr in Wassernähe bleibt, im folgenden Jahr 15 (=40,5%) Überlebende.

Es scheint bei Anuren eine Beziehung zwischen dem Geschlechtsreife-Alter einer Art und ihrer Turnover-Rate pro Jahr zu bestehen, indem bei früh geschlechtsreif werdenden Arten ein bestimmter Jahrgang einen wesentlich grösseren Teil der Adultenpopulation zu ersetzen hat als bei spät geschlechtsreif werdenden Arten. Die Erdkröte, *Bufo bufo*, zeigt unter den bisher untersuchten Anuren-Arten ein besonders langsames Wachstum, eine spät erreichte Geschlechtsreife und eine kleine Turnover-Rate/Jahr mit entsprechend hoher durchschnittlicher Lebenserwartung. Möglicherweise neigen Arten, die sich ausserhalb der Laichzeit weit vom Brutgewässer entfernen (*Bufo bufo*, *Rana temporaria*) zu einem langsameren Generationenwechsel als Arten, die sich das ganze Jahr über in der Nähe des Laichbiotops aufhalten.

Nach Abschluss des Manuskriptes sah ich die Arbeit von FLINDT und HEMMER (1968) über die Populationsdynamik von *Bufo calamita*. Ihre Interpretation von Grössenfrequenzen und markierten Wiederfängen im Jahr J1, nach denen zu schliessen

pro Jahr etwa 15% neu geschlechtsreife Individuen zur Adultenpopulation stossen und geschlechtsreife ♀♀ im Mittel noch 5—10 Jahre leben sollen, spricht für eine kleine Turnover-Rate/Jahr und eine hohe Lebenserwartung dieser Art und gegen die eben erwähnte Spekulation, denn *Bufo calamita* erreicht die Geschlechtsreife früher als *Bufo bufo* und entfernt sich nicht regelmässig weit vom Laichgewässer. Dieser Widerspruch kommt im Zusammenhang mit eigenen Grössenfrequenzuntersuchungen an *Bufo calamita* (in Vorbereitung) zur Diskussion.

7. Todesursachen

Die Lebenserwartung geschlechtsreifer Erdkröten ist im Vergleich zu andern Arten hoch, die Turnover-Rate pro Jahr klein. Dennoch ist es bis jetzt unmöglich, das Ausscheiden von jährlich 20—25% der nach verschiedenen Methoden auf 15 000—20 000 adulte Individuen geschätzten Populationen des Gattiker- und Waldweihers zu erklären, wenn man nicht annehmen will, dass die meisten Abgänge dem physiologischen Alterstod erliegen. Die bekannten Todesarten in diesen Populationen beschränken sich auf Einzelfälle, die gegenüber der realen Todesrate kaum ins Gewicht fallen.

In den Sommerquartieren im Wald fand ich nie eine tote Kröte ausser einzelnen Zertretenen und Überfahrenen; ein ♀ wurde wahrscheinlich von einem Reh zertreten. — In der Laichzeit *ertrinken* mehr ♀♀ als ♂♂, weil sich bis zu 12 ♂♂ an ein ♀ hängen können, das dann ertrinkt. Da ertrunkene Kröten auffallen, glaube ich am Laichplatz 1 in den Laichzeiten 1963—66 die meisten gefunden zu haben; es waren 1963 12 (1 ♂, 11 ♀♀) und 1965 2 ♀♀.

Bei manchen Populationen fällt heute der *Strassentod* auf der Laichwanderung ins Gewicht. MOORE (1954, unpubl. Ms.) fand, dass die Anzahl der auf einem bestimmten Strassenstück in England auf der Laichwanderung überfahrenen Kröten von 500 im Jahr 1950 auf 1 im Jahr 1961 sank, weil die Population durch den Strassentod ausschlaggebend dezimiert wurde. — In unserem Gebiet werden in der Strassenkurve 57/5 und auf der Kreuzung 57/58 (Abb. 1) im Frühjahr einige Dutzend Kröten vor allem auf der Abwanderung vom Laichplatz überfahren; am meisten waren es 1963: mindestens 22 Kröten wurden auf der Anwan-

derung, mindestens 74 auf der Abwanderung vom Laichplatz überfahren. Auf den mit Fahrverbot belegten Waldwegen gibt es nur wenige Überfahrene.

Nach der Laichzeit fand ich am Gewässerrand vereinzelte tote ♂♂ mit aufgeblähten Lungen, deren Todesursache unbekannt ist. Wenn das Tier ballonartig aufgebläht ist, handelt es sich wahrscheinlich um Lungenrisse angefahrener Tiere.

Natürliche Feinde: In der Laichzeit findet man auf dem schwimmenden Schilf des Vorjahres und am Ufer einzelne verhackte und ausgeweidete Kröten: 1963 1 ♂ und 1 ♀, 1964 und 1965 je 1 ♂. Der Feind wurde nicht festgestellt; da aber 2 Kadaver über 80 cm tiefem Wasser auf totem Schilf lagen, kommt am ehesten der Graureiher (*Ardea cinerea*) in Frage.

Im Rheintal sah ich in der Nachlaichzeit im Mai eine frisch-gefangene Ringelnatter (*Natrix natrix helvetica*) ein *Bufo bufo* ♂ erbrechen, was auch WEBER (1965) und LIERATH (1966) je einmal beobachteten. LIERATHs Ringelnattern spezialisierten sich im Terrarium auf Kröten. Die Ringelnatter wird auch in der Literatur als Feind angegeben; sie fällt aber als Feind kaum ins Gewicht, weil sie ans Wasser gebunden ist und erst nach Abschluss der Laichzeit der Erdkröte erwacht, wenn sich die meisten Kröten vom Laichgewässer zurückgezogen haben.

Unter den tagaktiven Vogelarten kommt die Krähe (*Corvus corone*) als potentieller Feind in Betracht; sie scheinen die auf Strassen anfallenden Krötenkadaver wegzuräumen. Lebenden Kröten könnte sie höchstens in teilweise tagsüber wandernden Populationen zusetzen (vgl. DOTRENS, 1963, p. 134); unsere Kröten wandern ausschliesslich nachts. — Unter den nachtaktiven Raubvögeln kommen bei uns der Waldkauz (*Strix aluco*) und (seltener) die Waldohreule (*Asio otus*) vor. Sie könnten theoretisch am ehesten als regelmässig die nachts umherziehenden Erdkröten jagende Feinde in Betracht kommen. Die Gewölluntersuchungen von UTTENDÖRFER (1952) brachten bei der Waldohreule keine Kröten zutage; beim Waldkauz sind sie im Gegensatz zu Fröschen äusserst selten; «sie werden vom Waldkauz offenbar gemieden» (p. 145), was UTTENDÖRFER auf das Hautgift zurückführt. KRAPP (1964) fand bei Gewöllen von *Asio otus* Reste eines Bufoniden, die jedoch nicht sicher zum Gewöll gehörten.

Vor carnivoren Säugern wäre die Erdkröte durch ihr Giftsekret weitgehend geschützt, wenn man die an Hunden beobachtete Schockwirkung beim Erfassen einer Kröte auf freilebende einheimische Arten übertragen darf (DOTTRENS, 1963, p. 134). Als Ausnahme nennt DOTTRENS nach Beobachtungen von GUERIN den (bei uns nicht vorkommenden) Fischotter (*Lutra lutra*). Nordamerikanischen Bufoniden kann der Waschbär (*Procyon lotor*) gefährlich werden (TESTER und BRECKENRIDGE, 1964), der mit einer speziellen Technik z. B. *Bufo alvarius* auf den Rücken legt, mit den Krallen aufreißt und ausfrisst, ohne die Haut ins Maul nehmen zu müssen, während Hunde vom Gift getötet werden können (WRIGHT, 1966). BRECKENRIDGE und TESTER (1961) nennen auch den amerikanischen Dachs (*Taxidea taxus*) als Feind; bei uns könnte *Meles meles*, der gut vertreten ist, eine Rolle spielen (keine Befunde). Hermelin (*Mustela erminea*), Mauswiesel (*Mustela nivalis*), Marder (*Martes foina* und *M. martes*) und Iltis (*Mustela putorius*) kommen bei uns so vereinzelt vor (wir sahen auf 170 Nachtkontrollfahrten in den Sommerquartieren keine), dass sie als potentielle Feinde kaum ins Gewicht fallen (keine Befunde). Bei allen genannten Musteliden sind bei BAUMANN (1949) Frösche in der Beuteliste aufgeführt, nicht aber Kröten. SENGLAUB (1964) hat dagegen beobachtet, dass der Marderhund (*Nyctereutes procyonides*) Erdkröten sucht und bevorzugt frisst und zwar samt der Haut. Er sondert dabei wohl besonders viel Speichel ab, nimmt aber keinen Schaden. Die Beobachtungen an Haushunden dürfen also nicht ohne weiteres auf andere carnivore Säuger übertragen werden. — Streunende Hauskatzen, die wir auf den Nachtkontrollfahrten im Wald öfters sahen, fangen an Gartenweihern Grasfrösche, ich sah sie aber nie Kröten fangen.

Es ist somit kein Feind bekannt, der mit einer gewissen Regelmässigkeit Kröten fressen würde wie z. B. die Ringelnatter den Wasserfrosch. Bei den wenigen bekannten Fällen, da die Erdkröte zur Beute wird, hat man den Eindruck des Zufälligen oder der Ausnahme.

Parasiten: *Lucilia bufonivora*, von der gewisse *Bufo bufo*-Populationen befallen sind (ROSTAND, 1947, p. 64 ff., JUNGFER, 1954) fehlt in unsern Populationen. K. MEISTERHANS (münd-

lich) fand bei Dübendorf, 15 km von Thalwil entfernt, die nächstgelegene Befallstelle.

Dagegen sind unsere Kröten stark von Darmparasiten befallen. Unter 37 (19♂♂, 18♀♀) in der Laichzeit ertrunkenen oder überfahrenen Kröten, die wir auf Makroparasiten untersuchten, waren 29 (16 ♂♂, 13 ♀♀) befallen, 8 (3 ♂♂, 5 ♀♀) frei davon. Es handelt sich vor allem um die Arten *Acanthocephalus ranae*, *Oswaldocruzia filiformis* und *Nematotaenia dispar* (vgl. ELKAN, 1960), von denen die dritte Art gefährlich ist, weil sie den Darm verstopfen kann, was zu Entzündungen führt. Während der Laichzeit verloren manche ♀♀ solche Parasiten in Versuchskäfigen, und bei einzelnen ♂♂ traten sie auf der Wanderung büschelweise aus. Ob diese Darmparasiten im Freien einen merklichen Einfluss auf die Todesrate nehmen, ist unbekannt.

Die Überwinterung könnte für die Kröten ein kritisches Stadium sein. Der aussergewöhnlich kalte Winter 1962/63 hat den Kröten, nach der Wiederfangrate im Frühjahr 1963 zu schliessen, nicht mehr zugesetzt als andere Winter. Gefährlicher scheinen Kälteeinbrüche zu sein, die die Kröten im Frühjahr nach begonnener Aktivität überraschen. Nachdem die Kröten im frühwarmen Februar 1966 aktiv geworden waren, mussten sie sich wegen tiefen Temperaturen und Schneefall im März wieder zurückziehen. Als sie nach der Frostperiode das zweite Mal hervorkamen, fiel auf, dass manche Individuen frisch absterbende distale Phalangen an der 4. (längsten) und 5. Zehe hatten — das waren wahrscheinlich Frostschäden. TESTER und BRECKENRIDGE (1964) beobachteten, dass die in lockeren Erdhügeln überwinternden *Bufo hemiophrys* während der Winterruhe in Anpassung an die Eiszone Vertikalbewegungen zeigen, aber auch über längere Zeit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt überstehen. Bei der Erdkröte ist das Verhalten im Winter noch unerforscht. — Die Frage nach der Todesursache von 20—25% der Adultpopulation bleibt weitgehend offen.

Zusammenfassung

In einer 5-Jahr-Studie an der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.) werden anhand von 16 211 Fängen, von denen 11 345 markiert und 6 587 gemessen wurden, Grössenfrequenzen und Populationsdynamik dieser Art untersucht:

1. Die Jungen werden beim Ausschwärmen vom Brutgewässer nach der Metamorphose mit zunehmendem Abstand vom Weiher grösser. Dies spricht für eine gerichtete Abwanderung.
2. Es werden ♂♂, ♀♀, Subadulte und Junge unterschieden. Ein Geschlechtsindex (Körperlänge/Fusslänge) erreicht bei den ♂♂ den Durchschnittswert von 2,04; bei den ♀♀, Subadulten und Jungen liegt er bei 2,26 bis 2,39.
3. Auf einer Grössenfrequenzkurve der Adultenpopulation lassen sich auf Grund der Wiederfänge markierter Kröten von Laichzeit zu Laichzeit Altersklassen in groben Zügen unterscheiden. Die Grössenfrequenzkurve lässt sich mit Wiederfängen bekannten Alters aus der Metamorphosezeit auf absolute Alterszahlen eichen. Erstmals mit 3—4 Jahren am Laichplatz erscheinende ♂♂ erreichen die Durchschnittsgrösse der ♂♂ (65,0 mm) noch kaum. Alte, mindestens 7- bis 8-jährige ♂♂ haben die Durchschnittsgrösse überschritten. Die Grössenfrequenzen einer «neuen» Population bestätigen diese Befunde. Verschiedene Populationen erreichen unterschiedliche Durchschnittsgrössen.
4. Die Kröten wachsen im Anschluss an die Metamorphose schnell; nach 2—3 Jahren wird das Stadium der Subadulten (50—60 mm) erreicht. Mit 3 Jahren sind die ersten, mit 4 Jahren die meisten ♂♂ geschlechtsreif. Die Kröten wachsen unterschiedlich schnell; einige werden auch wieder kleiner. Der Eintritt in die Geschlechtsreife erfolgt im Spätsommer.
5. Nach extrapolierten Wiederfang-Raten leben noch rund 80 % der adulten ♂♂ im Jahr nach der Markierung (J1), 44,5 % im Jahr J2, 21,1 % im Jahr J3 und 6,4 % im Jahr J4. Die älteste markierte Kröte wurde mindestens 10- bis 11-jährig. In 4—5 Jahren wechselt der Bestand der Adulten, in 8—10 Jahren die Gesamtpopulation fast vollständig.
6. Im Vergleich mit andern Arten wird *Bufo bufo* spät geschlechtsreif, hat eine hohe Lebenserwartung und eine niedere Turnover-Rate pro Jahr.
7. Das Ausscheiden von ca. 20—25 % adulter Individuen aus der Population pro Jahr lässt sich nicht durch die zufälligen bisher bekannten Todesursachen erklären. Besonders das Verhalten im Winter sollte besser bekannt sein.

Summary

In a five-year-study of the common toad, *Bufo bufo* (L), comprising 16 211 captures, of which 11 345 were marked and 6 578 measured, frequencies of size and population dynamics of this species were examined.

1. Metamorphosed toads, when swarming out from the breeding site, are growing in size with increasing distance from the pond. This is indicative for directed exodus.
2. There were distinguished ♂♂, ♀♀, subadults and young ones. A sex index (body-length/length of foot) attains with the ♂♂ 2,04; with the ♀♀, subadults and young ones it varies from 2,26 to 2,39.
3. On the frequency of size curve of the adults age classes may roughly be distinguished, based on recaptures of marked individuals from spawning period to spawning period. The curve of size frequencies may be gauged for absolute age by means of recaptures of known age from the period of metamorphosis. ♂♂, appearing for the first time with 3—4 years at the breeding place, hardly attain the medium size of ♂♂ (65,0 mm). Old ♂♂, at least 7—8 years of age, transgress the medium size. The size frequencies of a «new» population confirm these findings. Different populations attain differing medium sizes.
4. Toads are growing fast after metamorphosis; but only after 2—3 years the state of subadults (50—60 mm) is reached. With 3 years the first ones, with 4 years most ♂♂ are sex mature. Toads are growing with differing speeds. Some are even growing smaller. The beginning of sex maturity starts in late summer.
5. Recapture rates indicate that about 80% of ♂♂ are still living a year after marking (J1), 44,5% in the following year (J2), 21,1% in the year J3 and 6,4% in the year J4. The oldest marked toad reached at least the age of 10—11 years. Turnover in the adult-population takes 4—5 years, in the entire population 8—10 years.

6. In comparison with other species *Bufo bufo* is of late maturity, has a high expectation of life and a low turnover rate/year.
7. The elimination of about 20—25%/year of the adult population cannot be explained by the casual causes of death known so far. Especially the behaviour in winter should be better known.

LITERATUR

- BAUMANN, F. (1949): Die freilebenden Säugetiere der Schweiz. Bern.
- BELLIS, E. D. (1961): Growth of the wood frog, *Rana sylvatica*. *Copeia* 1961, 74—77.
- BLAIR, W. F. (1960): A breeding population of the mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. *Ecology* 41, 165—174.
- BRECKENRIDGE, W. J. and J. R. TESTER (1961): Growth, local movements and hibernation of the manitoba toad, *Bufo hemiophrys*. *Ecology* 42, 637—646.
- BREHM, A. E. (1892): Die Kriechtiere und Lurche. Leipzig und Wien, 825 p.
- COCHRAN, D. M. und H. WERMUTH (1961): Amphibien (Knaurs Tierreich in Farben 6). München und Zürich, 228 p.
- DOTTRENS, E. (1963): Batraciens et Reptiles d'Europe. Neuchâtel, 261 p.
- DÜRIGEN, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg, 676 p.
- ELKAN, E. (1960): The common toad (*Bufo bufo* L.) in the laboratory. *Brit. Journ. Herpet.* 2: 177—182.
- FISCHER-SIGWART, H. (1897): Biologische Beobachtungen an unsern Amphibien. I. Der Taufrosch. *Rana fusca*, Roesel. *Vierteljahresschr. Nat. Forsch. Ges. Zürich* 42, 238—316.
- FLINDT, R. und H. HEMMER (1968): Beobachtungen zur Dynamik einer Population von *Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur. *Zool. Jb. Syst.* 95: 469—476.
- FRAZER, J. F. D. (1966): A breeding colony of toads (*Bufo bufo* [L.] in Kent. *Brit. Journ. Herpet.* 3, 236—253.
- HEUSSER, H. (1960): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz II. *Behaviour* 16: 93—109.
- im Druck, a: Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Wanderungen und Sommerquartiere. *Rev. Suisse Zool.* 75.
- im Druck, b: Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches, *Rana temporaria* L. an einem Gartenweiher. *Salamandra*.
- im Druck, c: Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Der Magenfüllungsgrad in Abhängigkeit von Jagdstimmung und Wetter. *Sitzungsber. Ges. Nat. forsch. Fr. Berlin*.
- JUNGFER, W. (1954): Die einheimischen Kröten. Wittenberg/Lutherstadt, 40 p.
- KRAPP, F. (1964): Die Zwergmaus *Micomys minutus* (Pallas, 1778), ein für die Westschweiz neues Säugetier. *Soc. Frib. Sci. Nat.* 54, 5—9.
- LIERATH, W. (1966): Ein Beitrag zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). *Aquaria* 13: 25—31.

- MARTOF, B. S. (1956): Growth and development of the green frog, *Rana clamitans*, under natural conditions. *Amer. Midl. Nat.* 55: 101—117.
- MOORE, H. J. (1954): Some observations on the migration of the toad (*Bufo bufo bufo*). *Brit. Journ. Herpet.* 1, 194—224.
— unpubl. Ms.: Autumn movements of the toad (*Bufo bufo bufo*).
- ODUM, E. P. (1959): *Fundamentals of ecology*. Philadelphia u. London, 546 p.
- PYBURN, W. F. (1960): Hybridization between *Hyla versicolor* and *Hyla femoralis*. *Copeia* 1960, 55—56.
- ROSTAND, J. (1947): *La vie des crapauds*. Paris, 220 p.
- SAVAGE, R. M. (1935): The breeding age of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata variegata*, Linn. *Nature*, 135, 1074.
- SENGLAUB, K. (1964): Erdkröten (*Bufo bufo* L.) als Nahrung des Marderhundes (*Nyctereutes procyonides* Gray). *Zool. Garten NF.* 29, 86.
- SMITH, M. (1954): *The british amphibians and reptiles*. London, 322 p.
- TESTER, J. R. and W. J. BRECKENRIDGE (1964a): Population dynamics of the manitoba toad, *Bufo hemiophrys* in northwestern Minnesota. *Ecology* 45, 592—601.
— (1964) b: Winter behavior patterns of the manitoba toad, *Bufo hemiophrys*, in northwestern Minnesota. *Ann. Acad. Sci. Fennicae A IV* 71/73, 423—431.
- TURNER, F. B. (1959): Some features of the ecology of *Bufo punctatus* in Death Valley, California. *Ecology*, 40, 179—181.
- UTTENDÖRFER, O. (1952): *Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen*. Stuttgart, 230 p.
- WEBER, B. (1965): Kröten als Tiernahrung. *Zool. Garten, NF.* 31, 266.
- WHITAKER, J. O. (1961): Habitat and food of mouse-trapped young *Rana pipiens* and *Rana clamitans*. *Herpetologica*, 17, 173—179.
- WITSCHI, E. (1924): Die Entwicklung der Keimzellen der *Rana temporaria* L. I. Urkeimzellen und Spermatogenese. *Z. Zellen- u. Gewebelehre* 1, 523—561.
— (1925): Hermaphroditismus und Geschlechtertrennung bei den Wirbeltieren. *Naturwiss.* 13, 877—882.
- WRIGHT, J. W. (1966): Predation on the colorado river toad, *Bufo alvarius*. *Herpetologica*, 22, 127—128.

Adresse des Verfassers:

Dr. H. Heusser, 8127 Forch-Zürich (Schweiz).

