

# Zur Populationsdynamik der Kreuzkröte, *Bufo calamita* LAUR.<sup>1</sup>

Von

H. HEUSSER und K. MEISTERHANS  
(Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich)



Abb. 1. Dieser Ausschnitt aus der Kiesgrube bei Weiningen, Zürich, zeigt etwa einen Drittel des nach Kreuzkröten abgesuchten Geländes (Aufnahme aus Norden).

<sup>1</sup> Mit Unterstützung des World Wildlife Fund und des Schweizerischen Nationalfonds. Zoologiestudentinnen und -studenten der Universität Zürich halfen beim Evakuieren der Kreuzkrötenpopulation. Die Karl-Hescheler-Stiftung leistete an die Druckkosten einen Beitrag.

Vom 18. 5. bis 5. 7. 1967 und vom 27. 5. bis 1. 7. 1968 evakuierten wir aus der grossen Kiesgrube bei Weiningen, 10 km nordwestlich von Zürich, 402 m ü. M. (Abb. 1), die durch den Bau der Nationalstrasse N 1 aufgeschüttet wird, insgesamt 2394 Kreuzkröten, *Bufo calamita* (1345 ♂♂, 329 ♀♀, 720 Junge), markierten sie mit Zehenamputationen und setzten sie in 8 verschiedenen Biotopen im Kanton Zürich wieder aus. Von den 1967 evakuierten Kröten massen wir 1496 (698, 209, 589) Individuen (Maulspitze bis dorsaler Kloakenrand). Ein Teil der 1968 am Ansiedlungsort wiedergefangenen Kröten wurde erneut gemessen.

### Grössen- und Geschlechtsklassen

Die Einteilung in Grössen- und Geschlechtsklassen nahmen wir nach folgenden Gesichtspunkten vor: als ♂♂ gelten Kröten mit Daumenschwielen und lilafarbener Kehle. Die ♂♂ dieser Population messen durchschnittlich 53,2 mm (38–66 mm; n = 698). Im Unterschied zu *Bufo bufo* ist bei *Bufo calamita* der Abwehrlaut bei

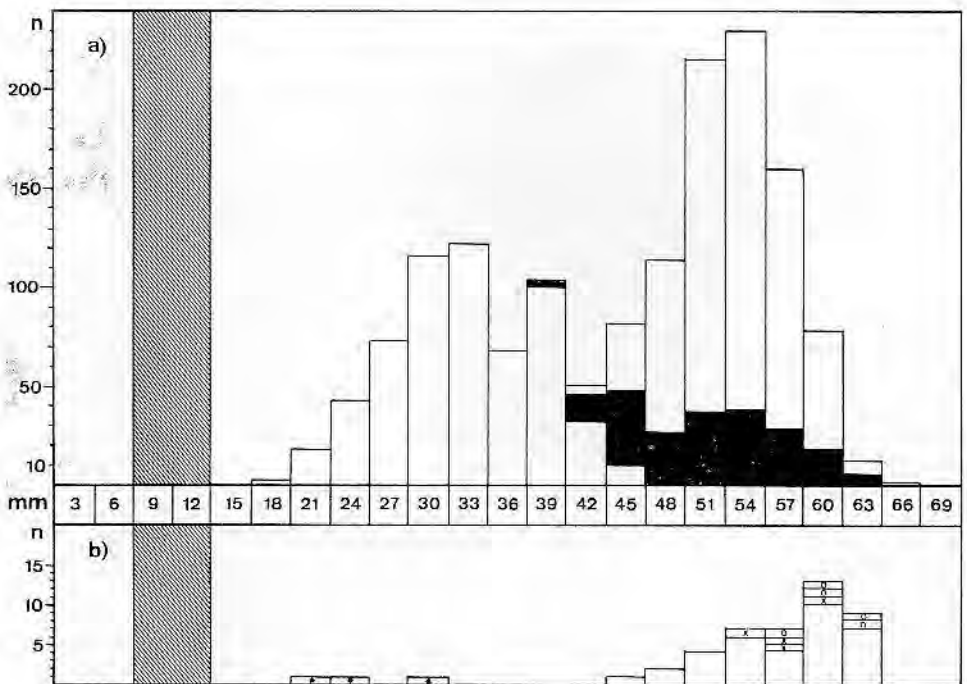


Abb. 2

- a) Grössenfrequenzen von 1496 im Jahr 1967 gemessenen Kreuzkröten (3-mm-Klassen). Weiss, links und unten = Junge, schwarz = ♀♀, weiss rechts und oben = ♂♂. Schraffierte Säule links = im Juli neu in die Population eintretende Metamorphosierende (schematisch).
- b) Grössenfrequenzen von 43 Wiederfängen aus der Gruppe in a) im Jahr 1968. x = 1967 juvenile Individuen, o = 1967 adulte Kröten, \* = Nachkommen der 1967 ausgesetzten Adulten.

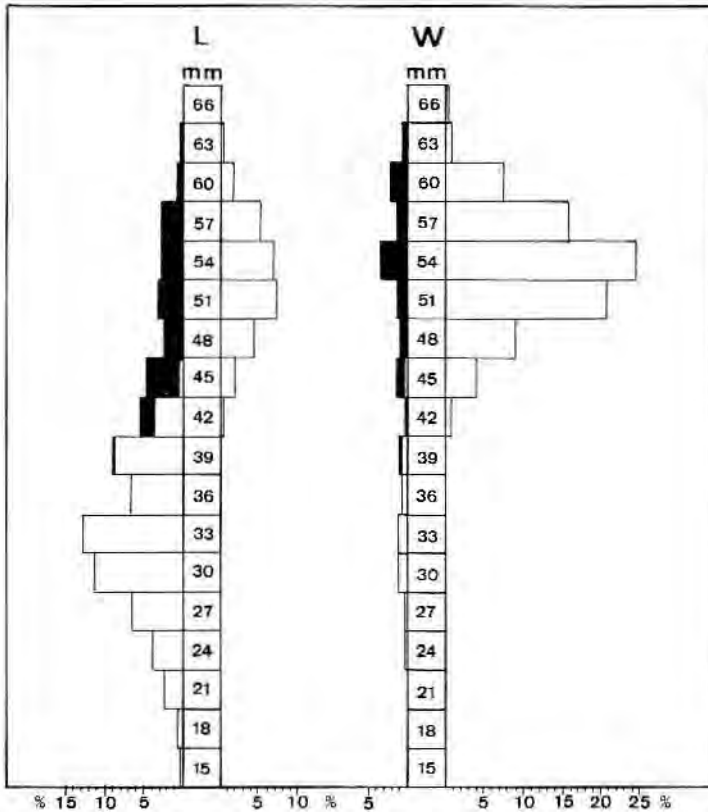


Abb. 3. Grössen- und Geschlechtsklassen in Prozenten an Land (L) und im Wasser (W). Links weiss = Junge, schwarz = ♀♀, rechts weiss = ♂♂. Gesamtzahl der Individuen pro Skala = 100%, Material im Text und Tab. 2.

axialer Umklammerung nicht auf die ♂♂ beschränkt; er entfällt deshalb als Geschlechtsmerkmal. Den ♀♀ fehlen Kehlfarbe und Daumenschwielen. 209 als ♀♀ notierte Kröten massen durchschnittlich 51,2 mm (40–64 mm). 589 gemessene Junge (ohne Metamorphosierende des Jahres) erreichten durchschnittlich 32,6 mm Körperlänge (16–45 mm). Im Bereich zwischen 40 und 45 mm ist die Zuteilung zu Jungen resp. ♀♀ unsicher. Ab Juli treten die metamorphosierenden, 8–10 mm messenden Jungen aus diesjährigem Laich in die Population ein. Ihre Grössenklasse ist um diese Jahreszeit deutlich von der Gruppe der übrigen Jungen getrennt (die Grössenfrequenzen sind in Abb. 2 und 3 in Grössenklassen zu 3 mm dargestellt).

Das reale zahlenmässige Geschlechterverhältnis ist in Amphibienpopulationen nur schwer feststellbar; die gefundenen Proportionen sind vor allem bezeichnend für die Fangmethode, die Verhaltensphase der Tiere und den Biotop. Unter allen Fängen adulter Kröten waren die ♀♀ mit 19,7% (n = 1674) vertreten (1967: 21,9%; n = 1260; 1968: 12,8%; n = 414).

An mehreren Abenden zählten wir die im Wasser und die innerhalb des Kies-

grubenareals zwischen den Wasserstellen auf dem Trockenen gefangenen Kröten getrennt aus. In den Wasserstellen waren die ♀♀ mit 17,6% beteiligt (n Adulte = 619), an Land mit 38,4% (n Adulte = 331); vgl. Abb. 3. Der kleine Anteil der ♀♀ im Wasser ist darauf zurückzuführen, dass in der Regel nur ovulationsbereite ♀♀ die in den Wasserstellen rufenden ♂♂ aufsuchen:

Setzt man im Wasser und an Land gefangene ♀♀ noch in der Fangnacht in  $42 \times 32 \times 18$  cm grosse Blechgefässe mit 8 cm Wasserstand, laichen die meisten ♀♀ aus dem Wasser in den folgenden Stunden ab, die auf dem Trockenen gefangenen ♀♀ dagegen auch in den folgenden Tagen nicht (Tab. 1).

Table 1. Laicherfolg von im Wasser und auf dem Trockenen gefangenen ♀♀

	Laichen	Nicht laichen
Im Wasser gefangene ♀♀ (32)	28	4
An Land gefangene ♀♀ (13)	0	13

Die Ovulation wird offenbar nicht durch einen mehrtägigen Wasseraufenthalt ausgelöst wie bei *Bufo bufo* (HEUSSER, 1963, 1968a). Tagsüber befinden sich keine Kröten im Wasser. Die die Ovulation auslösenden Aussenreize sind unbekannt. Im Unterschied zu *Bufo bufo* streut die Ovulationsbereitschaft der ♀♀ einer Population zeitlich stark: In der gleichen Population und im gleichen Jahr können Laichablagen vom April bis im Juli beobachtet werden.

Vor allem bei den ♀♀ sind die im Wasser gefangenen Individuen durchschnittlich grösser als Landfänge (Tab. 2).

Table 2. Durchschnittsgrössen von im Wasser und auf dem Trockenen gefangenen adulten Kreuzkröten

	♂♂	♀♀
Im Wasser gefangen	53,3 mm (n = 415)	53,6 mm (n = 69)
An Land gefangen	52,7 mm (n = 203)	49,9 mm (n = 127)

Dies spricht ebenfalls dafür, dass vorwiegend geschlechtsreife ♀♀ die Wasserstellen aufsuchen. Dass sich die nicht geschlechtsaktiven Individuen der Population fast ausschliesslich an Land aufhalten, wo sie wahrscheinlich beim Jagen erfasst werden, zeigen auch die verschiedenen Anteile der im Wasser und an Land fangbaren Jungen (ohne Metamorphosierende): am Land beträgt der Anteil der Jungen an der Gesamtzahl der Fänge 56,1% (n = 755), im Wasser nur 3% (n = 638); vgl. Abb. 3. Der fangbare Anteil der Jungen muss nichts über deren realen Anteil in der Population aussagen.

### Wachstum und Geschlechtsreife

Das schnelle Wachstum und der Eintritt in die Geschlechtsreife lassen sich bei *Bufo calamita* schon im Laufe einer Fangsaison andeutungsweise verfolgen, wenn man die gemessenen Fänge in 3 Zeitabschnitte aufteilt (Tab. 3).

Tabelle 3. Durchschnittsgrößen der Jungen, ♂♂ und ♀♀ in 3 Zeitabschnitten der Fortpflanzungsperiode 1967

	18. 5.-31. 5.	1. 6.-21. 6.	22. 6.-5. 7.
Junge	30,1 mm (n = 209)	32,9 mm (n = 163)	34,6 mm (n = 199)
♂♂	53,7 mm (n = 327)	52,8 mm (n = 316)	51,6 mm (n = 55)
♀♀	51,0 mm (n = 36)	51,7 mm (n = 92)	50,5 mm (n = 81)

Die Jungen werden durchschnittlich grösser, die ♂♂ kleiner; bei den ♀♀ ist keine einsinnige Tendenz zu erkennen. Unterteilt man die Gruppen der ♂♂, ♀♀ und Jungen der einzelnen Zeitabschnitte je in der Mitte ihrer Millimeterskala und bildet Prozentblöcke der über und unter dieser Marke liegenden Individuenanteile (Abb. 4), so wird ersichtlich, dass im Laufe der 3 Zeitabschnitte die kleineren Jungen anteilmässig zurückgehen, die grösseren Jungen zunehmen, und dass komplementär dazu der Anteil der grösseren ♂♂ abnimmt, derjenige der kleineren ♂♂ zunimmt. Darin spiegelt sich der Übertritt aus dem Jungenbereich in den Bereich geschlechtsreifer ♂♂; das durchschnittliche Kleinerwerden der ♂♂ entspricht einer Verjüngung der Gruppe. Bei den ♀♀ kommt diese Tendenz nicht zum Ausdruck, was heissen könnte, dass die ♀♀ durchschnittlich einige Monate später geschlechtsreif werden als die ♂♂. Im 3. Zeitabschnitt treten mit deutlichem Grössenabstand die Metamorphosierenden in die Population ein (Abb. 4).

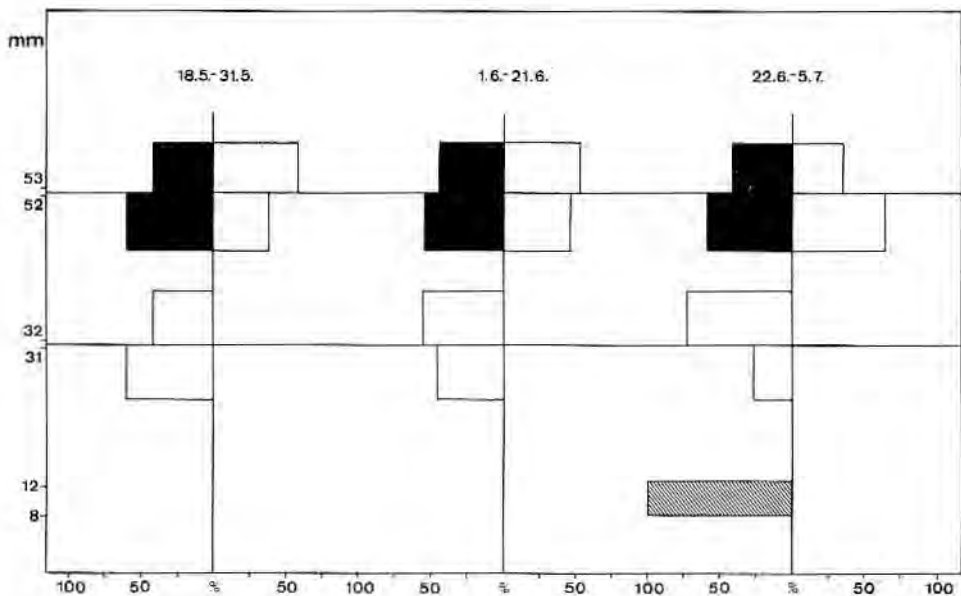


Abb. 4. Wachstum der Kreuzkröten während der Fangsaison 1967, aufgeteilt in 3 Zeitabschnitte. Unten links weiss = Junge, schwarz = ♀♀, oben rechts weiss = ♂♂, bei der 3. Periode schraffiert = Metamorphosierende (schematisch). Jede Geschlechts- und Altersgruppe pro Zeitabschnitt = 100%, in der Mitte ihrer Millimeterskala geteilt. Material in Tab. 3.

Bei den ♂♂ besteht eine Beziehung zwischen dem Pigmentierungsgrad der Daumenschwielen und der durchschnittlichen Körpergrösse: bei 452 ♂♂ teilten wir den Pigmentierungsgrad der Schwielen in folgende 4 Stufen ein; S 1 = «helle Schwielen»; S 2 = «ockerfarbene Schwielen»; S 3 = «braune Schwielen»; S 4 = «dunkelbraune Schwielen» (vgl. HEUSSER, 1969). Die meisten ♂♂ haben während der Fortpflanzungszeit ockerfarbene bis braune Schwielen. Je heller die Schwielen desto durchschnittlich kleiner sind die ♂♂ (Tab. 4).

Tabelle 4. Durchschnittliche Körpergrösse von 452 ♂♂ bei den Schwielen-Pigmentierungsgraden S 1 bis S 4

	S 1	S 2	S 3	S 4
Durchschnittsgrösse	47,9 mm	51,9 mm	53,6 mm	55,1 mm
Anzahl ♂♂	15	172	237	28

Bei dem im Spätsommer pubertierenden *Bufo bufo* besteht während der Fortpflanzungszeit (März/April) eine solche Beziehung nicht. Bei *Bufo calamita* dürfte die Beziehung zwischen Ausprägungsgrad der Daumenschwielen und Körpergrösse dem Umstand entsprechen, dass bei vielen ♂♂ das jährliche Erwachen der Fortpflanzungsaktivität mit dem Eintritt in die Geschlechtsreife zeitlich zusammenfällt.

Die Grössenfrequenzen der gemessenen Individuen zeigen 2 Spitzen, die im wesentlichen den Gruppen der Jungen und Adulten entsprechen. Ab Juli treten die Metamorphosierenden als 3. Spitze auf (Abb. 2a). Auch dieses Muster der Grössenklassenfrequenzen spricht für ein schnelles Wachstum; die Vermutung, dass es sich bei den 3 Spitzen um die 3 hauptsächlich in der Population vertretenen Jahrgänge handelt, wird durch die Grössenfrequenzen der Wiederfänge im Jahr 1968 von im Jahr 1967 markierten Kröten bestätigt (Abb. 2b). Von den 1967 ausgesetzten 1855 Kreuzkröten machten wir 1968 186 Wiederfänge in den neuen Biotopen, und zwar ausschliesslich adulte, obschon unter den 1967 verfrachteten Kröten die Jungen mit 595 Individuen vertreten waren. In einem Ansiedlungsbiotop markierten wir Junge und Adulte mit verschiedenen Marken. Die 1967 als Junge ausgesetzten waren beim Wiederfang 1968 bereits unter den grösseren Adulten (54–60-mm-Bereich) eingeordnet; die 1967 als Adulte markierten Kröten fügten sich 1968 im 57–63-mm-Bereich, also unter den grössten Adulten ein. In einem vor der Ansiedlung mit Kreuzkröten nicht besetzten Biotop fingen wir 1968 unmarkierte Junge im 21–30-mm-Bereich, offenbar Nachkommen der 1967 spät in der Saison ausgesetzten Adulten. Dass die 1968 gemessenen Adultwiederfänge von im Jahr 1967 jungen Kröten mit durchschnittlich 57,4 mm ( $n=43$ ) grösser sind als die ausgesetzten gemessenen Adulten im Jahr 1967 (52,7 mm;  $n=907$ ), spricht dafür, dass die 1967 umgesiedelten Jungen bezüglich der Grössenfrequenzen nicht repräsentativ, sondern zu gross waren, weil wir erst relativ spät (18. 5.) mit dem Sammeln begonnen hatten.

Interpretation der Grössenfrequenzen und der Markierungsergebnisse: Die meisten Jungen sind 1jährig und treten mit 1 ¼ resp. 1 ½ Jahren in die Geschlechtsreife ein; die ersten haben aber im Juli nur noch teilweise Gelegenheit, an der Fortpflanzungsaktivität teilzunehmen, weil die Laichzeit kurz vor dem Abschluss steht; die mei-

sten Individuen pflanzen sich mit  $1\frac{3}{4}$  resp. 2 Jahren das erste Mal fort und stellen dann zugleich den Hauptanteil der Adulten dar. Die grössten Kröten in der Population sind mindestens 3jährig. Dass die Jungen des einen Jahres im folgenden Jahr bereits mittelgrosse bis grosse Adulte sind, und dass die Adulten des einen Jahres im Folgejahr schon in die obersten Grössenklassen der Population eintreten, spricht für einen schnellen Generationenwechsel, eine früh erreichte Geschlechtsreife und eine kleine mittlere Lebenserwartung bei *Bufo calamita*; Junge bestehen fast ausschliesslich, Adulte vorwiegend aus einem Jahrgang.

### Diskussion

Das bei *Bufo calamita* gefundene Muster der Populationsdynamik stimmt mit dem der meisten bisher untersuchten nordamerikanischen Bufoniden weitgehend überein (vgl. BLAIR, 1953, 1960, BRAGG, 1940, BRECKENRIDGE und TESTER, 1961, OLDHAM, 1966, TAMSITT, 1962, TESTER und BRECKENRIDGE, 1964, TURNER, 1959). Der frühe Eintritt in die Geschlechtsreife, der schnelle Generationenwechsel und die durchschnittlich kleine Lebenserwartung dürfte dem generalisierten Bufoniden-Typus entsprechen und kontrastiert mit den Verhältnissen bei *Bufo bufo*, der erst mit 3–5 Jahren geschlechtsreif wird und durch einen entsprechend langsamen Generationenwechsel und eine hohe durchschnittliche Lebenserwartung der Adulten charakterisiert ist (HEUSSER, 1968 b).

FLINDT und HEMMER (1968) untersuchten die Populationsdynamik einer *Bufo calamita*-Population bei Mainz. Darnach sollen nur ca. 15% der Adultpopulation jährlich durch neu geschlechtsreif gewordene Kröten ersetzt werden und adulte ♀♀ eine mittlere Lebenserwartung von 5–10 Jahren haben. Dementsprechend müssen die Autoren eine Zuwanderung von 55% der Adulten von aussen postulieren. Wir vermuten, dass ein Teil ihrer Nicht-Wiederfänge der mittleren Grössenklassen im 2. Jahr Jungadulte sind (nach Mitte Juni markierten FLINDT und HEMMER im 1. Jahr nur 9 Kröten). Bei unseren Versuchen entfällt das Argument einer Einwanderung zur Erklärung der schnellen Individuen-Rotation. Ihr niederer gefundener ♀♀-Anteil (8,2%; auf Grund markierter Wiederfänge geschätzt auf 10–20% der Adulten) spricht dafür, dass sie vorwiegend oder ausschliesslich im Wasser gesammelt haben. Der fangbare ♀♀-Anteil an Land (38,4%) scheint uns dem realen ♀♀-Anteil näher zu kommen als der im Wasser gefundene Anteil (17,6%): der scheinbar grosse ♂♂-Anteil im Wasser fällt gemessen an der Grösse der Gesamtpopulation kaum ins Gewicht: die sich nach Dämmerungseinbruch im Wasser versammelnden Kröten lassen sich pro Nacht in 1–2 Fangstunden fast vollständig erfassen; wir hatten aber 1967 nach dem Wegfangen von 1855 Individuen nicht den Eindruck, einen wesentlichen Prozentsatz der Gesamtpopulation erfasst zu haben; diese muss mehrere Tausend Individuen umfassen. Der grösste Teil der Population hält sich auch während der Laichzeit an Land auf. Liegt aber der ♀♀-Anteil näher bei 38,4% (Landfänge), muss man die Lebenserwartung der ♀♀ nicht so hoch veranschlagen. Da unbekannt ist, ob die ♀♀ zu gleichen Teilen wie die ♂♂ innerhalb des Kiesgrubenareals fangbar sind, lässt sich das reale zahlenmässige Geschlechterverhältnis nicht

sicher feststellen. Dass FLINDT und HEMMER einen wesentlich langsameren Generationenwechsel ermittelten als wir, könnte z. T. auch damit zusammenhängen, dass ihre Kröten durchschnittlich grösser sind als unsere und evtl. später geschlechtsreif werden, so dass es Ökotypen oder geographische Rassen bezüglich des populationsdynamischen Musters gäbe. In der übrigen Literatur wird das Geschlechtsreife-Alter von *Bufo calamita* – bei durchwegs grösserer Körperlänge als bei uns – mit 3–4 Jahren (DÜRIGEN, 1896) resp. 4–5 Jahren angegeben (ANGEL, 1947, BREHM, 1892, DOTRENS, 1963, SMITH, 1954), also eher mit FLINDT und HEMMER übereinstimmend, aber offenbar ohne Felduntersuchungen als Grundlage.

### Zusammenfassung

In den Laichzeiten 1967 und 1968 wurden 2394 markierte Kreuzkröten, *Bufo calamita*, aus einer Kiesgrube bei Zürich evakuiert und in andern Biotopen angesiedelt. In den Wasserstellen waren die ♀♀ mit 17,6% an der Anzahl der Adulten, die Jungen mit 3% an der Gruppe der Adulten + Jungen beteiligt; auf dem Trockenen betrug der Anteil der ♀♀ 38,4%, der Anteil der Jungen 56,1%. Nur die ovulationsbereiten ♀♀ begeben sich zu den ♂♂ ins Wasser; diese ♀♀ sind durchschnittlich grösser als ♀♀ vom Trockenen. Während der Fangzeit (18. 5.–5. 7.) wurden die Jungen durchschnittlich grösser, die ♂♂ kleiner, weil ein Teil der Jungen in die Geschlechtsreife eintrat. Je heller die Pigmentierung der Daumenschwielen ist, desto durchschnittlich kleiner sind die ♂♂.

Die Grössenfrequenzen von 1496 im Jahr 1967 gemessenen Kröten und ihrer Wiederfänge im Jahr 1968 werden interpretiert: Die meisten Jungen sind 1jährig, werden mit 1¼ resp. 1¾ Jahren geschlechtsreif, pflanzen sich aber meistens erst mit 2 Jahren das erste Mal fort. Die Jungen bestehen fast ausschliesslich, die Adulten vorwiegend aus einem Jahrgang. Dieses populationsdynamische Muster: frühe Geschlechtsreife, schneller Generationenwechsel und kleine mittlere Lebenserwartung wird mit der Populationsdynamik anderer Bufoniden verglichen und den Untersuchungen von FLINDT und HEMMER (1968) an *Bufo calamita*, die andere Ergebnisse brachten, gegenübergestellt.

### Summary

During the breeding seasons of 1967 and 1968 a total of 2394 individuals of *Bufo calamita* were collected and removed from a gravel pit near Zurich. Within the gravel pit, there were pools of water as well as dry ground. On dry ground 56,1% of all captures were immature, of the adults 38,4% were ♀♀. In the pools, 3% of all captures were immature, while 17,6% of adults were ♀♀. Only ♀♀ ready to ovulate enter the water.

Of the collected, a total of 1496 were measured. From the 18th of May to the 5th of July, the immatures were observed to be increasing in size, whereas the ♂♂ became smaller in average, because some of the immature ♂♂ became sexually mature during this time. ♂♂ with less pigmented nuptial pads tend to be smaller in size than ♂♂ with dark pads.



All captured toads were marked and released in other biotops. In the following year, 1968, 186 marked toads were recaptured. Of these 43 were measured. The measurement data indicate the following: Almost all of the immature toads in a population belong to the same age group: 1 year old. Although sexual maturity is reached by ♂♂ between the age of 1¼ to 1¾ years, most ♂♂ do not breed until their second year. Most of the adults belong to one age-class, also being two years old.

This pattern of population dynamics is compared with other investigations concerning *Bufo calamita* and with the population dynamics of other Bufonids.

### Literatur

- ANGEL, F. (1947): Vie et mœurs des amphibiens. Paris, 317 p.
- BLAIR, W. F. (1953): Growth, dispersal and age at sexual maturity of the Mexican Toad (*Bufo valliceps* Wiegman). *Copeia* 1953, 208–212.
- (1960): A breeding population of the Mexican Toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. *Ecology* 41, 165–174.
- BRAGG, A. N. (1940): Observations on the ecology and natural history of *Anura*. I. Habits, habitat and breeding of *Bufo cognatus* Say. *Amer. Nat.* 74, 322–349, 424–438.
- 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. (1892): Die Kriechtiere und Lurche. Leipzig und Wien, 821 p.
- DOTTRENS, E. (1963): Batraciens et reptiles d'Europe. Neuchâtel, 261 p.
- DÜRIGEN, B. (1896): Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg, 676 p.
- 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.
- HEUSSER, H. (1963): Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* L. *Revue Suisse Zool.* 70, 741–758.
- (1968a): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Laichzeit: Umstimmung, Ovulation, Verhalten. *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 113, 257–289.
- (1968b): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Grössenfrequenzen und Populationsdynamik. *Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen*, 29, 1–29.
- (1969): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Nahrungsaufnahme und Pigmentierung der Daumenschwielen im Jahreslauf. *Biol. Zentralbl.*
- OLDHAM, R. S. (1966): Spring movements in the American Toad, *Bufo americanus*. *Can. J. Zool.* 44, 63–100.
- SMITH, M. (1954): The british amphibians and reptiles. London, 322 p.
- TAMMIST, J. R. (1962): Notes on a population of the Manitoba Toad (*Bufo hemiophrys*) in the delta marsh region of lake manitoba, Canada. *Ecology*, 43, 147–150.
- TESTER, J. R. and W. J. BRECKENRIDGE (1964): Population dynamics of the Manitoba Toad, *Bufo hemiophrys* in northwestern Minnesota. *Ecology* 45, 592–601.
- TURNER, F. B. (1959): Some features of the ecology of *Bufo punctatus* in death valley, California. *Ecology* 40, 179–181.