

Die Bastardierung von Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und Wechselkröte (*Bufo viridis*)

HELMUT HEMMER

Mit 6 Abbildungen

1. Bastardierung im Labor

1.1. Bastardierungsexperimente und Systematik

Unter Laboratoriumsbedingungen durchgeführte Bastardierungsexperimente, meist über künstliche Befruchtung oder auch über hormonale Behandlung der Elterntiere, wurden bereits seit Ende des letzten Jahrhunderts in reicher Zahl an Anuren vorgenommen, wobei die verschiedenartigsten Fragestellungen hierzu Anlaß gaben. In den letzten 20 Jahren zeigte sich dann in vorwiegend vergleichend-systematisch ausgerichteten Arbeiten besonders durch BLAIR und MOORE, daß das Ergebnis von Bastardierungsversuchen wichtige Indizien für den Grad der Verwandtschaft der jeweils geprüften Formen liefern kann.

Die bei solchen Versuchen entstehenden Larven teilte HERTWIG (1918) in zwei große Gruppen ein, nämlich die meist haploidkernigen falschen Bastarde oder Pseudonothi auf der einen und die echten Bastarde oder Orthonothi auf der anderen Seite. Letztere können mißgebildet sein und noch auf dem Larvenstadium absterben (Dysnothi), oder die Metamorphose überstehen und dann entweder steril bleiben (Steironothi) oder sich wie Normaltiere unter Erreichung der Fortpflanzungsfähigkeit entwickeln (Tokonothi). Nur die beiden letzten Bastardformen sind für die Aufklärung von Verwandtschaftsbeziehungen auf dem Artniveau von Interesse, nachdem diese nur bei Bastardierungen innerhalb einer Gattung entstehen, während Dysnothi verschiedentlich sogar noch bei Kreuzungen über die Familiengrenze hinweg zustande kommen können. Im Ausnahmefall einer erfolgreichen Bastardierung zweier zu verschiedenen Gattungen gerechneten Arten ist die bisherige systematische Zuordnung in Frage zu stellen, wie es für die Paarung *Hyla crucifer* × *Pseudacris triseriata* geschah (MOORE 1955). Besonders umfangreiche Ergebnisse konnten mittels dieser Kreuzungsmethode bei der Aussonderung von Artengruppen innerhalb des Krötengenus *Bufo* durch BLAIR (zum Beispiel 1959, 1961, 1970) erzielt werden, während sie MOORE (1964, 1967a, 1967b) auf verschiedene bislang systematisch in der Art

Anmerkung der Redaktion: Einer allgemeinen Gepflogenheit in der zoologischen Nomenklatur folgend, sind in dieser Arbeit die Hybriden so bezeichnet, daß die Namen der beiden Eltern durch das Zeichen × verbunden sind. Dabei geht der Name des Vaters stets dem der Mutter voraus.

Rana pipiens vereinigte Froschpopulationen anwandte, wobei wir es neuen Untersuchungen zufolge bei diesem *Rana pipiens*-Komplex tatsächlich offenbar mit mehreren Arten zu tun haben (POST & PETTUS 1966, 1967, LITTLEJOHN & OLDHAM 1968, CUELLAR 1971).

1.2. Geschichte der experimentellen Bastardierung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis*

Die ersten ausführlichen Untersuchungen zur Bastardierung der beiden hier zu behandelnden europäischen Arten, Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und Wechselkröte (*Bufo viridis*), in beiden möglichen Kreuzungsrichtungen wurden von HERTWIG und Mitarbeitern zwischen 1953 und 1960 durchgeführt (zum Beispiel HERTWIG 1953, HERTWIG, WEISS & ZIEMANN 1959, WEISS 1960). Hierbei zeigte es sich, daß bei der Kombination *Bufo viridis* × *Bufo calamita* ausnahmslos unter charakteristischen Mißbildungserscheinungen absterbende Dysnothi entstehen. Bei experimenteller Verdoppelung des mütterlichen Genoms durch Wärmeschockbehandlung konnte WEISS (1960) schließlich einige triploide Bastarde dieser Kreuzungsrichtung erhalten, die jedoch nur wenige Tage über die Metamorphose hinaus am Leben blieben. Bei der reziproken Kreuzung *Bufo calamita* × *Bufo viridis* bekamen HERTWIG, WEISS & ZIEMANN (1959) metamorphosierende Bastarde, die jedoch aus wohl technischen Gründen nicht länger als etwa zwei Wochen überlebten (WEISS & ZIEMANN 1959).

Seit 1966 unternahmen FLINDT und HEMMER ausgedehnte Bastardierungsexperimente beider Richtungen (zum Beispiel FLINDT & HEMMER 1967c, 1970b, FLINDT, HEMMER & SCHIPP 1968, SCHIPP, HEMMER & FLINDT 1968). Dabei wurden sowohl die Befunde von HERTWIG und Mitarbeitern bestätigt, als auch eine Reihe weiterführender Ergebnisse gewonnen. Da Bastardkröten der Kreuzungskombination *Bufo calamita* × *Bufo viridis* mehrfach länger als ein Jahr im Labor gehalten werden konnten, wurden Untersuchungen über das Wachstum und über Morphologie und Verhalten der erwachsenen Tiere möglich (FLINDT & HEMMER 1970a, HEMMER & KADEL 1971).

1.3. Bastardierung *Bufo viridis* × *Bufo calamita*

Wie HERTWIG, WEISS & ZIEMANN (1959) und WEISS (1960) beschreiben, beginnt sich bereits nach den ersten Entwicklungstagen bei den Larven „gegenüber den reinen Kreuzkrötenlarven eine leichte, ventral gerichtete Krümmung des Embryonenschwanzes abzuzeichnen, die sich innerhalb weniger Tage so verstärkt, daß eine bajonettförmige Abknickung des Schwanzes und später eine mehrfache Krümmung und Gegenkrümmung des gesamten Achsenskeletts resultiert“ (WEISS 1960). Diese Larven, bei denen auch häufig Ödeme auftreten, führen zitterige schraubenförmige Schwimmbewegungen aus (HERTWIG, WEISS & ZIEMANN 1959). Die hierfür verantwortlichen Verkrümmungen der Körperachse beruhen nach Ansicht dieser Autoren wohl auf einem gestörten Längenwachstum der Chorda. Von FLINDT, HEMMER & SCHIPP (1968) wird diese Annahme bestätigt, wobei histologische Untersuchungen zu folgenden Ergebnissen über die Entwicklung dieser Mißbildungen führten: Bereits nach dem Schlüpfen der Lar-

ven kommt es zu Primärveränderungen der Chorda, „die sich in lokalen Anhäufungen von Chordoblasten und Vermehrung des Chordascheidengewebes sowie Unregelmäßigkeiten in Größe und Ausbildung der Chordozyten im gesamten Bereich der Chorda äußern. Mit Beginn der zweiten Woche nach dem Schlüpfen (Zuchten bei Zimmertemperatur) entstehen Sekundärformen mit atypischem Auswuchern von Chordagewebe, Chordascheide und Perichorda, verbunden mit infiltrierendem Wachstum in Somitenmuskulatur, Rückenmark, Aorta und Mesonephros. Als Endstadien finden sich schließlich a) extreme Vergrößerung des Chordaquerschnitts nach lateral und dorsal, wobei das Neuralrohr durch Druckatrophie und destruktives Wachstum nahezu vollständig verdrängt wird; b) Doppelbildung der Chorda infolge Septenbildung durch Einwachsen von Chordaepithel und Chordascheidenmaterial in die Chorda; c) Ruptur der dorsalen Chordascheide und Proliferation von Chordozyten und Chordoblasten in das Neuralrohr, wo das Chordagewebe nach Art eines Neoplasmas auswächst.“ Elektronenmikroskopische Untersuchung dieser sakralen Chordome ergab im Vergleich des Tumorgewebes mit normalen Chordageweben „deutliche Übereinstimmung hinsichtlich der Feinstruktur und Differenzierungstendenz zwischen Tumorchordoblasten einerseits und Normalchordoblasten der frühen Embryogenese andererseits“, wobei sich jedoch auch cytologische Merkmale und Wachstumstendenzen zeigten, die für die aus der Humanpathologie beschriebenen Chordome charakteristisch sind (SCHIPP, HEMMER & FLINDT 1968). Als Voraussetzung für diese letzten Endes wohl traumatisch bedingte Tumorgenese diskutieren SCHIPP, HEMMER & FLINDT ein disharmonisches Zusammenspiel von Bastardgenom und Modifikationssubstanzen im Eiplasma, wie es aus dem unterschiedlichen Ausfall der reziproken Kreuzungen zu postulieren ist, und das zu einer gestörten Wachstumskoordination führt. Solche Koordinationsstörungen finden sich außer beim Axialskelett auch in der Entwicklung des Zentralnervensystems dieser Bastardlarven, wobei die Chordaspitze in das Prosencephalon beziehungsweise die Hypophysenanlage eindringt.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen, die bei der Verpaarung von Kreuz- und Wechselkröten aus Mitteleuropa erhalten wurden, erhielten FLINDT & HEMMER (1970b) bei der entsprechenden Kreuzung (*Bufo calamita* ♀) mit einem Wechselkröten-♂ aus der Türkei (*Bufo viridis arabicus*) neben ebenfalls vielen mißgebildeten Larven auch drei normal metamorphosierende Bastardkröten, die allerdings nicht längere Zeit überlebten. Die von diesen Individuen erreichten Larvenmaximallängen von 28 bis 31 mm liegen gerade noch im oberen Abschnitt des Variationsbereiches normaler Kreuzkrötenlarven. Gleiches gilt für die Metamorphose-Körperlänge von im Mittel 9,8 mm.

1.4. Bastardierung *Bufo calamita* × *Bufo viridis*

Nach den Befunden von HERTWIG, WEISS & ZIEMANN (1959) entwickelten sich die Larven einer Zucht dieser Kreuzungsrichtung zunächst ziemlich normal, blieben aber etwas kürzer als Wechselkröten-Kontrollarven und bewegten sich weniger lebhaft. Nur ein relativ geringer Teil der Tiere zeigte stärkere Mißbildungen. Im Laufe des weiteren Wachstums kam es zu auffälligen Größenunterschieden, wobei einige Larven größer, die Mehrzahl kleiner als Wechsel-

kröten-Kontrollarven und einige ödematös oder ausgesprochene Kümmerlinge waren. Die jenen gegenüber etwa verspätet metamorphosierten Jungkröten waren zum Teil schwächer als die Kontrollen.

Von FLINDT & HEMMER (1967c) durchgeführte Zuchten zeigten starke Entwicklungsverschiedenheiten, die vermutlich in starkem Maße durch äußere Ein-

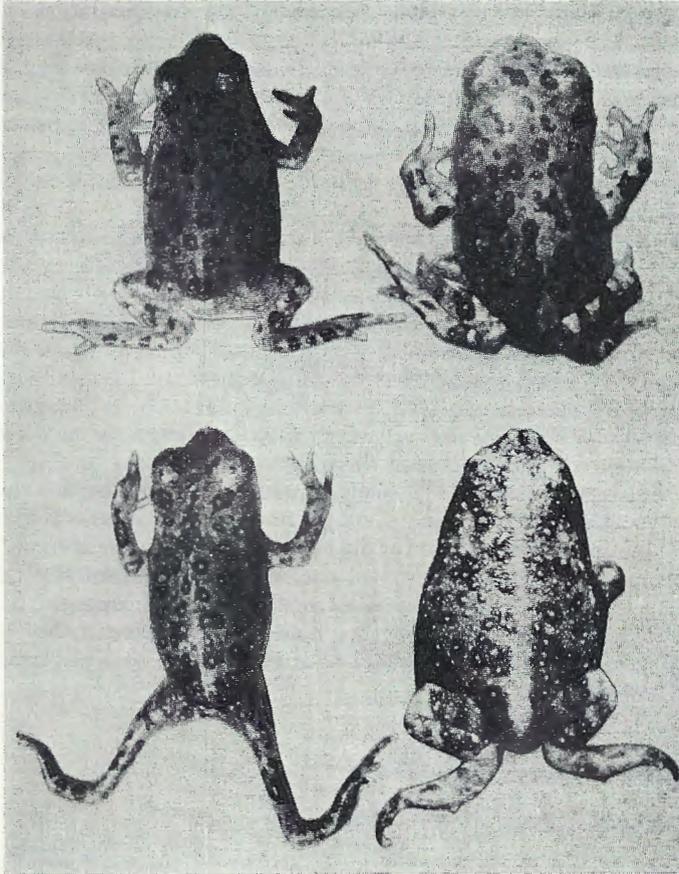


Abb. 1. Gerade metamorphosierte Bastardkröten *Bufo calamita* × *Bufo v. viridis* (oben und unten links) und *Bufo calamita* × *Bufo viridis arabicus* (unten rechts). Unten links Exemplar mit Versteifung beider Kniegelenke, wie es als Mißbildung manchmal zu beobachten ist. Solche Kröten sind gewöhnlich nicht sehr lange lebensfähig. (Kopien von Farbdias.)

Hybrid toads just after metamorphosis: *Bufo calamita* × *Bufo v. viridis* (above, and below left) and *Bufo calamita* × *Bufo viridis arabicus* (below right). Specimen below left with both knee joints stiffened, a malformation sometimes observable. Such toads are usually not capable of living very long. (Copies of colour slides.)

flüsse (zum Beispiel Crowd-Effekt bei hoher Larvendichte) mitbedingt waren. Während in einem Teil der Zuchten durchweg makroskopisch gleiche Entwicklungsstörungen wie bei der reziproken Kreuzung auftraten, enthielten andere neben solchen mißgebildeten, im Wachstum verzögerten Larven eine große Zahl sich normal entwickelnder Tiere, von denen ziemlich viele zur Metamorphose kamen. Der Anteil von Larvenmißbildungen, die nach einer Untersuchung von KÜHN (1972) in normalen Zuchten in den grundsätzlich gleichen Formen wie in Bastardzuchten vorkommen können, ist offenbar von der Qualität sowohl innerer, als auch äußerer Faktoren abhängig und läßt sich bei optimalen Lebensbedingungen auf ein Minimum reduzieren. In dieser Hinsicht erweisen sich Larven dieser Kreuzungsrichtung als zwar anfälliger als Normaltiere, aber weit besser entwicklungsfähig als solche der reziproken Kreuzung. Gleiches ergab sich für eine Zucht von *Bufo viridis arabicus* ♀ mit *Bufo calamita* ♂ aus Mitteleuropa, von der gleichfalls mehrere Individuen die Metamorphose vollendeten (FLINDT & HEMMER 1970b).

Die mittlere Körperlänge gerade metamorphosierter Jungkröten dieser Kreuzung entsprach mit ($M \pm s$) $12,5 \pm 1,7$ mm ($n = 9$) ganz derjenigen der Kreuzung *Bufo calamita* \times *Bufo v. viridis* mit $12,2 \pm 1,4$ mm ($n = 43$) (FLINDT & HEMMER 1967c, 1970b); sie weicht nicht signifikant von der Größe frisch metamorphosierter Wechselkröten ab (zum Beispiel $11,8 \pm 0,7$ mm, $n = 40$). Dementsprechend liegen die größten vor der Metamorphose gemessenen Larvenlängen (30 bis 40 mm) im Größenbereich von Wechselkrötenlarven (FLINDT & HEMMER 1967c). Hier macht sich im Vergleich zur reziproken Kreuzung (mit *Bufo viridis arabicus*) die Auswirkung zu postulierender Modifikationssubstanzen im Eiplasma bemerkbar. Ähnliche matroklone Merkmalsausprägung zeigt sich bei den reziproken Bastarden von *Xenopus fraseri* und *Xenopus muelleri* (LOUMONT & KOBEL 1972).

Die als Bestimmungsmerkmal für die Kaulquappen von Kreuz- und Wechselkröte geltende Ausbildung der zweiten oberen Lippenzähnenreihe (MERTENS 1952) entspricht bei den hier besprochenen Bastardlarven hingegen derjenigen von *Bufo calamita*. Als Mißbildung bei jungen Bastardkröten (Abb. 1) wurde manchmal eine Versteifung eines oder beider Hinterbeine im Kniegelenk gefunden (FLINDT & HEMMER 1967c).

2. Merkmale der Bastardkröten *Bufo calamita* \times *Bufo viridis*

2.1. Metrische Merkmale

Metrische Merkmale, in denen sich die beiden Elternarten Kreuzkröte und Wechselkröte gut unterscheiden, sind vor allem die relative Länge der Hinterbeine insgesamt, die relativen Längen der Tibia und des Fußes, die Länge der Schwimmhaut am Hinterfuß, die relative Länge des 1. und 2. Fingers sowie die relative Ohrdrüsenlänge. Nach der Metamorphose besitzen die jungen Bastardkröten annähernd die Körper/Hinterbein-Proportionen von *Bufo viridis*, wobei sich statistisch kein Unterschied zu den Verhältnissen bei dieser Art sichern läßt (FLINDT & HEMMER 1967c). Die Jungkröten der reziproken Kreuzung zeichnen sich wie in der absoluten Körpergröße auch in jener Proportion durch das *Bufo calamita*-Verhältnis aus (FLINDT & HEMMER 1970b). Die relative Hinterbein-

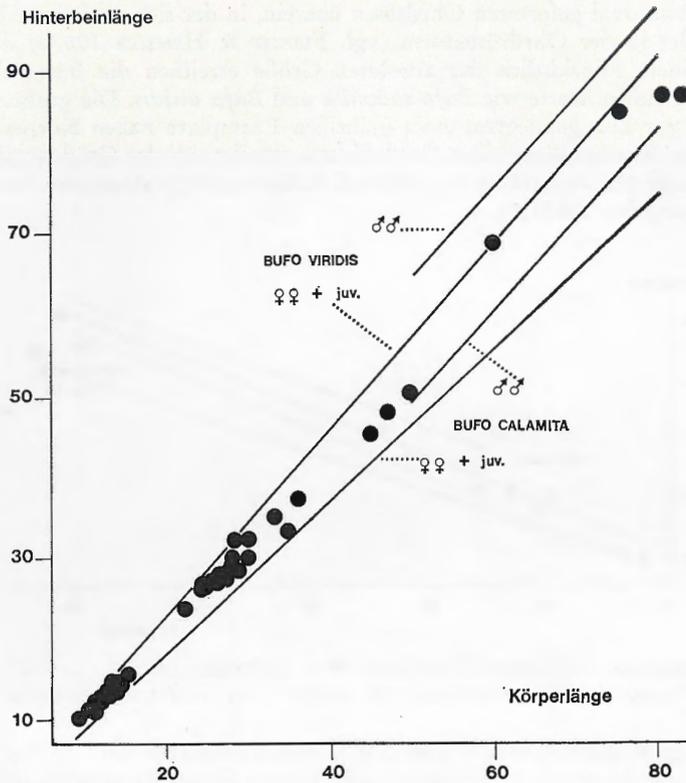


Abb. 2. Diagramm Hinterbeinlänge/Körperlänge: ● = Bastardkröten *Bufo viridis* × *Bufo calamita*; Achsen der Elternarten nach FLINDT & HEMMER (♂) beziehungsweise neu bestimmt (♀ sowie Jungtiere).

Scatter diagram hind leg length/body length: ● = hybrid toads *Bufo viridis* × *Bufo calamita*; axes of the parent species according to FLINDT & HEMMER (♂) or newly determined (♀ and juveniles).

länge der halbwüchsigen und adulten Bastarde bewegt sich im Mittel im intermediären Raum zwischen beiden Elternarten. Offenbar beziehungsweise sicher als ♀ differenzierte Individuen setzen, wie es für die ♀ der Ausgangsformen gilt, das Jugendwachstum linear fort (Abb. 2). Die relative Tibiallänge (Abb. 3) streut gleichfalls hauptsächlich im Zwischenbereich der ♀-Achsen von Kreuzkröte und Wechselkröte, wie es in gleicher Weise für die Fußlänge gilt.

Wie die Kreuzkröte tragen die Bastarde relativ kurze Schwimmhäute am Hinterfuß. Hingegen haben sie wie die Wechselkröte einen bei durchschnittlich großen Individuen etwa 1mm längeren 1. als 2. Finger. Bei den gerade metamorphosierten Jungkröten ist diese Differenz noch nicht zu sichern (FLINDT & HEMMER 1967c). Ebenfalls mit der Wechselkröte stimmt die relative Länge der

großen, etwa oval geformten Ohrdrüsen überein, in der sich die beiden Elternarten außer in der Ohrdrüsenform (vgl. FLINDT & HEMMER 1967b) deutlich unterscheiden. Hinsichtlich der absoluten Größe erreichen die Bastardkröten etwa die gleichen Werte wie *Bufo calamita* und *Bufo viridis*. Die größten vom Verfasser zur Zeit gepflegten, etwa 3jährigen Exemplare haben Körperlängen von 81 und 83 mm. Bis in diese Größenklasse erweist sich das Größenwachstum wie dasjenige der Ausgangsarten (HEMMER & KADEL 1972) als entscheidend vom Nahrungsangebot abhängig.

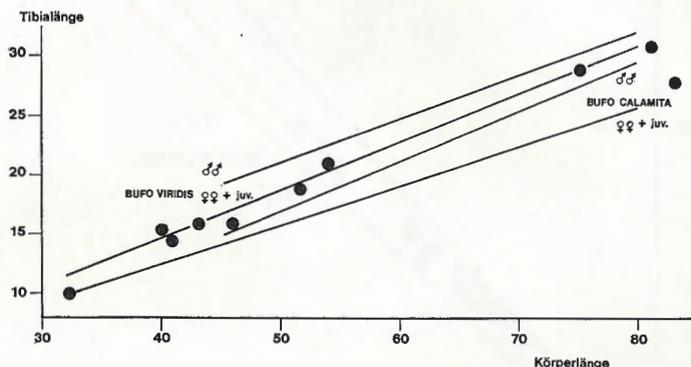


Abb. 3. Diagramm Tibiallänge/Körperlänge: ● = Bastardkröten *Bufo viridis* × *Bufo calamita*; Achsen der Elternarten nach von SECKERT zur Verfügung gestellten Maßen bestimmt.

Scatter diagram tibia length/body length: ● = hybrid toads *Bufo viridis* × *Bufo calamita*; axes of the parent species determined from measurements made available by SECKERT.

2.2. Morphognostische Merkmale

Als am besten zur Trennung von Kreuz- und Wechselkröte geeignete morphognostische Merkmale kommen die Ausbildung eines Rückenbandes, das Zeichnungsmuster und die Zahl der Gelenkhöcker an der längsten Zehe des Hinterfußes in Frage (zum Beispiel FLINDT & HEMMER 1967a, b). In der Rückenbandausprägung zeigt sich eine sehr große Variabilität (Abb. 1, 5), die vom gänzlichen Fehlen einer solchen Linie bis zu einem ganz durchgehenden Band reicht (FLINDT & HEMMER 1967c). Gewöhnlich sind wenigstens Rückenbandteile vorhanden, die jedoch stets blasser ausgefärbt sind als bei der Kreuzkröte und in keinem Fall deren charakteristische schwefelgelbe Linie besitzen. Oft sind diese Stellen kaum viel heller als die Grundfarbe des Rückens, sie können aber auch weißliche Tönung besitzen. Über die relative Rückenbandlänge gibt der Index $\frac{\text{Rückenbandlänge}}{\text{Körperlänge}}$ Aufschluß, der bei Kreuzkröten auf dem Endstadium der Metamorphose (ab vollem Durchbruch der Vorderbeine) $0,72 \pm 0,20$ (Mittel \pm Standardabweichung)

chung) beträgt, bei mitteleuropäischen Wechselkröten 0. Für die Kreuzung *Bufo calamita* × *Bufo v. viridis* ergab sich ein Wert von $0,29 \pm 0,24$, bei der Kreuzung *Bufo calamita* × *Bufo viridis arabicus* ein solcher von $0,28 \pm 0,24$, und bei der Kreuzung *Bufo viridis arabicus* × *Bufo calamita* ein solcher von $0,27 \pm 0,22$ (MIDDELDORF 1970, FLINDT & HEMMER 1970b).

Die Zeichnung besteht gewöhnlich aus gegenüber der Wechselkröte kleineren dunkelgrünen oder graugrünen Flecken und erscheint ziemlich intermediär zwischen normalen Kreuzkröten- und Wechselkrötenmustern (Abb. 1, 5). Die Fleckenzahl im Rückenbereich (ohne Extremitäten) liegt bei gerade metamorphosierenden Bastardkröten mit 32 ± 14 (*Bufo calamita* × *Bufo v. viridis*) beziehungsweise 35 ± 14 (*Bufo calamita* × *Bufo viridis arabicus*) genau in der Mitte

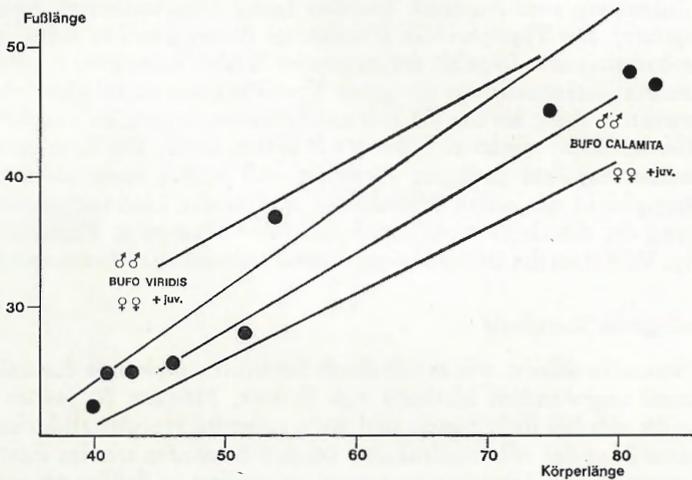


Abb. 4. Diagramm Fußlänge/Körperlänge. Erklärung wie bei Abb. 3.
Scatter diagram foot length/body length: cf. Fig. 3.

zwischen derjenigen der Kreuzkröte (43 ± 12) und derjenigen der Wechselkröte (24 ± 7) (MIDDELDORF 1970, FLINDT & HEMMER 1970b). Die Grundfärbung variiert sehr stark und zeigt normalerweise Olivtöne verschiedener Farbmischung bis hell graugrüne Tönungen. Wie bei der Wechselkröte, aber auch bei stark gefleckten Kreuzkröten, ist ein ausgeprägter physiologischer Farbwechsel zu beobachten. Der Gesamteindruck der Oberseitenfärbung bei ausgewachsenen Tieren ist gewöhnlich mehr wechselkrötenhaft. Die Bauchseite trägt auf grauweißem Untergrund unregelmäßig verteilte dunkle Fleckchen.

Die Gelenkhöcker an der längsten Zehe sind in der Mehrzahl doppelt wie bei *Bufo calamita*, selten einfach wie bei *Bufo viridis*, häufiger aus zwei Anlagen verschmolzen erscheinend (%-Zahlen bei 43 Jungkröten: 79, 2, 19 [FLINDT & HEMMER 1967c]).

2.3. Ethologische Merkmale

Verhaltensunterschiede zwischen Kreuzkröten und Wechselkröten existieren vor allem bei den Fortbewegungsweisen, den Paarungsrufen, der Laichplatzwahl und dem Aktivitätsrhythmus. Während sich Wechselkröten auf dem Land gewöhnlich in Sprüngen fortbewegen, laufen Kreuzkröten in der Regel im Kreuzgang. Bei den Bastarden sind beide Verhaltensweisen zu beobachten, kurze Sprünge überwiegen jedoch. Auch im Schwimmen und Graben verhalten sie sich mehr wie Wechselkröten (Einzeluntersuchungen zu diesen Lokomotionskomplexen bei den Elternarten sind zur Zeit im Gange). Über den Paarungsruf und die Laichplatzwahl sind vorläufig keine Aussagen möglich. Paarungsrufe äußern die Kreuzkröten- und Wechselkröten-♂ nach längerer (über ein Jahr) Laborhaltung auch dann nur höchst selten bis kaum noch, wenn sie durch andere Verhaltensweisen sexuelle Stimmung zum Ausdruck kommen lassen (Anschwimmen, Klammern, Befreiungsrufe). Die Tagesperiodik erwachsener Bastarde erwies sich Gefangenschaftsbeobachtungen zufolge als derjenigen der Wechselkröte etwa entsprechend. Von einem Aktivitätsminimum am späten Vormittag nimmt die Aktivität in den Sommermonaten stetig bis um die Zeit um Sonnenuntergang zu und fällt dann langsam in der Nacht wieder ab (HEMMER & KADEL 1971). Die Kreuzkröte zeigt demgegenüber tagsüber geringere Aktivität und besitzt einen umfangreichen Aktivitätsgipfel in der ersten Nachthälfte, was in der Laichzeit zu schärferer Abgrenzung der einzelnen Aktivitätsphasen führt (FLINDT & HEMMER 1969a). Das übrige Verhalten der Bastardkröten stimmt mit dem der Elternarten überein.

2.4. Serologische Merkmale

Das Serumeiweißbild, wie es sich durch Serumelektrophorese darstellen läßt (zur speziell angewandten Methode vgl. FLINDT, HEMMER & JAEGER 1968), unterscheidet sich bei *Bufo viridis* und *Bufo calamita* grundsätzlich durch eine verschiedene Lage der Albuminfraktion. Bei den Bastarden werden diese beiden jeweils artspezifischen Albumine zusammen ausgebildet, so daß bei guter elektrophoretischer Auftrennung je nach der gewählten Darstellungsweise eine Doppelbande beziehungsweise ein Doppelgipfel in der gleichen Lage resultieren, wie sie durch eine einfache Mischung von Seren beider Elternarten zu erhalten sind (FLINDT & HEMMER 1973). Infolge der Eindeutigkeit dieses Merkmals ist hiermit eine klare Objektivierbarkeit der Bastardnatur eines im Freiland gefangenen, fraglichen Individuums gegeben. Die einzelnen Globulinfraktionen erscheinen im Gegensatz dazu für die Bestimmung eines Bastardpherogramms weniger aussagekräftig, zumal in Mitteleuropa zwei bezüglich einer weit anodisch wandernden Haupt-Globulinfraktion unterschiedliche Serumeiweißstypen bei *Bufo calamita* gefunden wurden (FLINDT & HEMMER 1973).

2.5. Geschlechtsentwicklung

Zur Geschlechtsentwicklung und zur Geschlechtsreife lassen sich bislang nur einige anatomische Befunde und einige Beobachtungen lebender Tiere vorlegen. Infolge der Notwendigkeit, die Bastardkröten so lange wie möglich für verschiedene Beobachtungen und Versuche am Leben zu halten, konnten keine

älteren Exemplare allein zur Untersuchung der Gonadenentwicklung geopfert werden. Seziert wurden nachträglich vier alkoholfixierte Exemplare, die im Alter von etwa einem halben beziehungsweise anderthalb Jahren gestorben waren. Davon besaßen zwei halbjährige Kröten (Tod im November/Dezember) mit Körperlängen um 45 mm makroskopisch für eine halbwüchsige Kröte ziemlich normal erscheinende Ovarien mit enorm großen Fettkörpern. Eine derartige auffällige Fettkörpervergrößerung beschreiben WEISS & ZIEMANN (1959) auch für Bastarde von *Bufo bufo* ♀ mit *calamita* beziehungsweise *viridis* ♂. Ein ähnliches Bild mit gleichfalls großem Fettkörper zeigte sich bei einem etwa 1¹/₂-jährigen Individuum (Körperlänge 51 mm). Bei einem anderen etwa 1¹/₂-jährigen Tier (Körperlänge 54 mm) konnten Reste eines nicht mehr ganz intakten Ovars (zu späte Fixierung des Exemplars) festgestellt werden, das einen außerordentlichen Reichtum des schwarzen Eipigmentes abgab. In allen diesen Fällen handelte es sich also um ♀.

Eine nach der Ausbildung der Finger als ♀ vermutete Bastardkröte (Körperlänge 83 mm) zeigte Ende Dezember 1972 im Alter von etwa 2¹/₂ Jahren an wenigen, aufeinander folgenden Tagen jeweils am frühen Nachmittag ein von ihrem zuvor geäußerten Normalverhalten abweichendes Gebaren. Das Tier suchte im Gegensatz zu sonst eine flache Wasserschale im Terrarium auf und blieb dort sitzen. Durch seinen sehr dicken, dunkel durchschimmernden Bauch bot es ein Bild, das dem laichreifer ♀ glich. Ähnliches zeigte sich nochmals Anfang und Ende Januar. Versuche zur Reaktion dieser Bastardkröte auf Paarungsrufe von *Bufo viridis* und *Bufo calamita*-♂ (vgl. FLINDT & HEMMER 1972) erbrachten keine eindeutigen Ergebnisse. Es wird vermutet, daß es sich hier um ein ovulationsberechtigtes ♀ handelte. Ein Versuch der Verpaarung mit einem Kreuzkröten- oder Wechselkröten-♂ konnte mangels eines zu dieser Zeit gerade klammeraktiven Tieres nicht gemacht werden.

Ein Nachweis eindeutig männlicher erwachsener Bastarde war bei den aus dieser Zucht stammenden Exemplaren nicht zu führen, was jedoch infolge der labilen Geschlechtskonstitution der Kröten (zum Beispiel STOHLER 1928) nicht verallgemeinert werden kann.

Ein Beleg für die Fortpflanzungsfähigkeit der ♀ wird in Zukunft noch zu erbringen sein.

3. Bastardierung im Freiland

3.1. Isolationsmechanismen

Ob sich zwei sympatrisch vorkommende Arten unter natürlichen Bedingungen miteinander durch Bastardierung vermischen hängt davon ab, wie wirksam einer solchen Vermischung entgegenstehende Isolationsmechanismen zwischen den betreffenden Arten sind (FOUQUETTE 1960, MECHAM 1960, MICHALOWSKI 1964, FLINDT & HEMMER, im Druck). Grundsätzlich ist dabei zwischen Vorpaarungs- und Nachpaarungs-Isolationsmechanismen zu unterscheiden. Letztere beziehen sich nach erfolgter Mischpaarung auf die Entwicklungsfähigkeit der Bastarde und eventuelle Vitalitäts- und Fertilitätssenkungen, wie sie sich bei der hier besprochenen Bastardierung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* in der Entwick-

lungsfähigkeit der Larven der einen Kreuzungsrichtung und der Entwicklungsbeeinträchtigung eines Teiles der Larven der reziproken Kreuzung manifestieren. Unter Vorpaarungs-Isolationsmechanismen sind hingegen alle diejenigen Faktoren zu verstehen, die das Zustandekommen der Mischpaarung selbst erschweren.

Zeitliche Isolation, die bei Amphibien mit der Reaktion auf Steuerfunktion besitzende klimatische Faktoren im Zusammenhang steht und mit jenen zusammen als ein einheitlicher Komplex aufzufassen ist (FLINDT & HEMMER, im Druck), spielt bei den beiden Arten Kreuzkröte und Wechselkröte, die in Mitteleuropa sich weitgehend deckende Laichzeiten besitzen, kaum eine Rolle. Ihre Bedeutung wird aber bereits im Blick auf die dritte europäische *Bufo*-Art, die Erdkröte (*Bufo bufo*), verständlich. Im Rhein-Main-Gebiet laicht diese ab Temperaturen um 6° C (RÜHMEKORF 1958); ihre Laichzeit beginnt hier nach langjähriger Erfassung in der Zeit zwischen dem 23. März und dem 15. April (RÜHMEKORF 1958, FLINDT & HEMMER, im Druck). Die beiden anderen Arten beginnen mit ihrer Laichzeit erst bei Temperaturen um 10° C, im Rhein-Main-Gebiet je nach Temperatur- und Feuchtigkeitsverlauf des Frühjahrs zwischen dem 25. März und dem 28. April (FLINDT & HEMMER 1967a, im Druck). So kann je nach den klimatischen Umständen die Laichzeit aller drei Arten einerseits ganz zusammenfallen, andererseits kann es nach Beendigung der Erdkröten-Laichzeit noch bis zu zwei Wochen bis zum Beginn der Laichzeit von Kreuzkröte und Wechselkröte dauern. In der Regel gibt es ein Überschneiden der Laichdaten höchstens um wenige Tage (FLINDT & HEMMER, im Druck). So reicht diese zeitliche Isolation gewöhnlich aus, die Wahrscheinlichkeit einer Verpaarung Erdkröte \times Kreuzkröte oder Erdkröte \times Wechselkröte stark herabzusetzen.

Die freie Durchmischung von Kreuzkröten und Wechselkröten an einem gemeinsamen Laichplatz wird durch einen anderen zeitlichen Isolationsmechanismus eingeschränkt, nämlich durch die unterschiedliche Tagesperiodik beider Arten. Wie FLINDT & HEMMER (1969a) belegen konnten, beginnt die Laichplatzaktivität der Wechselkröte, die sich in Anschwimmen, Klammern, Unkreaktion und Paarungsruf äußert, bereits am späten Vormittag. Bei Einbruch der Dämmerung nimmt sie deutlich zu, erreicht in den Abend- und frühen Nachtstunden ihr Maximum und klingt dann nur langsam wieder ab. Die Kreuzkrötenaktivität beginnt bei normalen Frühjahrstemperaturen erst mit fallender Dämmerung in der Zeit um Sonnenuntergang ziemlich schlagartig und steigt rasch zu einem Aktivitätsgipfel an. So kommt es, daß in der Zeit von zwei Stunden bis zu einer Stunde vor Sonnenuntergang praktisch nur sexualaktive Wechselkröten zu beobachten sind, und sich erst in der letzten Stunde vor Sonnenuntergang ein zunehmender Kreuzkrötenanteil bemerkbar macht (FLINDT & HEMMER 1969a). In der Zeit davor kann es demgemäß normalerweise nur zu reinen Wechselkrötenpaarungen kommen; der Zeitabschnitt, in dem *Bufo viridis* und *Bufo calamita* gemeinsam laichplatzaktiv sind, in dem also eine Bastardierung möglich ist, umfaßt insgesamt nur einen Teil der Wechselkröten-Aktivitätsphase.

Die Laichplatz-Isolation als ökologischer Faktor beinhaltet die Unterschiede in der Wahl der Laichbiotope durch die einzelnen Arten. Augenfällig wird eine derartige Isolation im Vergleich der Erdkröte mit den beiden anderen Arten, nachdem erstere in der Regel in Gewässern im Wald oder in Parks beziehungsweise in deren unmittelbarer Nähe laicht, letztere sich aber an Tümpeln in der

offenen Landschaft sammeln. Dort besteht hinsichtlich der bevorzugten Wassertiefe, in der der Laich abgesetzt wird, wieder ein Unterschied zwischen *Bufo calamita* und *Bufo viridis*. Kreuzkröten laichen meist in Wassertiefen von weniger als 10 cm, Wechselkröten in solchen zwischen 20 und 30 cm (HEMMER & KADEL 1970); bei Erdkröten liegt die gewählte Wassertiefe in der Regel zwischen 20 und 60 cm (HEUSSER 1958, RÜHMEKORF 1958).

Ein weiterer Komplex möglicher Isolationsmechanismen, der von FLINDT & HEMMER (im Druck) als Mechanismen der Vergesellschaftungs-Isolation bezeichnet wurde, umfaßt Verhaltensreaktionen zwischen den Individuen am Laichplatz. Bei den hier behandelten Arten spielt dabei der verschiedene Paarungsruf eine gewisse Rolle, der beide selektiv zu Laichplätzen führt, an denen sich durch den Rufbeginn einiger dorthin geratener Individuen Rufzentren gebildet haben (FLINDT & HEMMER 1972). Sind aber Kreuzkröten und Wechselkröten zusammen am gleichen Platz vorhanden, so haben die Paarungsrufe offenbar kaum noch eine isolierende Funktion. Vielmehr werden dann nach dem Versuch- und Irrtum-Prinzip der Geschlechtererkennung über die Unkrektion Individuen beider Arten in den gemeinsamen Laichplatzbetrieb integriert (FLINDT & HEMMER, im Druck).

Der Bastardierung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* stehen insgesamt also einige Vorpaarungs-Isolationsmechanismen entgegen, die jedoch nur eine Einschränkung der freien Vermischung beider Arten, aber keine totale Isolation zur Folge haben können. Ihre gemeinsame Wirksamkeit läßt sich mit dem Isolationsindex A quantitativ zum Ausdruck bringen, der die Abweichung der Zahl tatsächlich an einem Laichplatz gefundener Mischpaare von der bei zufallsverteilter Durchmischung beider Arten zu erwartenden Zahl von Mischpaaren beinhaltet (Index A = $\frac{\text{gefundene}}{\text{erwartete}}$ Mischpaare; FLINDT & HEMMER, im Druck).

FLINDT & HEMMER fanden während fünf Beobachtungsjahren in einer aus etwa 88% Kreuzkröten und 12% Wechselkröten zusammengesetzten Krötenpopulation bei Bauschheim im Mittel 86% Kreuzkrötenpaare, 8% Wechselkrötenpaare und 6% Mischpaare beider Kreuzungsrichtungen, während bei zufälliger Durchmischung 21% Mischpaare zu erwarten gewesen wären. Der Isolationsindex A besitzt somit in diesem Fall den Wert 0,29, zeigt also eine deutliche Einwirkung der Isolationsmechanismen an.

3.2. Nachweis natürlicher Bastardierung

Wie erwähnt, wurden Mischpaare von Kreuzkröten und Wechselkröten im Freiland relativ oft gefunden, und zwar nicht nur im Rhein-Main-Gebiet (FLINDT & HEMMER 1967c), sondern auch in der Umgebung von Halle (HERTWIG 1953) und in Polen, von wo RZEPECKI (1965) einen Einzelfund von 20% Mischpaaren erwähnt. Daß diese Paare auch normal ablaichen, geht aus den wiederholten Funden von Laichschnüren hervor, aus denen sich durchweg Larven mit den typischen Mißbildungen der Kreuzungsrichtung *Bufo viridis* × *Bufo calamita* (vgl. oben) entwickelten. Die Entwicklung von Larven der reziproken Kreuzung ist im Freiland infolge Fehlens auffälliger Kennzeichen schwerer zu verfolgen. Sie findet ab und zu jedoch offenbar mit Erfolg statt, da adulte Kröten



Abb. 5. Erwachsene Bastardkröte *Bufo viridis* × *Bufo calamita* (Alter 3 Jahre, Körperlänge 83 mm) aus einer Laborzucht.

Laboratory-bred adult hybrid toad *Bufo viridis* × *Bufo calamita* (age 3 years, body length 83 mm).

gefunden wurden, die in sämtlichen morphologischen Merkmalen in Abweichung von den Elternarten Übereinstimmung mit den im Labor gezüchteten Bastarden zeigen (zum Beispiel FLINDT & HEMMER 1967c, 1968; Abb. 6). Leider war es für solche, immerhin sehr seltenen Exemplare noch nicht möglich, die erst neuerlich entdeckte serologische Diagnose (FLINDT & HEMMER 1973) zu stellen, die auch letzte Zweifel an ihrer Bastardnatur beseitigen würde. Hingegen konnte bereits auf serologischem Weg ausgeschlossen werden, daß es sich bei in Krötenpopulationen des Rhein-Main-Gebietes auftauchenden Wechselkröten mit Rückenbändern um ausgesetzte Tiere aus dem östlichen Mittelmeerraum handelt, die ebenfalls meist schwache Rückenbänder tragen (FLINDT & HEMMER 1969b). Gleiche Ausschlußmöglichkeit gilt für nordafrikanische Wechselkröten, die in ihren sonstigen Merkmalen den Bastarden teilweise recht ähnlich sind.

In Ergänzung des die Wirksamkeit der Vorpaarungs-Isolationsmechanismen zum Ausdruck bringenden Isolationsindex A wurde von FLINDT & HEMMER (im Druck) ein Isolationsindex B entwickelt, der mit dem Verhältnis $\frac{\text{gefundene}}{\text{erwartete}}$ Bastarde die Wirksamkeit aller vorhandenen Isolationsmechanismen (Vorpaarungs- + Nachpaarungsmechanismen) zu quantifizieren hilft. Die vor der Verfügbarkeit der genannten serologischen Diagnosemethode vielfach höchst unsichere Ansprechbarkeit einzelner Kröten als F₁-Bastarde erlaubte bisher noch nicht, einen genaueren Wert für diesen Index zu errechnen. Im Blick auf über 500

morphologisch von FLINDT & HEMMER (1967a, b) studierte Kreuzkröten und Wechselkröten aus Populationen zwischen Rüsselsheim-Bauschheim und Mainz-Bischofsheim, in denen knapp $\frac{1}{2}$ % Bastardkröten entsprechende Individuen gefunden wurden, ist aber ein Wert kaum über der Größenordnung 0,02 zu erwarten. Er läge damit etwa im gleichen Bereich, ja sogar noch unterhalb solcher Werte, die nach Angaben von THORNTON (1955) und VOLPE (1960) mit 0,03-0,05 für nordamerikanische Mischpopulationen von *Bufo w. woodhousei* und *Bufo valliceps* beziehungsweise von *Bufo valliceps* und *Bufo woodhousei fowleri* berechnet wurden (FLINDT & HEMMER, im Druck).

3.3. Introgression

Im Falle der Fertilität von Bastarden kann es zur Introgression, zum Einfließen von Genmaterial der einen in den Gesamtgenbestand der Population der zweiten beteiligten Art über Rückkreuzung mit Individuen einer der beiden Elternarten kommen. Dies kann im Extrem zur Verwischung der Artgrenzen, zur Entstehung einer mehr oder minder einheitlichen Mischpopulation führen, und es mag sich andererseits lediglich in sporadischem Auftreten einzelner Leitmerkmale der einen Art bei Exemplaren der anderen äußern. Mit letzterem Fall ist besonders dann zu rechnen, wenn F_1 -Bastarde zumindest beschränkt fertil sind, aber nur einen sehr geringen Anteil an der Gesamtpopulation stellen. Bei den Bastarden *Bufo viridis* \times *Bufo calamita* ist die Fertilität im Laborversuch zwar

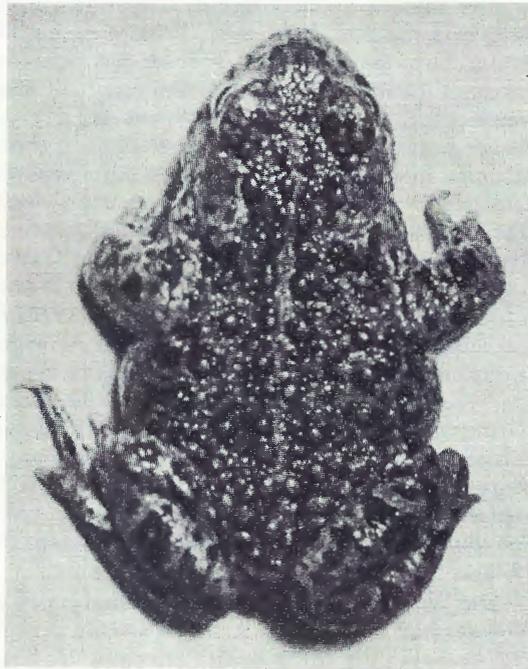


Abb. 6. In einer Mischpopulation von Kreuzkröten und Wechselkröten im Raum Mainz-Bischofsheim — Rüsselsheim-Bauschheim gefangenes erwachsenes, mutmaßliches Bastardkröten-♂. (Kopie von Farbdia.)

Putative hybrid toad (adult ♂) caught in a mixed population of natterjacks and green toads in the Mainz-Bischofsheim — Rüsselsheim-Bauschheim area. (Copy of colour slide.)

noch nicht nachgewiesen, die genannten morphologischen Ergebnisse und Verhaltensbeobachtungen sprechen aber doch für eine annähernd normale Entwicklung zumindest der Ovarien. Die große Bastardseltenheit im Freiland läßt den letztgenannten Typ der Introgression erwarten. Die in Krötenpopulationen im Rhein-Main-Gebiet von FLINDT & HEMMER (zum Beispiel 1969b, c) erhaltenen morphologischen Befunde weisen auf ein tatsächliches Vorliegen einer derartigen Situation hin. Bei der ursprünglich rückenbandlosen mitteleuropäischen Wechselkröte fand sich in einer kleinen Population bei Gensingen, für deren Zusammensetzung die wesentliche Rolle zufälliger Populationswellen aufgedeckt werden konnte, in drei aufeinanderfolgenden Jahren eine starke Häufigkeitszunahme von Individuen mit schwachen Rückenbändern oder zumindest deutlichen Spuren davon (von ca. 6% über ca. 17% auf ca. 33%). Aus dem Vergleich unterschiedlich großer und unterschiedlich aus beiden Arten zusammengesetzter Populationen und der Berücksichtigung der verschiedenen Tagesperiodik (vgl. oben) ließ sich der Schluß ziehen, mit dem vergleichende Populationsuntersuchungen im Einklang stehen, daß hoher Wechselkrötenanteil und geringe Populationsgröße die Stabilität der Gesamtpopulation senken, geringer Wechselkrötenanteil und hohe Populationsgröße sie aber heben; introgressive Hybridisation wird durch hohen *Bufo viridis*-Anteil begünstigt (FLINDT & HEMMER 1969c).

4. Hinweise auf phylogenetische Beziehungen zwischen der Kreuzkröte und der Wechselkröte

Der Versuch, anhand der hier dargelegten Ergebnisse zur Bastardierung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis*, besonders im Vergleich zu den Arbeiten von BLAIR, Aussagen über den Grad der phylogenetischen Trennung dieser beiden Arten zu machen, bringt eine Reihe von Schwierigkeiten mit sich. BLAIR (1970) wies Kreuzbarkeit von *Bufo viridis* mit Angehörigen verschiedener nordamerikanischer Artengruppen der Gattung *Bufo* nach; ebenso ist diese Art, wie auch *Bufo calamita*, in einer Richtung mit *Bufo bufo* bastardierbar (zum Beispiel WEISS & ZIEMANN 1959). Das Ergebnis der Kreuzung *Bufo v. viridis* × *Bufo calamita* läge damit auf dem Niveau dieser recht allgemeinen Bastardierungsfähigkeit mit Arten des schmalschädelligen Komplexes der Gattung. Auch ein Erfolg in beiden Kreuzungsrichtungen, wie er für *Bufo viridis arabicus* × *Bufo calamita* gefunden wurde, ist nach den Befunden von BLAIR (1970) für die Wechselkröte noch mit Angehörigen mancher nordamerikanischer Artengruppen möglich. Dieser Befund unterschiedlichen Ausfalls der Kreuzungsexperimente mit *Bufo calamita* und verschiedenen Unterarten von *Bufo viridis* weist aber auf Unterschiede des Differenzierungsstadiums innerhalb der Art *Bufo viridis* hin. Die mitteleuropäische Form hat sich offenbar phylogenetisch weiter von *Bufo calamita* entfernt als die südwestasiatische. Diese Deutung deckt sich mit der Kombination morphologischer Merkmale, die gleichfalls für engere Beziehungen von *Bufo viridis arabicus* als von *Bufo viridis viridis* zu *Bufo calamita* spricht (FLINDT & HEMMER 1968, 1970).

Die Wirksamkeit der Isolationsmechanismen bei der natürlichen Bastardierung der hier behandelten Arten ist sowohl bezüglich des Isolationsindex A, als auch bezüglich des Index B mit derjenigen der Kreuzung von *Bufo valliceps* mit

zwei verschiedenen Unterarten von *Bufo woodhousei* vergleichbar (siehe oben), das heißt, mit einer Kreuzung von Angehörigen zweier verschiedener Artengruppen. Dies würde also ebenfalls eine relativ lange phylogenetische Trennung von *Bufo v. viridis* und *Bufo calamita* vermuten lassen, nachdem BLAIR (1965) annimmt, daß die Aufspaltung in die Artengruppen ein Ereignis des Tertiärs, die Differenzierung innerhalb der Artengruppen aber ein solches des Pleistozäns gewesen sei. Andererseits rücken die als Introgression zu deutenden Populationsbefunde die beiden Arten Kreuzkröte und Wechselkröte wieder näher zusammen. Introgressionen größeren Umfangs wurden für die *americanus*-Artengruppe beschrieben (vgl. Literaturzusammenstellung bei FLINDT & HEMMER, im Druck), wobei auch *Bufo woodhousei* beteiligt ist, die nach BLAIR (1965) bereits aus der ersten von in möglicherweise vier pleistozänen Zeitniveaus aufeinander folgenden phylogenetischen Dichotomien innerhalb dieser Gruppe hervorgegangene Art. Für diese sich leicht introgressiv hybridisierenden Formen, für die einerseits voller Artrang angesetzt, andererseits die Diskussion um den Status lediglich als ökologische Subspecies (CORY & MANION 1955) geführt wurde, erscheint es vielleicht sinnvoll, gleichermaßen von Semispecies zu sprechen (FLINDT & HEMMER, im Druck).

Der Grad der Trennung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* ist, soweit er sich aus der Bastardierung dieser beiden Arten entnehmen läßt, in systematischer Hinsicht also zwischen demjenigen der Einzelformen der *americanus*-Gruppe und demjenigen einander benachbarter Artengruppen anzusetzen. Bei der — völlig hypothetischen — Annahme ähnlicher Evolutionsgeschwindigkeit bei diesen eurasiatischen wie bei den nordamerikanischen *Bufo*-Arten wäre dann die Aufspaltung der *viridis*-Gruppe in ihre rezenten Arten als relativ altes Ereignis anzusetzen. Der Fossilnachweis der dieser Gruppe ebenfalls zugehörigen Art *Bufo raddei* in der wohl end-mindelszeitlichen Fauna von Choukoutien (BIEN 1934) mag durchaus als Stütze für die Annahme einer schon im Altpleistozän begonnenen Formbildung angesehen werden.

Zusammenfassung

Es wird ein Überblick über die bisherige Kenntnis der Bastardierung von Kreuzkröten (*Bufo calamita*) und Wechselkröten (*Bufo viridis*) gegeben. Für im Labor gezüchtete Bastarde werden die Larvalentwicklung, Larvenmißbildungen, metrische, morphognostische, ethologische und serologische Merkmale der metamorphosierten Kröten im Vergleich zu den Elternarten und die Geschlechtsentwicklung beschrieben. Für die Bastardierung im Freiland werden Isolationsmechanismen, Nachweise im Rhein-Main-Gebiet und die Frage der Introgression behandelt. Anhand der Ergebnisse der Bastardierung wird im Vergleich zur Situation bei anderen Arten des Genus *Bufo* die phylogenetische Trennung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* diskutiert.

Summary

A survey is given of what is known to date of the hybridization of natterjacks (*Bufo calamita*) and green toads (*Bufo viridis*). The larval development, malformations of tadpoles, the metrical, morphognostic, ethological and serological characteristics of the hybrid toads after metamorphosis compared with those of the parent species and

the sexual development of laboratory-bred hybrids are described. Isolation mechanisms for hybridization in nature as well as demonstrations of its occurrence in the Rhein-Main area and the question of introgression are dealt with. The phylogenetic separation of *Bufo calamita* and *Bufo viridis* compared to the situation in other species of the genus *Bufo* is discussed in the light of the results of hybridization.

Schriften

- BIEN, M. N. (1934): On the fossil Pisces, Amphibia and Reptilia from Choukoutien Localities 1 and 3. — *Palaeont. Sinica*, Ser. C., 10 (1): 1-24. Peking.
- BLAIR, W. F. (1959): Genetic compatibility and species groups in U. S. toads (*Bufo*). — *Texas J. Sci.*, 11: 427-453.
- — — (1961): Further evidence bearing on intergroup and intragroup genetic compatibility in toads (genus *Bufo*). — *Texas J. Sci.*, 13: 163-175.
- — — (1965): Amphibian speciation. In: WRIGHT, H. E. & FREY, D. G. (Ed.): *The Quaternary of the United States*, Pt. 2, Biogeography, pp. 543-556.
- — — (1970): Genetically fixed characters and evolutionary divergence. — *Amer. Zool.*, 10: 41-46.
- CORY, L. & MANION, J. J. (1955): Ecology and hybridization in the genus *Bufo* in the Michigan-Indiana region. — *Evolution*, 9: 42-51.
- CUELLAR, H. S. (1971): Levels of genetic compatibility of *Rana areolata* with southwestern members of the *Rana pipiens* complex (Anura: Ranidae). — *Evolution*, 25: 399-409.
- FLINDT, R. & HEMMER, H. (1967a): Ökologische und variationsstatistische Untersuchungen an einer *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Population. — *Zool. Jb., Syst.*, 94: 162-186. Jena.
- — — (1967b): Variation und wahrscheinliche Hybridisation in einer *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Population. — *Zool. Beitr., N. F.*, 13: 149-160.
- — — (1967c): Nachweis natürlicher Bastardierung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis*. — *Zool. Anz.*, 178: 419-429.
- — — (1968): Über *Bufo viridis* im Vorderen Orient. — *Senckenbergiana biol.*, 49: 99-106. Frankfurt am Main.
- — — (1969a): Circadiane Aktivität von *Bufo viridis* LAUR. und *Bufo calamita* LAUR. während der Laichzeit. — *Verh. dtsh. zool. Ges. Innsbruck*, 1968: 283-290.
- — — (1969b): Wechselkröten (*Bufo viridis*) mit Rückenband aus einer Population im Rhein-Main-Gebiet. — *Salamandra*, 5: 18-22. Frankfurt am Main.
- — — (1969c): Vergleichende Untersuchung zum Aufbau zweier unterschiedlich zusammengesetzter *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Populationen. — *Zool. Beitr., N. F.*, 15: 219-235.
- — — (1970a): Vergleichende Untersuchungen über das Larval- und Postmetamorphose-Wachstum von *Bufo calamita* LAUR., *Bufo viridis* LAUR. und deren Bastarden. — *Z. wiss. Zool.*, 181: 317-330. Jena.
- — — (1970b): Kreuzungsversuche mit *Bufo calamita*, *Bufo viridis viridis* und *Bufo viridis arabicus* (Amphibia, Bufonidae). — *Salamandra*, 6: 94-98. Frankfurt am Main.
- — — (1972): Untersuchungen zur Reaktion von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* auf arteigene Rufe. — *Biol. Zbl.*, 91: 597-600.

- — — (1973): Die Bedeutung des Serumeiweißbildes zur Diagnose von *Bufo calamita* LAUR., *Bufo viridis* LAUR. und deren Bastarden (Amphibia, Bufonidae). — *Experientia*, **29**: 361-364.
- — — : Bastardierung und Introgression bei Amphibien. — Ber. phylogenet. Sympos. Freiburg 1971. [Im Druck.]
- FLINDT, R., HEMMER, H. & JAEGER, R. (1968): Das Serumeiweißbild mitteleuropäischer Anuren. — *Zool. Jb. Physiol.*, **74**: 155-163.
- FLINDT, R., HEMMER, H. & SCHIPP, R. (1968): Zur Morphogenese von Mißbildungen bei Bastardlarven *Bufo calamita* ♀ × *Bufo viridis* ♂: Störungen in der Ausbildung des Axialskeletts. — *Zool. Jb. Anat.*, **85**: 51-71.
- FOUQUETTE, M. F. (1960): Isolating mechanisms in three sympatric treefrogs in the Canal Zone. — *Evolution*, **14**: 484-497.
- HEMMER, H. & KADEL, K. (1970): Zur Laichplatzwahl der Kreuzkröte (*Bufo calamita* LAUR.) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* LAUR.). — *Aquaterra*, **7**: 123-127. Biberist.
- — — (1971): Beobachtungen zum Aktivitätsrhythmus von Kreuzkröten (*Bufo calamita*), Wechselkröten (*Bufo viridis*) und deren Bastarden. — *Salamandra*, **7**: 149-152. Frankfurt am Main.
- — — (1972): Gewichtsstatus und Wachstumsverlauf bei der Kreuzkröte (*Bufo calamita* LAUR.). — *Forma et functio*, **5**: 113-120.
- HERTWIG, G. (1918): Kreuzungsversuche an Amphibien: 1. Wahre und falsche Bastarde. *Arch. mikrosk. Anat.*, **91**: 203-271.
- — — (1953): Das Auftreten eines Chordoms bei einer Krötenbastardlarve und die möglichen Ursachen seiner Entstehung. — *Zbl. allg. Path. u. path. Anat.*, **91**: 56-64.
- HERTWIG, G., WEISS, I. & ZIEMANN, C. (1959): Unterschiedliche Ergebnisse reziproker Kreuzungen der drei europäischen Krötenarten unter besonderer Berücksichtigung ihrer Kern- und Zellgrößen. — *Biol. Zbl.*, **78**: 675-702.
- HEUSSER, H. (1958): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz, I. — *Behaviour*, **12**: 208-232.
- KÜHN, E. (1972): Histologische Untersuchungen an Larvenmißbildungen bei *Bufo calamita* und *Bufo viridis*. — Staatsexamensarbeit Univ. Mainz (unpubl. Ms.).
- LITTLEJOHN, M. J. & OLDHAM, R. S. (1968): *Rana pipiens* complex: Mating call structure and taxonomy. — *Science*, **162**: 1003-1005.
- LOUMONT, C. & KOBEL, H. R. (1972): Phénotypes matroclines des hybrides réciproques entre *Xenopus fraseri* (BOULENGER) et *Xenopus muelleri* (PETERS). — *Rev. Suisse Zool.*, **79**: 1077-1090
- MECHAM, J. S. (1960): Introgressive hybridization between two southeastern treefrogs. — *Evolution*, **14**: 445-457.
- MERTENS, R. (1952): Kriechtiere und Lurche. — Kosmos-Naturführer. Stuttgart (Franckh).
- MICHALOWSKI, J. (1964): Isolationsmechanismen und Bastardierungsmöglichkeiten bei den Amphibien. — *Biol. Zbl.*, **83**: 561-585.
- MIDDELDORF, U. (1970): Artbastarde bei Anuren und ihre Körperzeichnung, unter spezieller Berücksichtigung der Bastarde von Kreuz- und Wechselkröte (*Bufo calamita* und *Bufo viridis*). — Staatsexamensarbeit Univ. Mainz (unpubl. Ms.).

- MOORE, J. A. (1955): Abnormal combinations of nuclear and cytoplasmic systems in frogs and toads. — *Advanc. Genet.*, 7: 139-182.
- — — (1964): Diploid and haploid interracial hybrids in *Rana pipiens*. — *Proc. XI. internat. Congr. Genet.*, 1964: 431-436.
- — — (1967a): Diploid and haploid hybridization of different populations of the *Rana pipiens* complex, 1. Experiments with females from Mexico. — *J. exper. Zool.*, 165: 1-20.
- — — (1967b): Diploid and haploid hybridization of different populations of the *Rana pipiens* complex, 2. Experiments with females from Oklahoma. — *J. exper. Zool.*, 165: 461-474.
- POST, D. D. & PETTUS, D. (1966): Variation in *Rana pipiens* (Anura: Ranidae) of eastern Colorado. — *Southwest. Naturalist*, 11: 476-482.
- — — (1967): Sympatry of two members of the *Rana pipiens* complex in Colorado. — *Herpetologica*, 23: 323.
- RÜHMEKORF, E. (1958): Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salientia. I. Abhängigkeit der Laichabgabe von Außenfaktoren. — *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 47: 1-19.
- RZEPECKI, J. (1965): New, especially rich locality of *Bufo calamita* LAUR. in Michalowo (Bialystok woivodeship). — *Przeegl. Zool.*, 9: 46-51.
- SCHIPP, R., HEMMER, H. & FLINDT, R. (1968): Vergleichende licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Chordomen von Krötenbastardlarven. — *Beitr. path. Anat.*, 138: 109-133.
- STOHLER, R. (1928): Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen mitteleuropäischer Kröten (*Bufo viridis* LAUR., *Bufo calamita* LAUR., *Bufo vulgaris* LAUR.). — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 7: 400-475.
- THORNTON, W. A. (1955): Interspecific hybridization in *Bufo woodhousei* and *Bufo valliceps*. — *Evolution*, 9: 455-468.
- VOLPE, E. P. (1960): Evolutionary consequences of hybrid sterility and vigor in toads. — *Evolution*, 14: 181-193.
- WEISS, I. (1960): Umwandlung von Dysnothoi der Bastardkombination *Bufo calamita* × *Bufo viridis* in Eunothoi durch experimentelle Verdoppelung des mütterlichen Genoms. — *Roux' Arch. Entwickl.-Mech.*, 152: 552-564.
- WEISS, I. & ZIEMANN, C. (1959): Erwachsene Bastarde einheimischer Kröten. — *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, math.-nat. R.*, 6: 795-798.

Verfasser: Dr. HELMUT HEMMER, Institut für Physiologische Zoologie, 6500 Mainz, Saarstraße 21.