

Fortpflanzung, Wachstum und Trockenschlaf des Afrikanischen Grabfrosches (*Pyxicephalus adspersus* TSCHUDI, 1838) im Labor

ALEXANDER HAAS

Abstract

Reproduction, growth, and estivation of the African bullfrog (Pyxicephalus adspersus TSCHUDI, 1838) in the laboratory.

Captive breeding of *Pyxicephalus adspersus* was achieved by simulating natural (dry season dormancy, rainfalls) and applying artificial (LH-RH hormone) stimuli. Larval development is very fast: GOSNER stage 42 and 46 were reached by the first individuals in only 13 and 17 days, respectively (29 ± 1 °C). Unbranched long gill filaments is a conspicuous feature of early larval stages, and blue iridescence of the dorsum is characteristic for later stages. Larval keratodont row formula is $2(3+3)/3$ or $2(2+2)/3$. Larvae congregate in the aquarium and feed almost exclusively from the bottom of the tank. The largest larvae measured 68.6 mm total length (stage 41). Mean size at metamorphosis (stage 46) is 22.4 mm ($n = 10$). The pattern of longitudinal skin ridges on the dorsum of the animals does not change during ontogeny and is characteristic for each individual. Under the conditions described, the growth rates of both sexes are the same up to a body length of about 7 cm. A prolonged growth phase in males and a decrease of growth rate in females beyond 7 cm body length contribute to the pronounced sexual dimorphism in these frogs. Conditions for successful estivation in captivity are described.

Key words: Anura: Ranidae: *Pyxicephalus adspersus*; reproduction; care in captivity; larval growth; metamorphosis; postmetamorphic growth; oral disk; sexual dimorphism; estivation.

Zusammenfassung

Die Fortpflanzung von *Pyxicephalus adspersus* wurde durch Simulation natürlicher (Trockenschlaf, Beregnung) und Anwendung künstlicher (LH-RF Hormon) Stimuli erreicht. Die Entwicklung der Larven verlief sehr schnell: GOSNER Stadium 42 und 46 wurden von einem Tier bereits 13 beziehungsweise 17 Tagen nach der Eiablage erreicht (29 ± 1 °C). Auffallend bei gerade geschlüpften Larven sind die fingerförmigen, unverzweigten, externen Kiemen. Später in der Entwicklung kennzeichnet insbesondere ein deutlich blau irisierender Rücken die Larven von *P. adspersus*. Die Hornzähne des Mundfeldes sind in $2(3+3)/3$ oder $2(2+2)/3$ Reihen angeordnet. Wie im Freiland bilden die Larven auch im Aquarium Schwärme. Die Larven erreichten eine Gesamtlänge von maximal 68,6 mm. Bei der Metamorphose (Stadium 46) messen die Tiere durchschnittliche 22,4 mm ($n = 10$). Das Muster longitudinaler, dorsaler Hautleisten verändert sich während der Ontogenese nicht und kann als individuelles Erkennungsmerkmal genutzt werden. Unter den beschriebenen Bedingungen waren die Wachstumsraten beider Geschlechter bis zu einer Körperlänge von ungefähr 7 cm gleich. Ein längeres Anhalten des anfänglich raschen Wachstums bei Männchen und eine Verlangsamung der Wachstumsrate der Weibchen tragen ab circa 7 cm Körperlänge zum extremen Sexualdimorphismus von *P. adspersus* bei. Die Bedingungen zur Durchführung einer Trockenruhe werden erläutert.

Schlagwörter: Anura: Ranidae: *Pyxicephalus adspersus*; Fortpflanzung; Haltung; Wachstum; Wachstum der Larven; Mundscheibe; Sexualdimorphismus; Trockenschlaf.

1 Einleitung

Das Verbreitungsgebiet der Grabfrösche aus der Gattung *Pyxicephalus* liegt im Afrika südlich der Sahara (PASSMORE & CARRUTHERS 1979, WAGER 1986, LAMBIRIS 1989, CHANNING et al. 1994). Es werden derzeit zwei Arten unterschieden: *Pyxicephalus adspersus* und *P. edulis* (CHANNING et al. 1994). Die Art *P. adspersus* ist für ihren ausgeprägten Sexualdimorphismus bekannt (Abb. 1). Die Männchen werden bis über 20 cm lang, während die Weibchen in der Regel 10 cm, selten 13 cm Körperlänge erreichen. Adulte Männchen entwickeln überdies einen auffallend massigen Kopf.

P. adspersus pflanzt sich nach ausgiebigen Regenfällen (VAN DIJK 1982) in flachen, temporären Gewässern fort. Gelaicht wird in der Regel tagsüber. Die Männchen sind hierbei territorial und aggressiv (BALINSKY & BALINSKY 1954, GROBLER 1972, PICKER 1983, HAAGNER 1990). Jungtiere haben eine kontrastreiche Zeichnung mit unregelmäßigen Flecken auf leuchtend grünem Grund (Abb. 2). Ein gelblich-grüner Medianstreifen ist sehr deutlich ausgebildet. Bis zur Geschlechtsreife verblasen die Kontraste, die Tiere werden dunkler und der Rückenstreifen verschwindet. Männchen sind dorsal fast einheitlich olivgrün, mit Ausnahme von weißlichen Aufhellungen an den dorsolateralen Hautleisten insbesondere im Bereich der Schulterblätter. In der Achselgegend sind sie kräftig gelblich bis orange gefärbt. Der Rücken beider Geschlechter ist mit derben longitudinalen Hautleisten versehen.

P. edulis unterscheidet sich von *P. adspersus* in mehreren Merkmalen (CHANNING et al. 1994): Der Sexualdimorphismus ist weniger ausgeprägt. Männchen erreichen meist nur 12 cm Körperlänge (PARRY 1982, eig. Beob.). Das Ablachen findet vorwiegend nachts statt und territoriales Aggressionsverhalten zwischen Männchen am Laichplatz ist für diese Art unbekannt. Die Fleckenzeichnung und der mediale Rückenstreifen sind bei Adulti beider Geschlechter vorhanden. In der Rückenzeichnung überwiegen Brauntöne sowohl bei Jungtieren als auch bei Adulti (PASSMORE & CARRUTHERS 1979: 114, Abb.: „Juvenile“, PARRY 1982, WAGER 1986: Photo des Einbandes, eig. Beob.). Auf dem Trommelfell ist auch bei ausgewachsenen Tieren ein deutlicher weißer oder gelber Fleck vorhanden. Des weiteren können beide Arten an ihren Rufen unterschieden werden.

Die Reproduktionsbiologie von *P. adspersus* ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Die Tiere verbringen Trockenperioden und, in der Summe, den größten Teil ihres Lebens unterirdisch. Sie überdauern dort eingegraben und von einem Kokon umgeben. Der Kokon wird durch tote Hautschichten (Stratum corneum) gebildet (PARRY & CAVILL 1979, LOVERIDGE & CRAYÉ 1979). In dieser Trockenruhe sind Stoffwechsel und Wasserverbrauch stark reduziert (LOVERIDGE & WITHERS 1981). Nur starke Regenfälle sickern tief genug ins Erdreich und erreichen die Frösche, die sodann aus dem Kokon schlüpfen und sich durch das Erdreich an die Oberfläche arbeiten. Die Männchen betreiben Brutpflege: sie bleiben am Laichgewässer bei den Larven und greifen Eindringlinge jeder Art an (CHANNING et al. 1994). Auch das Graben von Kanälen wurde beobachtet, um Larven das Entkommen aus austrocknenden Tümpeln zu ermöglichen (KOK et al. 1989).

Die Zucht des Grabfrosches in Gefangenschaft wurde zwar bereits kurz beschrieben (HERRMANN & KABISCH 1991), jedoch mit nur wenigen Angaben zum Wachstum. Spärliche Daten zu Entwicklung und Wachstum liegen aus Freilandbeobachtungen vor (VAN WYK et al. 1992). HAYES & LICHT (1992) beschreiben das Wachstum nach der Metamorphose, machen jedoch keine Angaben zur Larvalentwicklung. Im



Abb. 1. Sexualdimorphismus von *Pyxicephalus adspersus*.
Sexual dimorphism of the breeding group of *P. adspersus*.



Abb. 2. Jungtier von *Pyxicephalus adspersus*, ca. 6 cm Körperlänge.
Juvenile of *P. adspersus* at approximately 6 cm snout-vent length.



Abb. 3. *Pyxicephalus adspersus* Weibchen im Kokon am Ende einer sechsmonatigen Trockenruhe, unmittelbar vor der Rehydrierung.
Cocooned female *P. adspersus* after six months of estivation, just before rehydration.



Abb. 4. Zuchtgruppe während der Trockenruhe (bedeckender Ziegel abgehoben). Es sind zwei Männchen und ein Weibchen sichtbar.
Dormant and cocooned breeding group (shelter removed). Two males and one female are exposed.

folgenden werde ich die Zucht und die Grundparameter der Larval- und Postlarval-Entwicklung vorstellen und mit Daten aus der Literatur vergleichen.

2 Haltung der Adulti

Seit fünf Jahren halte ich Gruppen von *Pyxicephalus adspersus*. Die Zucht gelang mit einer Gruppe, die ich 1995 im Tierhandel erwarb. Die fünf Tiere hatten eine Körperlänge von circa 3 cm. Sie wurden in Behältern unterschiedlicher Größe aufgezogen und bezogen schließlich ein ausgedientes Aquarium mit 120 cm Länge, 60 cm Höhe und 50 cm Tiefe. Der Behälter ist ohne Abdeckung. Als Substrat hat sich eine circa 10 cm hohe Schicht gewaschener und völlig trockener Flußsand bewährt, aber auch trockener Torf ist geeignet (HERRMANN & KABISCH). Trockenes Substrat scheint den Tieren gut zu bekommen und hemmt die Ausbreitung von Bakterien. Eine Heizmatte (35 Watt, 50×70 cm) liegt, von einigen größeren Steinen gesichert, unter dem Sand. Als Lichtquelle dienen drei 20 Watt Halogenstrahler, die mit Winkeleisen an die obere Rückwand geklebt wurden. Heizung und Beleuchtung sind zusammen geschaltet und etwa 10 Stunden täglich in Betrieb. Das Substrat erreicht tagsüber lokal Temperaturen von circa 35 °C. Eine 25×25 cm messende Plastikschaale von 10 cm Höhe dient als Wasserbecken. Sie steht abseits der Heizmatte auf dem Substrat und kann zur Reinigung bequem herausgenommen werden. Ein großer gewölbter Ziegel, unter dem alle Tiere Platz finden, dient als Tagesversteck. Die Tiere sind nachtaktiv und tagsüber selten außerhalb dieses Verstecks anzutreffen. Sie verlassen es nachts, um zum Beispiel das Wasserbecken aufzusuchen.

Die Fütterung erfolgt gegen Ende oder nach der Beleuchtungsphase und nach Öffnen des Tagesverstecks. Gefüttert wird wöchentlich. Regenwürmer, Mäuse, *Zophobas*, Riesenschaben, Katzenfutter und Fleischstückchen nehmen die Frösche direkt von der Pinzette. Dem Futter setze ich meist Korvimin-Mineral/Vitaminpulver zu. Mäuse werden lebend oder auch tot von der Pinzette angenommen. Bei der Fütterung mit lebenden Mäusen entwickeln die Grabfrösche eine überraschende Wendigkeit und Schnelligkeit. Die Tiere setzen Kot oft im Wasserbecken ab, so daß dieses meist täglich gewechselt und die Schale gereinigt werden muß.

Trotz des beeindruckenden Größenunterschieds sind Männchen und Weibchen in der Regel verträglich. Ich hielt sie über die Jahre immer zusammen in einem Behälter. Sehr hungrige Männchen, die bei der Fütterung sehr aufgeregt und aggressiv werden können, versuchen aber mitunter ein Weibchen zu fressen. Bei gutem Fütterungsstatus der Männchen sind derartige Angriffe jedoch sehr selten. Dank der derben Haut und starker Gegenwehr der Weibchen gingen die wenigen beobachteten Attacken stets glimpflich ab.

3 Trockenruhe der Adulti

Die Tiere verbrachten mehrfach Trockenruhen, bis zu zwei pro Jahr. Die Trockenruhe kann gezielt herbeigeführt werden. Dazu genügt das Herausnehmen des Wasserbeckens. Mitunter stellen die Frösche aber auch nach Phasen guter Fütterung spontan das Fressen ein und fangen an, einen Kokon (Abb. 3 und 4) zu bilden. Die Kokonbildung findet im beschriebenen Tagesversteck statt. Nach Beginn der Kokonbildung schloß ich die Öffnungen des Tagesverstecks zu etwa 80 % durch Anhäufen von Sand. Die Tiere beließ ich in der entstandenen fast geschlossenen Kammer. Es ist in dieser Situation nicht notwendig, daß sich die Tiere vollständig im Substrat vergraben können. Es muß hingegen darauf geachtet werden, daß während der Trockenruhe das

Substrat völlig trocken ist und sich auch kein Kondenswasser bildet. Partielle Feuchtigkeit kann dazu führen, daß die Tiere im Kokon sterben und verschimmeln. Ferner muß man beachten, daß die Tiere nur mit porösen Substanzen in Berührung stehen. Sitzen sie direkt auf einer Plastik- oder Glasfläche, führt dies meist zur Bildung offener Wunden an den Kontaktstellen und, falls nicht erkannt, zum Tod des Tieres.

Nach einer Übergangsphase von etwa einer Woche nach Beginn der Kokonbildung schalte ich die Heizung ab und die Trockenruhe wird bei Zimmertemperatur weitergeführt. In der Regel belasse ich die Tiere circa zwei Monate im Kokon. Die bisher längste Trockenruhe erstreckte sich über sechs Monate (Oktober 97 bis April 98). In dieser Zeit prüfte ich etwa einmal monatlich den Zustand der Tiere durch Aufdecken des Verstecks (Abb. 4) und vorsichtiges Berühren. Dabei reagierten sie anfangs deutlich durch Bewegung. Mit der Dauer der Ruhephase wurde der Kokon dicker. Es waren dann weniger Körperreaktionen bei den Tieren äußerlich festzustellen.

Um eine Trockenruhe zu beenden, setze ich die Tiere in eine Plastikschale mit ungefähr 2 cm Wasserstand und besprühe sie zusätzlich wiederholt mit Wasser. Nach einer halben bis spätestens zwei Stunden sind die Tiere aus dem Kokon geschlüpft. Der Kokon wird dabei manchmal gefressen. In der Regel beginne ich erst eine Woche nach Ende einer Trockenruhe mit dem Füttern. Die Trockenruhe ist eine kritische Zeit: im August 97 und April 98 verstarben je ein Weibchen am Beginn, beziehungsweise kurz nach Beendigung der Trockenzeit. Die unmittelbare Todesursache blieb unklar.

4 Zucht

4.1 Zuchtbehälter

Zum Zwecke der Zucht bereitete ich ein Beregnungsbecken (150×50×60 cm) mit flachem Wasserstand (6 cm) vor. Die Einrichtung bestand aus einem großen Wurzelholz, einigen Steinen, einer etwa tellergroßen Matte Filterwolle und einer mit Kies gefüllten Plastikschale (30×20 cm) als Sitzgelegenheit außerhalb des Wassers. Im Wasserbereich wurde auf Substrat verzichtet. Die Luft- und Wassertemperatur lag bei 24–28 °C. Zwei Pumpen, an die perforierte Schläuche angeschlossen waren, erzeugten den Niederschlag.

4.2 Induktion der Reproduktion

Zur Vorbereitung der Zucht verbrachten die Tiere zunächst eine zweimonatige Trockenruhe (Juli, August 97). Nach Ende der Trockenruhe überführte ich ein Männchen (17 cm) und zwei Weibchen (10 cm) (Abb. 1) in den Zuchtbehälter. Ich ließ die Beregnung zunächst zwei Tage ununterbrochen an und schaltete sie dann ab. Wie bei einem im Jahr davor gescheiterten Zuchtversuch konnte ich durch Trockenruhe mit anschließender Beregnung alleine auch bei diesem Versuch keine Fortpflanzungsaktivität hervorrufen. Deshalb verabreichte ich nach zwei Tagen Beregnung folgende Mengen des LH-RH-Agonisten des-gly¹⁰,[D-Ala⁶]-LH-RH Ethylamide (Sigma L4513, gelöst in physiologischer Kochsalzlösung): dem Männchen 4 µg und 3 µg um 9.00 Uhr bzw. 13.00 Uhr, dem Weibchen einmalig je 1 µg um 13.00 Uhr. Die Injektion wurde subkutan appliziert. Das Männchen reagierte bis zum Abend mit der Bildung graubrauner Brunftschwielen und heftigem Rufen. Die

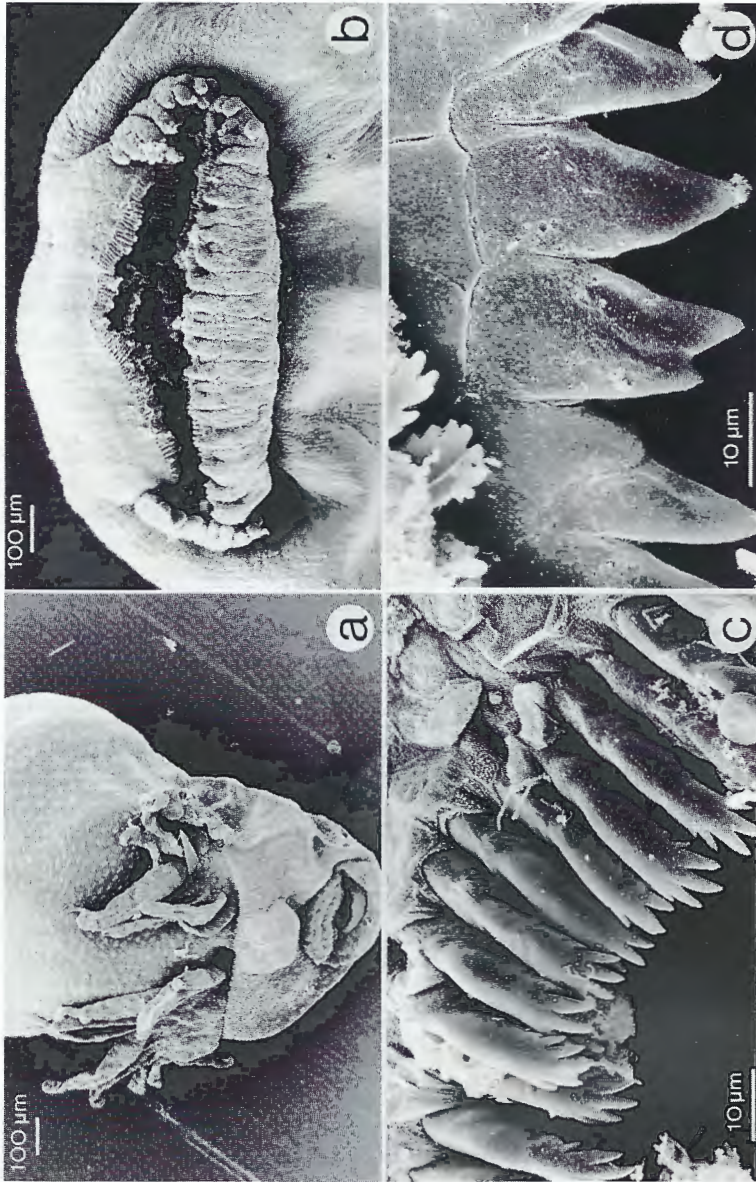


Abb. 5. REM-Aufnahmen einer Larve von *Pyxicephalus adspersus*; a) GOSNER Stadium 23, von ventral. Auffallend die fingerartigen, unverzweigten Filamente der externen Kiemen und das ventrale Adhäsionsorgan; b) Stadium 28, Ventralansicht, Mundfeld mit doppelreihigem Randpapillen-Besatz, Oberlippe mit breiter Unterbrechung des Papillensaums; c) Stadium 28, Keratodonten; d) Stadium 28, gesägter larvaler Oberkieferrand.

SEM of a *P. adspersus* larva; a) GOSNER stage 23, ventral view. Note the fingerlike, unbranched external gill filaments and the ventral adhesive organ; b) stage 28, ventral view. Oral disk with double rows of marginal papillae; upper lip showing broad gap of papillation; c) stage 28, keratodonts; d) stage 28, serrated larval upper jaw sheath.

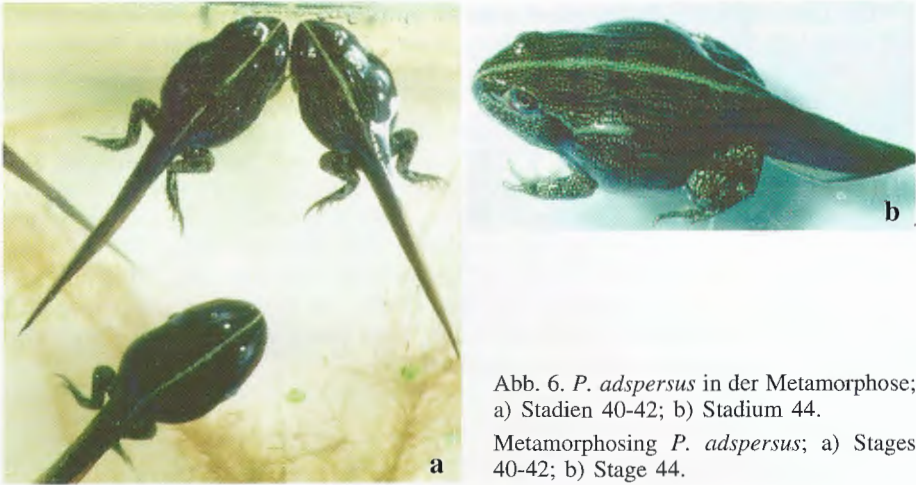


Abb. 6. *P. adspersus* in der Metamorphose; a) Stadien 40-42; b) Stadium 44.

Metamorphosing *P. adspersus*; a) Stages 40-42; b) Stage 44.

Eiablage erfolgte in derselben Nacht (2. September 1997). Beide Weibchen legten zusammen wurden viele Hundert Eier in Form von losen, sich flach am Grund ausbreitenden Klumpen. Entgegen den Angaben von HERRMANN & KABISCH (1991) konnte nicht beobachtet werden, daß die Eier einen Oberflächenfilm bilden. Die erfolgreiche Fortpflanzung fand über Nacht statt und konnte nicht beobachtet werden. Bestandteile des Fortpflanzungsverhaltens konnten jedoch zuvor (1.9., 20.00 Uhr) beobachtet werden, indem ich ein Weibchen dem Männchen zuschob. Im flachen Wasser sitzend, näherte sich das Männchen dem Weibchen und ergriff es von hinten um die Achsel. In dieser Position verharrte das Paar nur kurze Zeit. Bald darauf schob das Männchen das Weibchen unter sich durch, ohne es loszulassen. Das Weibchen gelangte schließlich mit seiner Kloake hinter die des Männchens und hob diese an. Das Weibchen entwand sich dann dem Männchen. Zur Eiablage kam es zwar hierbei noch nicht, aber dieser Ablauf entspricht Teilen des normalen Fortpflanzungsverhaltens (HERRMANN & KABISCH 1991).

5 Aufzucht der Larven und Jungtiere

Der Laich wurde auf zwei flache, belüftete 50 l Aquarien verteilt. Die Befruchtungsrates war gering (geschätzt circa 10 %). Von vielen Hundert Eiern waren nur etwa 120 befruchtet. Nach dem Schlüpfen der Larven entfernte ich alle unbefruchteten Eier. Geregelt Heizer hielten die Wassertemperatur auf konstant 29 ± 1 °C. Gefüttert wurde täglich mit zerriebenem TetraMin, TetraPhyll oder gefrorenen *Cyclops*-Krebsen. Täglich ersetzte ich die Hälfte des Wassers durch abgestandenes Leitungswasser. Ein Filter war nicht installiert.

In unregelmäßigen Abständen wurden zu wissenschaftlichen Zwecken Stichproben von Larven entnommen, mit Chlorobutanol betäubt und getötet und in 4 % neutral gepuffertem Formalin fixiert. Fixierte Larven > 3 cm wurden per Hand mit einer Schublehre, kleinere Tiere unter dem Stereomikroskop mit geeichtem Meßokular vermessen. Die Stadien wurden anhand der Tabelle von GOSNER (1960) bestimmt. Tiere nach der Metamorphose wurden lebend vermessen.

Die Unterbringung der Jungtiere erfolgte in Flachterrarien, die zur Hälfte direkt auf einer Heizmatte standen (Nachtabschaltung). Ein herausnehmbares Wasserbecken stand im ungeheizten Teil. Aus hygienischen Gründen verzichtete ich auf Bodengrund. Eine Petrischale diente als Wasserbecken und ein Drittel des Bodens war mit einer Schaumstoffmatte abgedeckt, die feucht gehalten wurde. Die Bodentemperatur betrug lokal bis zu 35 °C. Die Tiere hielten sich meist im beheizten Teil des Behälters auf, dabei konnte ich eine Körpertemperatur von 29,5 °C messen. Die Jungfrösche bekamen zunächst kleine Grillen und Wachsmaden zu fressen, später kamen Mehlwürmer, *Zophobas*, Regenwürmer und Schaben dazu. Bis zu einer Körpergröße der Frösche von 7–8 cm verabreichte ich Korvimin Mineral- und Vitampulver bei jeder Fütterung. Ab einer Größe von etwa 8 cm gewöhnten sich die Frösche an die Fütterung mit Katzenfutter. Dem Futter wurde dann nur noch ein- bis zweimal wöchentlich Korvimin zugesetzt.

6 Ergebnisse

6.1 Larvalmorphologie, Verhalten, Wachstum und Metamorphose

Einige Merkmale der *Pyxicephalus*-Larven wurden bereits publiziert (VAN DIJK 1966, LAMBIRIS 1989). Es soll jedoch folgendes erwähnt werden: Auffällig bei den frisch geschlüpften Larven sind fächerförmig angeordnete lange Kiemenfilamente (Abb. 5a). Im Gegensatz zu denen der Larven vieler anderer Froscharten sind sie unverzweigt. Auf der Ventralseite der jungen Larven ist ein mediales Adhäsionsorgan ausgebildet (Abb. 5a). Solange die Kiemenfilamente nicht resorbiert sind (bis Gosner-Stadium 24/25), schwimmen die Larven bevorzugt auf dem Rücken. Abbildung 5b zeigt ferner das Mundfeld der Larven, insbesondere die dorsale Lücke im Randpapillen-Besatz. Die Oberlippe trägt distal zwei vollständige und proximal meist drei unterbrochene Reihen Keratodonten, die Unterlippe stets drei vollständige Reihen: Keratodonten-Formel $2(3+3)/3$. Gelegentlich fehlt die am weitesten proximal gelegene der drei unterbrochenen Oberlippenreihen ($2(2+2)/3$) (LAMBIRIS 1989, eig. Beob.). Die Keratodonten sind langgestreckt, schmal und nur im distalen Drittel gezähnt (Abb. 5c). Die Ausbildung des Kieferrandes ist in Abbildung 5d zu erkennen.

Die Larven sind dorsal stark pigmentiert und nahezu schwarz. Die Bauchdecke ist schwach pigmentiert und die Darmschlingen sind gut zu erkennen. Der Schwanz zeigt eine leichte Verdichtung der Pigmentierung im distalen Drittel. Die Larven erinnern aufgrund ihrer Pigmentierung und permanenter Schwimmbewegungen zunächst an Larven der Gattung *Bufo*. Sie unterscheiden sich aber von diesen durch einen relativ langen Schwanz (60–65 % der Gesamtlänge, im Mittel 0,61 %, $n = 35$), und in Dorsalansicht eher parallele Körperflanken (meist rhomboide Körperform bei *Bufo*). Der Rücken und die Flanken halbwüchsiger bis ausgewachsener Larven irisieren deutlich blau. Der für Jungfrösche typische gelblichgrüne Mittelstreifen und die Rückenfleckung treten erstmals bei Larven des Stadiums 40 auf (Abb. 6a).

Die Larven wuchsen innerhalb der Population sehr unterschiedlich (Abb. 7). Ein Teil der Larven blieb im Wachstum deutlich hinter den anderen zurück. Einige der zurückgebliebenen Larven starben schließlich mit Ödembildungen. Jedoch war insgesamt keine ungewöhnlich hohe Mortalität der Larven zu beobachten, im Gegensatz zu den Erfahrungen von HERRMANN & KABISCH (1991). Die maximal erreichte Körperlänge der Larven betrug 68,6 mm (Stadium 41).

Während die Larven im Freiland tagsüber Temperaturen von circa 29 °C und nachts 18 °C ausgesetzt sind (VAN WYK et al. 1992), wurden die Tiere im Labor bei

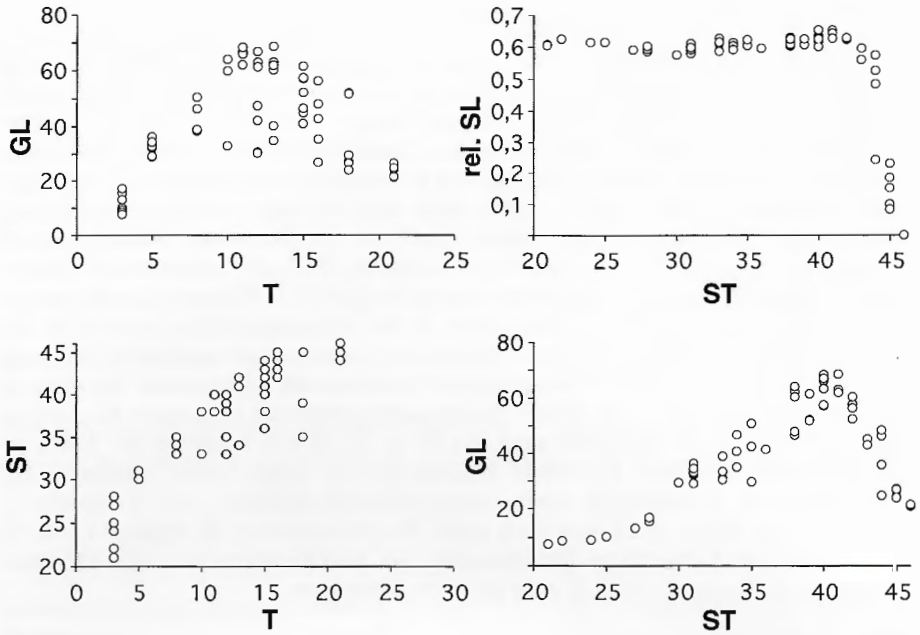


Abb. 7. Wachstum der Larven von *P. adspersus* bei $29 \pm 1^\circ\text{C}$ Wassertemperatur. Bestimmung der Stadien nach GOSNER (1960): basierend auf 11 Stichproben und insgesamt 62 Individuen. – GL Gesamtlänge in mm; T Alter in Tagen nach der Eiablage; SL Schwanzlänge in mm; rel. SL = GL/SL; ST Stadium nach GOSNER (1960).

Eleven samples comprising 62 individuals taking from the larval population of *P. adspersus* raised at $29 \pm 1^\circ\text{C}$ water temperature. – GL total length in mm; T age in days after oviposition; SL tail length in mm; rel. SL = GL/SL; ST stage according to GOSNER (1960).

konstant 29°C gehalten. Dementsprechend verlief die Entwicklung noch rascher als unter natürlichen Bedingungen. Die Vorderbeine (Stadium 42) wurden beim ersten Tier bereits 13 Tagen nach der Eiablage frei, im Freiland erst nach 20 Tagen (VAN WYK et al. 1992). Der erste Landgang erfolgte am 15. Tag. Das Stadium 46 (Ende der Metamorphose) erreichte das erste Tier nach 17 Tagen. Die Körperlänge der Tiere betrug beim Landgang 20–24 mm, im Mittel 22,4 mm ($n = 10$).

Wie im Freiland so bilden Larven auch in Gefangenschaft Kongregationen, meist in einer Ecke des Beckens. Dabei waren stets fast alle Tiere der Population ununterbrochen im Schwarm in Bewegung, während nur wenige Tiere Ruhepausen am Boden einlegten. Die Nahrungsaufnahme erfolgte fast ausschließlich vom Boden des Beckens. Im Gegensatz zu Larven vieler anderer Froscharten suchten die Tiere die Wände und die Wasseroberfläche nur gelegentlich, aber nie systematisch nach Futter ab. Im Freiland kann man beobachten, daß die adulten Männchen nach dem Schlüpfen der Larven am Gewässer bleiben und Eindringlinge angreifen. Dabei muß es sich nicht unbedingt um die eigenen Nachkommen handeln (CHANNING et al. 1994). Im Labor reagierte das Männchen beim Hantieren im Beregnungsbecken weder vor noch nach der Eiablage mit Attacken.

6.2 Postmetamorphes Wachstum

Das postmetamorphe Wachstum der Frösche verfolgte ich an zehn Tieren. Diese Gruppe hielt ich zunächst zusammen, teilte sie dann aber 50 Tage nach Eiablage in zwei Gruppen auf (Abb. 8). Eine Gruppe wurde fortan von Herrn N. MEYER (Winterthur-Seen) versorgt und vermessen. Zunächst war die Nahrungsaufnahme noch mäßig. Ab circa 3 cm Körperlänge und bei tagsüber warmer Haltung fraßen die Tiere zunehmend mehr, und es schloß sich eine explosive Wachstumsphase an. Während die Weibchen ab einer Größe von 7 cm ihr Wachstum wieder deutlich verlangsamt, wuchsen die Männchen zwischen 8–12 cm unvermindert weiter (Abb. 8). In der Gruppe der Jungtiere konnten ab circa 8 cm Körperlänge Männchen und Weibchen unterschieden werden (Abb. 8). Die Männchen fallen dann nicht nur durch konstantes weiteres Wachstum, sondern auch durch einen zunehmend breiteren Kopf auf. In der Zeit raschen Wachstums ist besonders auf ausreichende Versorgung mit Mineralien zu achten. Die an den Nachzuchtpopulationen gemachten Messungen stehen in Einklang mit Beobachtungen, die ich in den Jahren zuvor bei der Aufzucht von Jungtieren aus dem Tierhandel machen konnte. Gelegentlich scheinen sich jedoch einzelne Männchen in ihrer Größenzunahme zunächst wie Weibchen zu entwickeln, um dann relativ spät noch einen Wachstumsschub zu erfahren (Abb. 8, „Pfeile 2“). Unterschiedliche Kehlzeichnung als geschlechtsspezifisches Merkmal (HERRMANN & KABISCH 1991) konnte ich nicht bestätigen.

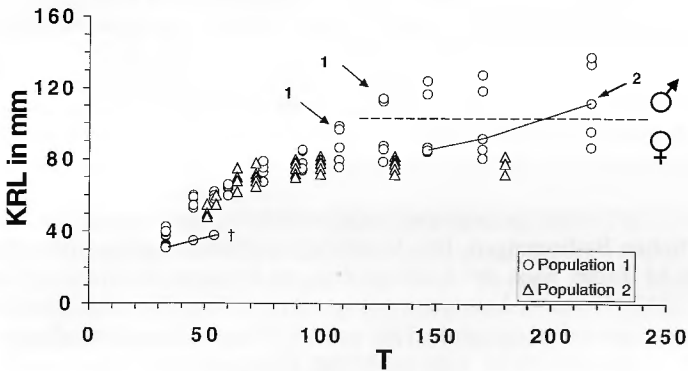


Abb. 8. Postmetamorphes Wachstum von je fünf Individuen in zwei Populationen. Die Weibchen ($n = 7$) verlangsamten bei einer Körperlänge von ca. 7 cm ihr Wachstum, während zwei Männchen mit zunächst unveränderter Rate weiterwuchsen (Pfeile 1). Ein Männchen (Pfeil 2) folgte zunächst dem Wachstumsprofil der Weibchen und durchlief relativ spät einen Wachstumsschub. KRL: Kopf-Rumpf-Länge; T: Alter in Tagen nach der Eiablage; †: verstorbenes Individuum.

Postmetamorphic growth of ten individuals of *P. adspersus* kept in two populations. The different duration of the first explosive growth phase of males and females is clearly discernible (males: arrows 1): Beyond about 7 cm snout-vent length the growth of females ($n = 7$) slowed down substantially, whereas two males maintained their initial growth rate for a longer period of time (arrow 1). One male first grew along the typical female trajectory, but then showed a late increase in growth rate (arrow 2). – KRL: snout-vent length; T: time after oviposition; †: individual died.

7 Diskussion

Die Reproduktionsstrategie von *Pyxicephalus adspersus* ist auf saisonal beziehungsweise temporär verfügbare Ressourcen eingestellt. Die Fortpflanzung und Entwicklung ist opportunistisch und explosiv, das heißt, daß beim Eintreffen günstiger Bedingungen die lokale Population in kurzer Zeit zur Fortpflanzung kommt und die Entwicklung rasch verläuft. Einerseits müssen die Larven schnell wachsen, um der Austrocknung der Gewässer zuvorzukommen, andererseits bieten die flachen, warmen Überschwemmungsflächen eine hohe Primärproduktion von Biomasse, die von den Larven genutzt wird. In Gefangenschaft nahmen die Larven bevorzugt kleine Nahrungspartikel vom Grund auf. Es kann somit vermutet werden, daß die Nahrung der Tiere im natürlichen Habitat vor allem aus der lehmigen oberflächlichen Schicht des Gewässergrundes besteht. Aufgenommen werden die darin enthaltenen Primärproduzenten (Bakterien und Algen; VAN WYK et al. 1992) und vermutlich auch Primärkonsumenten (Einzeller, Kleinkrebse usw.). Diese oberflächliche Sedimentschicht wird durch den darüber hinwegziehenden Schwarm und die ununterbrochene Aktivität der Larven aufgewirbelt (VAN WYK et al. 1992) und Nahrungspartikel werden aus dieser Suspension gefiltert. Der Vorteil, saisonal hohe Primärproduktion in zum Teil temporären Gewässern nutzen zu können, gilt als ein Grund dafür, daß die meisten Anuren die Entwicklung über Larven beibehalten haben (WASSERSUG 1975), während in vorwiegend konstanten Umweltbedingungen Arten aus verschiedensten Gruppen zur direkten Entwicklung übergegangen sind (WASSERSUG 1975, DUELLMAN 1992). Im Falle von *Pyxicephalus adspersus* ermöglicht die Ausnutzung dieser Ressourcen und die hohe Temperatur in den Flachgewässern (VAN WYK et al. 1992) ein schnelles Wachstum. Trotz kurzer Larvalzeit wird eine Größe von 20–24 mm bei der Metamorphose erreicht. Gemessen an der Körpergröße der Adulti ist dies allerdings innerhalb der Ranidae eine geringe Metamorphose-Größe (vgl. Zusammenstellung in WERNER 1986). Sie stellt möglicherweise einen Kompromiß dar, einerseits die Ressourcen des Gewässers für das Wachstum der Larven so lange wie möglich zu nutzen, aber andererseits früh genug an Land zu gehen, um der Austrocknung des Gewässers nicht zum Opfer zu fallen.

Die Reproduktionsstrategie von *Pyxicephalus adspersus*, sowie schnelles Initialwachstum und Kokonbildung in Trockenzeiten, sind innerhalb der Anura in verschiedenen Gruppen mehrfach unabhängig entstanden, beispielsweise bei einigen Arten aus den Gattungen *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus*, *Scaphiopus*, *Spea* und *Cyclorana* (MAYHEW 1965, LEE & MERCER 1967, CEI 1980). Vergabten und Kokonbildung senken die Wasserverdunstung erheblich. LOVERIDGE & WITHERS (1981) ermittelten, daß sich die Verdunstungsrate bei *P. adspersus* im Kokon von normal $6,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ auf $0,22 \text{ mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ oder weniger verringert. Der Sauerstoffverbrauch sinkt auf ein Viertel des Ruhewertes der Aktivitätsperiode. Die Blase dient als Wasserreservoir und macht in gefülltem Zustand 14–32 % der Körpermasse aus. *P. adspersus* ist ferner in der Lage, den Körper nach Wasserverlust schneller zu rehydrieren ($38 \text{ mg H}_2\text{O g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) als andere Frösche aus Trockenhabitaten.

VAN WYK et al. (1992) beschreiben, daß in ihrem Labor *P. adspersus* 50 Tage nach der Metamorphose begann sich einzugraben. Nehmen wir im natürlichen Habitat eine jährliche Aktivitätsperiode von drei oder vier Monaten (PARRY & CAVILL 1979) und ein Erreichen der Geschlechtsreife der Männchen bei circa 14 cm an (HERRMANN & KABISCH 1991), so dürften zumindest Männchen frühestens mit dem vierten Lebensjahr zur erfolgreichen Fortpflanzung kommen. Da das Wachstum nach Erreichen einer Größe von 15 cm deutlich nachläßt (eigene Beobachtungen an der P-Genera-

tion, ohne Messung), haben Männchen > 17 cm im Freiland wahrscheinlich ein Alter von mindestens sechs bis acht Jahren. Es wäre sehr aufschlußreich die Altersstruktur einer natürlichen Population mit einer leicht durchzuführenden skeletochronologischen Untersuchung aufzuklären.

Der Sexualdimorphismus von *Pyxicephalus adspersus* scheint nicht durch grundsätzlich verschiedene Wachstumsraten von Weibchen und Männchen zustande zu kommen, sondern durch ein zeitlich längeres Anhalten der explosiven Wachstumsphase bei den Männchen. Die Phase raschen Wachstums ist bei den Weibchen bereits nach zwei Monaten abgeschlossen. Bei den von mir aufgezogenen Tieren konnte ich jedoch zeigen, daß gelegentlich auch Männchen relativ lange dem weiblichen Wachstumsprofil folgen und erst spät einen zweiten Wachstumsschub durchlaufen (Abb. 8, Pfeil 2). Eine Erklärung hierfür steht aus.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zum postmetamorphen Wachstumsverlauf stimmen gut mit HAYES & LICHT (1992) überein. Ob Hormone der Gonaden für die Unterschiede im Wachstumsprofil von Männchen und Weibchen verantwortlich sind, konnten HAYES & LICHT (1992) nicht schlüssig zeigen. Sie hatten einigen Tieren zu diesem Zweck die Gonaden bei einer Körperlänge von circa 36 mm operativ entfernt, jedoch möglicherweise zu spät, um ein Ausschütten von Hormonen in der früheren Entwicklung auszuschließen. Die Population postmetamorpher Tiere entwickelte sich bei HAYES & LICHT (1992) insgesamt etwas langsamer als in der vorliegenden Untersuchung. Nach eigener Erfahrung ist die Qualität der Nahrung in der Zeit raschen Wachstums ein limitierender Faktor. Optimales Wachstum konnte ich bei frühzeitiger Verfütterung proteinreicher Nahrung erzielen (Regenwürmer, Katzenfutter, Mäuse). HAYES & LICHT (1992) fütterten hingegen mit Forellenfutter.

Trotz Bemühungen, den natürlichen Jahreszyklus und Regenfälle in der Gefangenschaft zu simulieren, ist es bislang nicht gelungen, eine spontane Reproduktion einzuleiten. Welches die nötigen Schlüsselreize sind, um Fortpflanzungsverhalten auszulösen, bleibt bislang unklar. Die Männchen lassen zwar in Gefangenschaft ab und an Rufe hören, aber anhaltende Balzrufe konnten bisher nur durch Verabreichung von Hormonen induziert werden. Auf die Hormongabe reagieren die Männchen sehr gut und mit heftigem Rufen. Das ist ungewöhnlich, da ich in den letzten vier Jahren an verschiedenen Arten der Bufonidae, Discoglossidae und Hylidae feststellen konnte, daß das verabreichte Hormon sich zwar bei einigen Arten erfolgreich zur Vermehrung im Labor einsetzen läßt und Amplexus induziert, aber oft kein Balzruf der Männchen ausgelöst wird.

Für *P. adspersus* Weibchen scheint die Trockenruhe wichtig zu sein, um nach der Eiablage wieder Dotter für neue Eier aufzubauen. Gibt man den Tieren keine Möglichkeit zur Ruhephase, kommt es zur Bildung von kleinen und nicht entwicklungsfähigen Eiern (pers. Mitt. T. HAYES, University of California, Berkeley).

Will man *Pyxicephalus adspersus* unter möglichst natürlichen Bedingungen und mit artspezifischem Lebenszyklus pflegen, so ist die Haltung dieser Tiere durchaus anspruchsvoll. Meine Erfahrungen haben gezeigt, daß die Tiere sowohl in der aktiven Periode als auch in der Ruhephase am besten auf völlig trockenem Substrat zu halten sind, unterbrochen nur von einer kurzen Feuchthaltung am Übergang von Trocken-schlaf zu Aktivitätsphase. Die Durchführung von Trockenruhen in der beschriebenen Weise ist meist unproblematisch, solange das Sitzen auf glatten Flächen, das Eindringen von Feuchtigkeit und das Stören der Tiere vermieden wird. Auf ähnliche Weise konnten bei mir zuvor auch mehrere *Ceratophrys ornata* Trockenruhen erfolgreich überdauern. Dennoch muß in seltenen Fällen mit dem Verlust von Tieren

gerechnet werden. *P. adspersus* wurde tagsüber fast nie außerhalb des Verstecks angetroffen. Die Tiere sind deshalb bei artgerechter Haltung für Schauzwecke wenig geeignet.

Danksagung

Frau S. STOLL und Herrn J. SCHWARZ danke ich für die Hilfe bei der Aufzucht der Larven und Jungtiere. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen konnten freundlicherweise bei W. BRAUNE (Institut für Spezielle Botanik, Jena) und unter Mithilfe von Frau S. STOLL und M. ROSER angefertigt werden. Herrn N. MEYER danke ich für das Messen und die Überlassung der Daten seiner Population.

Schriften

- BALINSKY, B.I. & J.B. BALINSKY (1954): On the breeding habits of the South African bullfrog, *Pyxicephalus adspersus*. – S. Afr. J. Sci., Johannesburg, **51**: 55-58.
- CEI, J.M. (1980) Amphibians of Argentina. – Monit. zool. Ital. N.S. Monogr., **2**: 1-609.
- CHANNING, A., L.H. DU PREEZ & N. PASSMORE (1994): Status, vocalization, and breeding biology of two species of African bullfrogs (Ranidae: *Pyxicephalus*). – J. Zool., London **234**: 141-148.
- DUELLMAN, W.E. (1992): Reproductive strategies in frogs. – Sci. Am., New York, **1992**: 58-65.
- GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. – Herpetologica, Johnson City, **16**: 183-190.
- GROBLER, J.H. (1972): Observations on the amphibian *Pyxicephalus adspersus* TSCHUDI in Rhodesia. – Arnoldia, Bulawayo, **6**: 1-4.
- HAAGNER, G.V. (1990): *Pyxicephalus adspersus adspersus* reproductive behaviour. – J. Herpetol. Ass. Afr., Pretoria, **37**: 45.
- HAYES, T.B. & P. LICHT (1992) Gonadal involvement in sexual size dimorphism in the African bullfrog (*Pyxicephalus adspersus*). – J. exp. Zool., New York, **264**: 130-135.
- HERRMANN, H.-J. & K. KABISCH (1991): Haltung und Zucht des Grünen Grabfrosches, *Pyxicephalus adspersus* Tschudi, 1838. – Herpetofauna, Weinstadt, **13**: 13-17.
- KOK, D., L.H. DU PREEZ & A. CHANNING (1989): Channel construction by the African bullfrog: another anuran parental care strategy. – J. Herpetol., Houston, **23**: 435-437.
- LAMBIRIS, A. J. L. (1989) The Frogs of Zimbabwe. – Torino (Museo Regionale di Scienze Naturali: Monografia X), 247 S.
- LEE, A.K. & E.H. MERCER (1967): Cocoon surrounding desert dwelling frogs. – Science, Washington, **157**: 87-88.
- LOVERIDGE, J.P. & G. CRAYÉ (1979): Cocoon formation in two species of Southern African frogs. – S. Afr. J. Sci., Johannesburg, **75**: 18-20.
- LOVERIDGE, J.P. & P.C. WITHERS (1981): Metabolism and water balance of active and cocooned African bullfrogs, *Pyxicephalus adspersus*. – Physiol. Zool., Chicago, **54**: 203-214.
- MAYHEW, W.W. (1965): Adaptations of the amphibian, *Scaphiopus couchi*, to desert conditions. – Am. Midl. Nat., Notre Dame, **74**: 95-109.
- PARRY, C.R. (1982): A revision of southern African *Pyxicephalus* TSCHUDI (Anura: Ranidae). – Ann. Natal Mus., Pietermaritzburg, **25**: 281-292.
- PASSMORE, N.I. & V.C. CARRUTHERS (1979): South African Frogs. – Johannesburg, (Univ. Press), 270 S.
- PARRY, C.R. & R. CAVILL (1979): A note on cocoon formation and structure in *Pyxicephalus adspersus* TSCHUDI (Anura: Ranidae). – Trans. Rhod. Scient. Ass., London, **58**: 55-58.

- PICKER, M.D. (1983): Territorial behaviour in the bullfrog. – Afr. Wild Life, Linden, **37**: 238-239.
- VAN DIJK, D.E. (1966): Systematic and field keys to the families, genera and described species of Southern African anuran tadpoles. – Ann. Natal Mus., Pietermaritzburg, **18**: 231-286.
- (1982): Anuran distribution, rainfall and soils in Southern Africa. – S. Afr. J. Sci., Johannesburg, **78**: 401-406.
- VAN WYK, J.C.P., D.J. KOK & L.H. DU PREEZ (1992): Growth and behaviour of tadpoles and juveniles of the African bullfrog *Pyxicephalus adspersus* TSCHUDI, 1838. – J. Herpetol. Assoc. Afr., Pretoria, **40**: 56.
- WAGER, V.A. (1986) Frogs of South Africa, 2. Auflage. – Craighall (Delta Books), 183 S.
- WASSERSUG, R.J. (1975): The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. – Amer. Zool., Lawrence, **15**: 405-417.
- WERNER, E.E. (1986): Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. – Amer. Nat., Chicago, **128**: 319-341.

Eingangsdatum: 12. Mai 1998

Verfasser: ALEXANDER HAAS, Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie mit Phyletischem Museum, Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstraße 1, D-07743 Jena.