

SONDERDRUCK

aus

4 | 2024

**VBio**

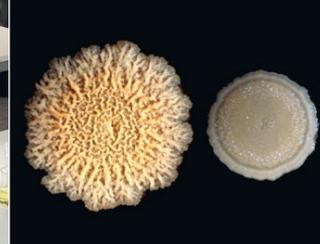
Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland



**ZOOLOGIE**  
Fortpflanzung  
an Land



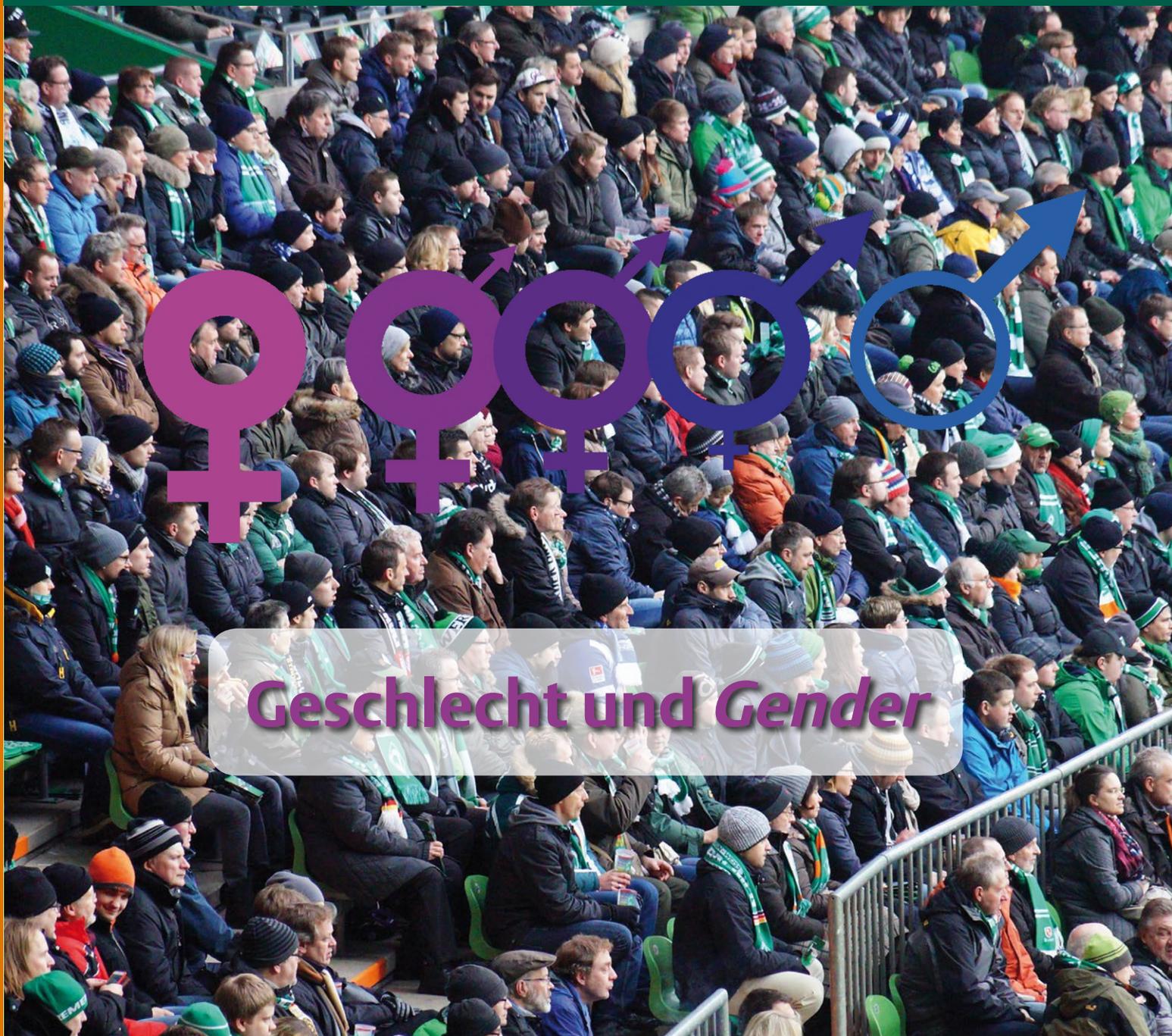
**SCHULE**  
Experimente  
im Abitur



**MIKROBIOLOGIE**  
Das Modellsystem  
*Bacillus subtilis*

# BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT



**Geschlecht und Gender**

# Überraschend diverse Anpassungsstrategien Die Fortpflanzungsbiologie der Froschlurche

BRUNO VIERTEL



Ein Pärchen des Kolbenfingerlaubfrosches (*Boana faber*) in einem gegrabenem Bassin in Brasilien. Foto: Mauro Teixeira.

Ursprünglich entwickeln sich die ▶ Lissamphibia, zu denen die Anura (Froschlurche), Urodela (Schwanzlurche) und Blindwühlen (*Gymnophiona*) gehören, in stehenden Gewässern. Dies birgt jedoch die Gefahr der Austrocknung und ▶ Prädation. Einige Arten haben deshalb unter dem Druck der Vermeidung von Verlusten ihrer Nachkommen verblüffend diverse fortpflanzungsbiologische Anpassungen entwickelt. Dazu gehört bei den Anuren die Eiablage auf der feuchten Erde oder in Erdhöhlen. Die Eiablage in ▶ Phytotelmen (auch Phytotelmata) oder der Transport der Nachkommenschaft vom Boden dorthin ist mit auffälligen Verhaltensmustern verbunden. Die Ernährung der Larven ist auf vielfältige Weise gelöst und häufig Teil eines Brutpflegeverhaltens. Die Entwicklung der Eier am Körper, in der Mundhöhle oder im Magen-Darm-Trakt ist eine Sonderlösung. Im Gegensatz zu den Urodela und besonders zu den *Gymnophiona* ist die Entwicklung der Eier im Eileiter bei den Anuren die seltene Ausnahme.

Die Froschlurche (Anura, auch Salientia, 50 Familien mit 7690 Arten nach [1]) sind ▶ Tetrapoda und gehören phylogenetisch zu den rezenten Lissamphibia [2, 3]. Diese werden als Schwestergruppe aller anderen rezenten Tetrapoda, den ▶ Amniota, verstanden [4, 3]. Als Vorfahren der Lissamphibia gelten die Dissorophoidea, eine Gruppe der ausgestorbenen Temnospondyli (Karbon bis Trias, vor 355 bis 201 Millionen Jahren), die äußerlich den heutigen Salamander(larven) ähnlich waren [5]. Eine ausgezeichnete Abhandlung zur phylogenetischen Herkunft der Lissamphibia wird in [6] gefunden. Die Diskussion zur Herkunft der Lissamphibia ist jedoch bei weitem nicht abgeschlossen. Die Literatur listet 15 gemeinsame Merkmale (Synapomorphien) der Lissamphibia auf [3]. Diese beziehen sich auf morphologische und physiologische Zusammenhänge. Das Alleinstellungsmerkmal aller ▶ Amphibia innerhalb der Tetrapoda ist die ursprünglich freilebende aquatische Larve mit ▶ exotropher Nahrungsaufnahme (55 % aller Lissamphibienarten nach [7]), die während der ▶ Metamorphose in ein Jungtier umgewandelt wird. Diese Merkmale werden als ▶ ancestral angesehen und sind der evolutive Ausgangspunkt aller abgeleiteten Fortpflanzungsstrategien. Die Ausbildung von Larven zwischen der Embryonalentwicklung und dem Adultstadium wird als *biphasic life* oder *complex life cycle* im Gegensatz zu dem *single life cycle* ohne Larve bei den Amniota bezeichnet [8]. Die Larven der Anura werden auch Kaulquappen genannt. Für das gesamte Tierreich werden Larven als Entwicklungsstadien definiert, die Organe besitzen, die transitorisch sind und während der weiteren Entwicklung und Metamorphose um- oder abgebaut werden.

Die Ausbildung von Larven hat verschiedene Vorteile: Da Larven Fress- und Wachstumsstadien sind, die ihre Biomasse durch Nahrungsaufnahme außerhalb des Mutterleibes vergrößern, kann die Größe der Eier klein gehalten werden, was eine große Eizahl ermöglicht. Außerdem leben Larven meist unter anderen Umweltbedingungen als die Adulti, wodurch Konkurrenz vermieden wird [9]. Diese Punkte werden als ursächlich für das regelhafte Auftreten von Larven im Tierreich angesehen. Es gibt Gründe anzunehmen, dass die Larven der Amphibia ein gemeinsames Merkmal aus der frühen Tetrapoden-Stammlinie sind [4]. Die fortpflanzungsbiologische Bindung an Wasser oder zumindest an ein feuchtes Milieu ist daher ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber

den Amniota und hat die Evolution der Amphibia beeinflusst.

Die Nachteile einer wassergebundenen Fortpflanzung sind die Abhängigkeit von der Verfügbarkeit von Laichgewässern, die Gefahr ihrer Austrocknung während der Entwicklung und die Prädation sowie die mögliche Nahrungsknappheit. Evolutive Änderungen, die diese Nachteile überwinden, sind nach der Darstellung in [8] beim *complex life cycle* eingeschränkt. Die Larve bleibt immer erhalten, wenn auch in bestimmten Fällen die Organe der Nahrungsaufnahme, Verdauung oder Fortbewegung nicht voll ausgebildet werden [10]. Jedoch – und das ist wesentlich – ist die ► Hypothalamus-Hypophysen-Schilddrüsen-Achse immer vorhanden, da ohne sie die essenzielle Metamorphose nicht möglich ist. Die Metamorphose definiert die Larve! Deshalb wird hier im Gegensatz zu anderen Autoren nicht von *direct development* und *missing larva*, sondern von einer kryptischen Larve gesprochen. Nach [11] bilden ca. 1400 Anurenarten kryptische Larven aus.

### Evolutive Änderungen der ancestralen Fortpflanzungsbiologie

Bei nahezu allen Anuren fehlt die innere Befruchtung und daher die Entwicklung im Muttertier (Ovoviviparie, Viviparie, Modes 38 und 39 (Fortpflanzungsstrategien, siehe unten), siehe auch Kasten „Reproduktionsbiologische Definitionen“). Es gibt nur wenige Ausnahmen mit innerer Befruchtung bei afrikanischen Bufonidae (Familie der Kröten): Viviparie, also Metamorphose der Larven im Eileiter findet sich bei *Nimbaphrynoides occidentalis*, *Nectophrynoides tornieri* und *Nectophrynoides viviparus*. Als Sonderwege gibt es die innere Befruchtung und freilebende Larven bei *Altiphrynoides osgoodi* und *Limnionectes larvaepartus* oder die innere Befruchtung und Eiablage kurz nach der Befruchtung bei *Altiphrynoides malcolmi*. Es ist bekannt, dass bei *Nimbaphrynoides occidentalis* die Entwicklung weiterer Eizellen durch ► Progesteron verhindert wird. In [12] ist der so gesteuerte und an die Trockenheit gebundene Reproduktionszyklus dieser Art beschrieben. Der Wintereinbruch in der holarktischen Region begrenzt die Länge der Larvalperiode. Da den holarktischen Anuren die innere Befruchtung fehlt, können sie nicht wie die Salamandridae (Echte Salamander, Ordnung der Schwanzlurche, z. B. *Salamandra atra*, Alpensalamander) auf Viviparie setzen, um diese klimabedingte Einschränkung zu umgehen. Dies hat mit großer Wahrscheinlichkeit die globale Verbreitung der Anuren – und auch ihre Höhenverbreitung – beeinflusst.

Nachfolgend sind die weltweit verbreiteten Reproduktionsstrategien der Anuren (Modes nach [9]) mit einzelnen Beispielen in Klammern zusammengefasst. Die Auflistung spiegelt nicht für alle Fälle stammesgeschichtliche oder evolutionsbiologische Zusammenhänge wider. Wie bereits angesprochen werden Gewässeraustrocknung und Prädation als ► Selektionsfaktoren für die Entstehung der Reproduktionsstrategien angenommen. Ihre Vielfalt ist

auffällig. Jedoch ermöglichen Literaturdaten kaum eine vertiefende Kausalanalyse.

### Aquatische Eier

Mode 1: Eier und exotrophe Larven in ► lenticischen Gewässern (*Lithobates*, *Rana*, Abbildung 1a)

Mode 2: Eier und exotrophe Larven in ► lotischen Gewässern (*Atelopus*)

Mode 3: Eier und frühe Larven in subaquatischen Kammern, ältere exotrophe Larven in lotischen Gewässern (*Crossodactylus*)

Mode 4: Eier und frühe Larven in natürlichen oder gegrabenen Bassins; Wegspülen der exotrophen Larven in lenticische oder lotische Gewässer (*Boana*, Abbildung 1b)

Mode 5: Eier und frühe Larven in unterirdischen, gegrabenen Nestern; Wegspülen der exotrophen Larven in lenticische oder lotische Gewässer (*Aplastodiscus leucopygius*)

Mode 6: Eier und exotrophe Larven im Wasser von Baumhöhlen und ► Epiphyten (*Phyllodytes*)

Mode 7: Eier und ► endotrophe Larven in wassergefüllten Vertiefungen (*Eupsophus roseus*)

Mode 8: Eier und endotrophe Larven in Baumhöhlen und Epiphyten (*Dendrobrynisus*)

Mode 9: Eiablage in lotischen Gewässern, orale Aufnahme der Eier durch die Mutter (*Rheobatrachus*, Magenbrüterfrösche), Entwicklung im Magen; gelten inzwischen als ausgestorben [13, 18]

### Aquatische Eier in einem von Blasen gebildeten Nest

Mode 10: Nester mit exotrophen Larven auf einem lotischen Gewässer schwimmend (*Chiasmocleis leucosticta*)

#### IN KÜRZE

- Ursprünglich entwickeln sich die Amphibia in **Gewässern**.
- Unter dem **Druck der Vermeidung von Verlusten** ihrer Nachkommen durch Gewässereintrocknung und die aquatische Räuberfauna entstehen verblüffende **fortpflanzungsbiologische Anpassungen**.
- Dazu zählen bei den Anura Ablage- und Absatzplätze der **Eier und Larven außerhalb von Gewässern**, in Phytotelmen, Epiphyten, Baumhöhlen, auf der Erde oder in Erdhöhlen oder der Transport der Nachkommenschaft verbunden mit auffälligen Verhaltensmustern dorthin.
- In diesen **Kleinstbiotopen** wird das Überleben der Nachkommenschaft durch Zufütterung mit Nährtieren, Bewachen und Verteidigung gegen Eindringlinge gesichert (**Brutpflege**).
- Es treten **kryptische Larven** mit reduzierter Morphologie und Anatomie auf.
- Die **Entwicklung im Eileiter** (Viviparie) ist bei den Anura die Ausnahme, da die innere Befruchtung sehr selten ist.
- Bei den Urodela und den Gymnophiona kommt die Entwicklung der Larven im Eileiter häufiger bzw. regelhaft vor, da eine **innere Befruchtung in diesen Fällen möglich** ist.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 370 erklärt.



**ABB. 1** Typische Eiablageplätze der Anura. a) Laichballen von *Rana temporaria* (Grasfrosch, Ranidae) in einem lenticischen Gewässer im Hunsrück (Mode 1). b) *Boana faber* (Kolbenfingerlaubfrosch oder Schmied, Hylidae) in einem gegrabenen Bassin in Brasilien; die Larven beenden dort ihre Entwicklung (Mode 4). c) Schaumnester von *Physalaemus cuqui* (Lidblasenfrösche, Leptodactylidae) auf einem lenticischen Gewässer in Argentinien schwimmend (Mode 11). d) Entwicklung von *Cycloramphus dubius* (Knopffrosch, Cycloramphidae) in Brasilien auf einem Felsen in der Gischt eines Wasserfalls (Mode 19). e) Schaumnester von *Adenomera marmorata* (Marmorierter Tropischer Ochsenfrosch, Leptodactylidae) in einem unterirdischen, gegrabenen Nest in Brasilien; die endotrophen Larven verbleiben dort (Mode 32). f) Arborikoles Schaumnester von *Rhacophorus kio* (Flugfrosch, Rhacophoridae) in Südostasien; die Larven fallen in lenticische oder lotische Gewässer (Mode 33). Abb. b–f) aus Amphibia Web, Druckgenehmigung erteilt: b) MauroTeixeira jr., c) Marco Katzenberger, d) Marcio Martins, e) Mauro Teixeira jr., f) Nikolai Orlov.

### Aquatische Eier in Schaumnestern

Mode 11: Schaumnester auf einem lenticischen Gewässer schwimmend, die exotrophen Larven in lenticischen Gewässern (*Physalaemus*, Abbildung 1c)

Mode 12: Schaumnester auf einem lenticischen Gewässer schwimmend, die exotrophen Larven in leicht bewegten Gewässern (*Limnodynastes interioris*)

Mode 13: Schaumnester flottierend im Wasser gegrabener Bassins, exotrophe Larven lenticisch (*Leptodactylus podicipinus*)

Mode 14: Schaumnester flottierend im Wasser von Blattachsen terrestrischer Bromelien, exotrophe Larven lenticisch (*Physalaemus spiniger*)

### Aquatische Eier in den Rücken der aquatischen Weibchen eingebettet (Brutpflege)

Mode 15: Aus den Eiern schlüpfen exotrophe Larven (*Pipa carvalhoi*)

Mode 16: Aus den Eiern schlüpfen fertige Jungtiere (*Pipa pipa*, Abbildung 2c)

### Terrestrische Eier auf dem Boden, auf Felsen oder eingegraben

Mode 17: Eier und frühe Larven in gegrabenen Nestern, nach Überflutung Larven in lenticischen oder lotischen Gewässern (*Pseudophryne*)

Mode 18: Eier auf dem Boden oder auf Felsen über dem Wasser, die exotrophen Larven bewegen sich zum Wasser (*Phrynomedusa appendiculata*)

Mode 19: Eier auf feuchten Felsen, in Felsspalten oder auf Wurzeln über dem Wasser, die exotrophen Larven im Wasserfilm feuchter Felsen (Gischt) oder in der Übergangszone Wasser-Land (einige *Cycloramphus*, Abbildung 1d)

Mode 20: Die exotrophen Larven werden von den Eltern zum Gewässer getragen, Brutpflege (*Allobates*)

Mode 21: Aus den Eiern schlüpfen endotrophe Larven, die sich in Nestern weiterentwickeln (*Cycloramphus parvulus*)

Mode 22: Aus den Eiern schlüpfen endotrophe Larven, die ihre Entwicklung auf dem Rücken oder in Bruttaschen der Adulti beenden, Brutpflege (*Rhinoderma darwini*)

Mode 23: Kryptische Larven (siehe oben)

### ► Arborikole Eier

Abbildung 3 zeigt verschiedene Brutplätze von pflanzenbrütenden Anuren.

Mode 24: Eier entwickeln sich zu exotrophen Larven, die in lenticische Gewässer fallen (*Phyllomedusa*)

Mode 25: Eier entwickeln sich zu exotrophen Larven, die in lotische Gewässer fallen (*Hyalinobatrachium*)

Mode 26: Eier entwickeln sich zu exotrophen Larven, die sich in wassergefüllten Spalten von Bäumen aufhalten (*Nyctimantis rugiceps*)

Mode 27: Die Eier entwickeln sich (über kryptische Larven) zu Fröschen (*Ischnocnema nasuta*)

### Eier in Schaumnestern (terrestrisch oder arborikol)

Mode 28: Schaumnester auf dem Waldboden, die exotrophen Larven werden durch Überflutung in lenticische Gewässer gespült (Formen der *Physalaemus signifier*-Gruppe)

Mode 29: Schaumnester mit Eiern und frühen Larven in offenen Bassins, die exotrophen Larven werden durch Überflutung in lentiche oder lotische Gewässer gespült (einige *Leptodactylus*)

Mode 30: Schaumnester mit Eiern und frühen Larven in unterirdischen, gegrabenen Nestern, die exotrophen Larven werden durch Überflutung in lentiche Gewässer gespült (*Leptodactylus fuscus*)

Mode 31: Schaumnester mit Eiern und frühen Larven in unterirdischen, gegrabenen Nestern, die exotrophen Larven werden durch Überflutung in lotische Gewässer gespült (*Leptodactylus cunicularius*)

Mode 32: Schaumnester in unterirdischen, gegrabenen Nestern, die endotrophen Larven verbleiben dort (einige *Adenomera*, Abbildung 1e)

Mode 33: Arborikole Schaumnester, die Larven fallen in lentiche oder lotische Gewässer (*Rhacophorus*, Abbildung 1f)

### Eier von den Elterntieren getragen (Brutpflege)

Mode 34: Eier an den Hinterbeinen des Männchens (*Alytes*, Abbildung 2a), die exotrophen Larven werden in lentiche Gewässern abgesetzt (*Stefania satelles*, Abbildung 2b)

Mode 35: Eier in dorsalen Taschen des Weibchens (einige *Gastrotheca*, Abbildung 2d), die exotrophen Larven werden in lentiche Gewässern abgesetzt

Mode 36: Eier auf dem Rücken oder in dorsalen Taschen des Weibchens, die endotrophen Larven entwickeln sich in den wassertragenden Blattachseln von Bromelien oder Bambus (*Flectonotus*)

Mode 37: Eier auf dem Rücken oder in dorsalen Taschen des Weibchens, Entwicklung kryptischer Larven (*Hemiphractus*)

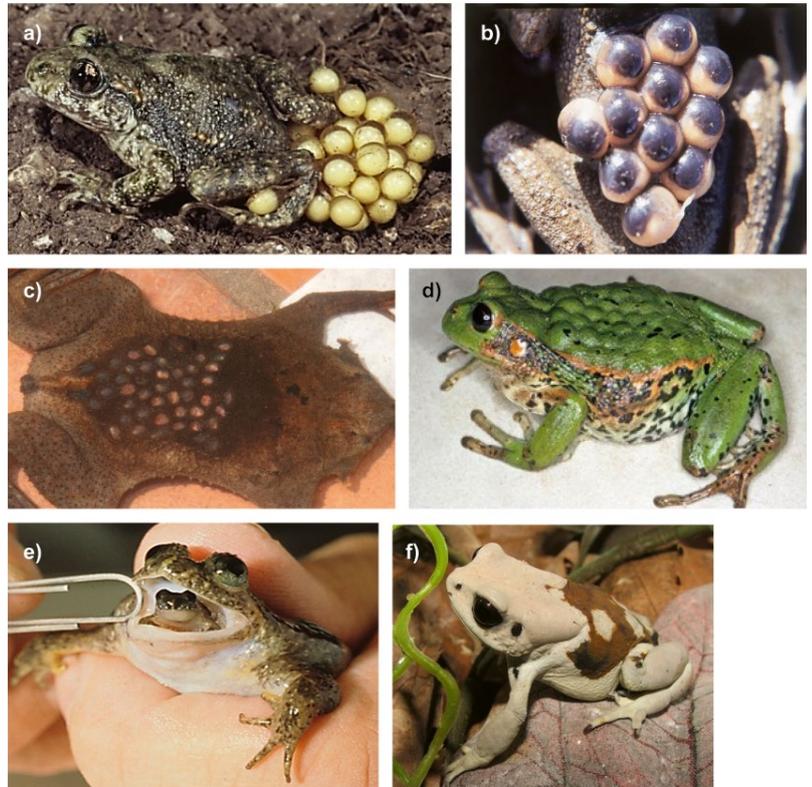
### Die Eier verbleiben im Eileiter (Ovidukt)

Mode 38: Ovoviviparie, Ernährung der Larven durch den eigenen Dotter (*Eleutherodactylus jasperi*)

Mode 39: Viviparie, Ernährung der Larven durch Eileitersekrete (*Nimbaphrynoides occidentalis*, *Nectophrynoides tornieri*, *Nectophrynoides viviparus*, Abbildung 2f)

Die Reproduktionsstrategien jenseits der ancestralen aquatischen Fortpflanzung – insbesondere die kryptischen Larven und die Brutpflege – werden als evolutive Neuanpassungen angesehen (siehe [5]). Da die Eier der Anuren vergleichsweise dotterarm sind, stellt sich die Frage nach der Ernährung der Larven unter den Bedingungen besonderer Reproduktionsstrategien. Ursprünglich ist die ► omnivore Ernährungsweise mit Hilfe eines Filterapparates [5]. Die Abwandlung der Reproduktionsstrategie kann alle Organe der Nahrungsaufnahme betreffen. Darüber hinaus können der Bewegungsapparat und der gesamte Habitus verändert sein.

Von den arborikolen Larven, die in Phytotelmen tropischer Regionen gefunden werden (Abbildung 3), sind drei verschiedene Ernährungsweisen bekannt:



**ABB. 2** Tragen der Nachkommen. a) Männchen von *Alytes obstetricans* (Nördliche Geburtshelferkröte, Alytidae) mit Eizellen an den Hinterbeinen, in Südwest- und Westeuropa und in westlichen Teilen Mitteleuropas (Mode 34). b) *Stefania satelles* (Tepui-Baumfrosch, Hemiphractidae) in Venezuela mit kryptischen Larven auf dem Rücken des Weibchens (vergleichbar Mode 34). c) Weibchen von *Pipa pipa* (Große Wabenkröte, Pipidae) am Amazonas mit in die Haut eingesenkten Entwicklungsstadien (Mode 16). d) Weibchen von *Gastrotheca riobambae* (Anden-Beutelfrosch oder Riobamba-Beutelfrosch, Hemiphractidae) mit Entwicklungsstadien im Beutel. e) Weibchen von *Rheobatrachus silus* (Magenbrüterfrosch, Myobatrachidae) ursprünglich im Osten Australiens, mit oraler Aufnahme der Eier und Entwicklung im Magen bis zur Metamorphose, hier mit Jungtier; gilt als ausgestorben (Mode 9). f) Viviparie bei *Nectophrynoides viviparus* in Tansania (Robuste Waldkröte oder Morogoro-Baumkröte, Bufonidae) mit Larven im Eileiter (Mode 39).

Abb. a–f) aus Amphibia Web, Druckgenehmigung erteilt: a) Andreas und Christel Nöllert, b) Stefan Gorzula, c) Peter Janzen, d) KU (The University of Kansas) Herpetology, Division Digital Archive, e) Ella Tyler, f) Benjamin Tapley.

(1) Oophagie, d. h. die Eltern versorgen die Larven mit unbefruchteten Nähreiern (z. B. *Kurixalus eiffingeri*, Eiffingers Asiatischer Baumfrosch, Rhacophoridae [Familie der Ruderfrösche]; *Oophaga pumilio*, Erdbeerfröschen, Dendrobatidae [Familie der Baumsteigerfrösche]). Oophagie ist typisch für die Dendrobatidae, Hylidae (Familie der Laubfrösche) und Rhacophoridae.

(2) Larven, denen die knappe Nahrung in den Phytotelmen genügt (z. B. *Guibemantis bicalcaratus* und *Guibemantis punctatus*, Mantellidae [Familie der Madagaskarfrösche]). Die Nahrung kann dann aus Algen, Plankton, Insektenlarven, befruchteten Eiern, Embryonen oder Larven der eigenen Art (Kannibalismus) oder anderer Anurenarten bestehen. Es sind häufig omnivore oder

► karnivore Larven mit für die räuberische Lebensweise umgestalteten Organen der Nahrungsaufnahme (z. B. *Osteopilus*, *Tripurion spinosus*, *Isthmohyla zeteki* [alle Hylidae]; *Hoplobryne* [Microhylidae, Familie der Engmaulfrösche]).

(3) Endotrophie, d. h. keine Nahrungsaufnahme und Ernährung nur durch den eigenen, wenn auch geringen Dottervorrat (z. B. *Fritziana fissilis*, *Fritziana goeldii*, *Fritziana obausi*, *Flectonotus pygmaeus* und der kryptische *Flectonotus fitzgeraldi* [Hemiphractidae, eine ► neotropische Anurenfamilie, die früher zu den Laubfröschen gestellt wurde], aus [13–15]).

Auch die bodenbrütenden Anuren sind nur aus tropischen und subtropischen Regionen bekannt. Es wird davon ausgegangen, dass die terrestrische Fortpflanzung 48-mal unabhängig voneinander aus der aquatischen Fortpflanzung entstanden ist [7]. Voraussetzung hierfür ist ausreichende Feuchtigkeit. In Einzelfällen ist diese jedoch nicht immer erforderlich. So legt *Phrynobatrachus tokba* (Phrynobatrachidae, Afrika) Eier in einer gelatineartigen Masse, die die Austrocknung verhindert, im Fallaub ab. Die kleinen endotrophen Larven verbleiben dort bis zur Metamorphose. Die Eiablage von *Phrynobatrachus alticola* ist vergleichbar. Die Larven sind endotroph, verbleiben im Nest und sind kryptisch. *Phyloria sphagnicola* (Limnodynastidae, Australien) legt die vergleichsweise dotterreichen Eier in Schaumnestern in wassergefüllten Hohlräumen, Spalten, Erdlöchern und in Felsspalten am Boden ab. Dort beenden die bewegungslosen endotrophen Larven ihre Entwicklung. Von der madagassischen Gattung *Gephyromantis* (Mantellidae) sind Larven ohne Nahrungsaufnahme und mit fakultativer Nahrungsaufnahme mit reduziertem Mundfeld bekannt. Als semiterrestrisch werden Larven bezeichnet, die in der Sprühzone von lotischen Gewässern auf Felsen sitzen und dort den Aufwuchs abweiden (Abbildung 1d). Diese Larven evolvierten unabhängig voneinander in acht Familien (Bufonidae: *Sclerophrys perreti*, Cycloramphidae [endemisch in Süd-

ostbrasilien]: *Cycloramphus lithomimeticus*, *Cycloramphus lutzorum*, *Cycloramphus rhyakonastes*, *Cycloramphus valae*, *Thoropa miliaris*, Leptodactylidae [Pfeiffrosche, nur neuweltliche Verbreitung]: *Leptodactylus rugosus*, *Leptodactylus lithonaethes*, Petropedetidae [nur in Afrika südlich der Sahara]: *Petropedetes palmipes*, *Petropedetes perreti*, *Arthrolepidae*, Ptychadenidae [nur in Afrika südlich der Sahara]: *Ptychadena broadleyi*, *Ptychadena mutinondoensis*, Pyxicephalidae [nur in Afrika südlich der Sahara]: *Nothobryne*, Ranixalidae [endemisch in Indien]: *Indirana*). Die Männchen von *Nannophrys ceylonensis* (Dicroglossidae, tropisches Asien und Afrika) bewachen die Eier in verschiedenen Nestern. Die jungen Larven weiden auf feuchten Felsen zunächst Mikroorganismen und Detritus ab. Sie gehen später zur Karnivorie einschließlich Kannibalismus über [16].

Das Auftreten kryptischer Larven [10] kann als Anpassung an den geringen Dottervorrat verstanden werden (z. B. *Phrynobatrachus congicus*). Die Reduktion der Organe der Nahrungsaufnahme sowie das Verbleiben vieler Arten in der Gallerthülle schließen die exotrophe Ernährung aus. In [7] wird davon ausgegangen, dass sich aus der aquatischen und der terrestrischen Fortpflanzung in 8 bzw. 11 Fällen kryptische Larven entwickelt haben. Die phylogenetische Entwicklung kryptischer Larven erfolgte bei Arten mit aquatischer Fortpflanzung schneller als bei solchen mit terrestrischer Fortpflanzung. Die terrestrische Fortpflanzung entwickelte sich fünfmal wieder zur aquatischen Fortpflanzung zurück. Jedoch wurden nie aus kryptischen Larven wieder voll entwickelte Larven. Es wird davon ausgegangen, dass diese Rückkehr entwicklungs-genetisch versperrt ist.

## Brutpflege bei Anura

Brutpflege beinhaltet das Bewachen und Tragen der Eier, Embryonen oder Larven bis hin zur Fütterung der Larven. Schätzungen gehen davon aus, dass sechs Prozent der Anuren unterschiedliche Formen der Brutpflege durchführen (im Vergleich dazu: 5 % der Gymnophionen und 18 % der Urodelen, [17]). Beteiligt sein können Weibchen und Männchen. Die Vielfalt der Brutpflegestrategien einschließlich der dazu gehörenden morphologischen Anpassungen steht im Gegensatz zu der oben erwähnten Einschränkung weitgehender evolutiver Veränderungen des morphologischen ► Bauplans. Es ist jedoch anzunehmen, dass sich in bestimmten Fällen morphologische Strukturen und Verhalten parallel entwickelten wie zum Beispiel bei *Pipa* die Rückenwaben in der Haut und das Einbringen der Eier in diese (Modes 15 und 16, Abbildung 2c).

Im folgenden Abschnitt werden aus der Fülle der Brutpflegestrategien einige prägnante Beispiele für sehr weitgehende Anpassungen genannt, die über das reine Tragen der Nachkommenschaft wie zum Beispiel bei der einheimischen Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) hinausgehen (Mode 34, Abbildung 2a). Außergewöhnlich ist die orale Aufnahme von Entwicklungsstadien: Die Männchen

### REPRODUKTIONS BIOLOGISCHE DEFINITIONEN (AUS [13])

**Ovoviviparie:** Die Zygoten verbleiben im Eileiter, Ernährung durch eigenen Eidotter.

**Viviparie:** Die Zygoten verbleiben im Eileiter, Ernährung durch Nährstoffe außerhalb des Eies (Matrotrophie).

**Paraviviparie:** Brutpflege, die gesamte Entwicklung bis zur Metamorphose erfolgt auf dem Rücken oder in Bruttaschen, Ernährung durch eigenen Eidotter, graduell veränderte Entwicklung.

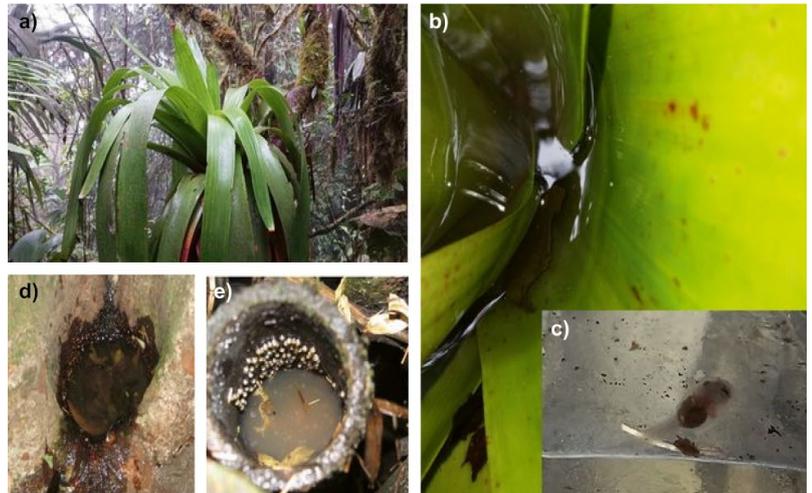
**Exoviviparie:** Brutpflege, terrestrische Eier, Ernährung durch eigenen Eidotter, nach dem Schlüpfen Larven auf oder im männlichen Elterntier.

**Nidicolie:** terrestrische Eier, Ernährung durch eigenen Eidotter, Schlüpfen freilebender Larven ohne Nahrungsaufnahme.

von *Rhinoderma rufum* (dem Nördlichen Darwin-Nasenfrosch) tragen Embryonen in der Mundhöhle zum Gewässer und die Männchen von *Rhinoderma darwini* (dem Darwin-Nasenfrosch) behalten Eier und endotrophe Larven mit direkter Entwicklung bis zur Metamorphose in Brutbeuteln im Kehlsack. Weibchen des australischen Magenbrüterfrosches *Rheobatrachus silus* (beide Arten der Gattung gelten inzwischen als ausgestorben, vermutlich durch den vom Menschen eingeschleppten Amphibien-Chytridpilz *Batrachochytrium dendrobatidis* [18]) nahmen ihre Eier zur weiteren Entwicklung in den Magen auf (Mode 9, Abbildung 2e) ([13, 19]). Die Verdauung bei dieser einzigartigen, nun extinkten Fortpflanzungsstrategie wurde wahrscheinlich durch die Abgabe von Prostaglandin E2 durch die Larven unterdrückt.

In den räumlich begrenzten Phytotelmen sind die elterliche Unterscheidung der Larven der eigenen Art von fremden Arten, die Interaktionen der Larven wie Bettelverhalten und die Identifikation der Larven über chemische Stoffe durch die fütternden Elterntiere außergewöhnliche reproduktionsbiologische Anpassungen. Dazu kommen Polygamie, Polygynie (zwei oder mehr Weibchen teilen sich ein Männchen), monoparentale Brutpflege, gemeinsame Brutpflege der Elterntiere und die Pflege nicht genetisch verwandter Larven innerhalb der unterschiedlichen Brutpflegestrategien. Möglicherweise hat die Brutpflege bei den Anuren eine Ersatzfunktion für die weitgehend fehlende Viviparie (siehe unten bei „Urodela und Gymnophiona“). Es muss jedoch erwähnt werden, dass die arborikole und die terrestrische Entwicklung nicht bei allen Arten automatisch mit einem hohen Maß an Brutpflege verbunden ist. Bei endotrophen Arten mit vergleichsweise dotterreichen Eiern ist die Brutpflege entsprechend weniger ausgeprägt [14, 15].

Nachstehend folgen einige ausgesuchte Ergebnisse aus experimentellen Arbeiten zur Brutpflege: Die neotropische Art *Ranitomeya variabilis* (Dendrobatidae) deponiert ihre Larven in Phytotelmen unter Vermeidung von Larven der gleichen Art, da diese kannibalistisch sind. Der Geruch von *Ameerega trivittata* (Dendrobatidae) wird bei der Eiablage von *Ranitomeya variabilis* gemieden, jedoch nicht beim Absetzen der Larven. *Hyloxalus azureiventris* (Dendrobatidae) transportiert ihre omnivoren Larven zu den gleichen Kleinstgewässern. Dies lässt vermuten, dass *Ranitomeya variabilis* die Gerüche der nicht räuberischen *Hyloxalus azureiventris* kennt. Untersuchungen dieser inter- oder intraspezifischen chemischen Kommunikation zeigten, dass bei *Ranitomeya variabilis*  $C_8H_7NO$  und  $C_9H_{18}N_2O$  und bei *Hyloxalus azureiventris*  $C_{13}H_{25}NO_2$  und  $C_9H_{18}N_2O$  beteiligt sind [20]. Die Fütterung der Larven mit Nähreiern (siehe oben unter Ernährungsweisen arborikoler Larven (1) Oophagie) ist häufig mit einem spezifischen Verhalten verbunden. Larven von *Kurixalus eiffingeri* (Eiffingers Asiatischer Baumfrosch, Rhacophoridae, Abbildung 3e) zeigen ein Bettelverhalten, das durch den Elterngeruch stimuliert wird [21]. Die



**ABB. 3** Pflanzen als Brutplätze. a) Die große Bromelie (*Glomeropitcairnia erectiflora*) unterhalb des Gipfels von El Tucuche, Trinidad. b) Vergrößerte Aufnahme von wassergefüllten Blattachseln bei *Glomeropitcairnia erectiflora*. c) Larve von *Phytotriades auratus* (El-Tucuche-Goldlaubdrosch oder Trinidad-Herzungenfrosch, Hylidae) in den Blattachseln von *Glomeropitcairnia erectiflora*. d) Wassergefüllte Baumhöhle im Chitou Forest, Nantou County, Taiwan. e) Wassergefüllter Bambusstumpf mit Adulti und Eiern von *Kurixalus eiffingeri* (Eiffingers Asiatischer Baumfrosch, Rhacophoridae) im Chitou Forest, Nantou County, Taiwan. Fotos: R. Lehtinen.

Weibchen von *Oophaga pumilio* (Erdbeerfröschen, Dendrobatidae) tragen die Larven aus einem terrestrischen Nest in die Blattachseln von Bromelien. Eine Kombination von visuellen, taktilen und chemischen Reizen löst ein Bettelverhalten der Larven aus [22]. Die Männchen reagieren auf andere Männchen mit Kampf, Fressen fremder Eier und Transport der eigenen Larven. Es überrascht nicht, dass die Ablage von Nähreiern das Überleben der Larven, die Größe bei der Metamorphose und das Überleben nach der Metamorphose beeinflussen. Jedoch geht dies auf Kosten der geringeren Eizahl. Bei mehr als drei Larven sinkt die Überlebensrate aufgrund des Nahrungsmangels. Dies unterstreicht die Abhängigkeit von den Nähreiern. Ältere Larven werden bevorzugt gefüttert. Die Larven werden aktiv, wenn sie visuellen Reizen oder visuellen und chemischen Reizen von Männchen oder Weibchen der gleichen Art ausgesetzt sind. Bettelverhalten wird jedoch nur bei der Kombination mit taktilen Reizen gesehen. Die Anwesenheit von Räubern löst keine Reaktion aus.

Eine andere Strategie der Brutpflege ist das Tragen der Eier und Entwicklungsstadien auf dem Rücken terrestrischer Eltern (Modes 35 bis 37). Dies betrifft einige Hemiphractidae: *Hemiphractus scutatus*, *Cryptobatrachus fubrmannia* und *Stefania evansi* tragen die Larven bis zur Metamorphose. Bei *Gastrotheca* (Beutelfrösche, Hemiphractidae) entwickeln sich die Eier in Rückentaschen. Die kryptischen Larven metamorphosieren dort (*Gastrotheca christiani*, *Gastrotheca cornuta*, *Gastrotheca orophylax*, *Gastrotheca ovifera*, *Gastrotheca testudinea*,

*Gastrotheca walker*). Bei *Gastrotheca riobambae* und *Gastrotheca gracilis* werden die jungen Larven in Gewässer abgesetzt [23]. Bei *Gastrotheca excubitor* sind die Rückentaschen verschlossen. Sie tragen dotterreiche Eier und später kryptische Larven. Die Taschen sind stark durchblutet. Ein Transfer von Fettsäuren und Aminosäuren zur Ernährung der Embryonen wurde nachgewiesen [24]. *Leiopelma archbeyi* und *Leiopelma hamiltoni* (Leiopelmatidae, endemisch für Neuseeland) legen ihre Eier auf feuchtem Untergrund ab. Jedoch beenden die kryptischen und endotrophen Larven ihre Entwicklung in Rückentaschen der Männchen (Mode 22). Bei anderen *Leiopelma*-Arten entwickeln sich die kryptischen Larven terrestrisch.

Die Weibchen von *Fritziana fissilis*, *Fritziana goeldii*, *Fritziana obausi* und *Flectonotus pygmaeus* (Hemiphractidae) tragen die relativ dotterreichen Eier auf dem Rücken oder in Rückentaschen. Die endotrophen Larven werden in späten Stadien an Bromelien oder Bambus abgesetzt (Mode 36).

## Die Fortpflanzungsbiologie der Urodela und der Gymnophiona

In Gegensatz zu den Anura ist bei diesen Ordnungen die weiter verbreitete innere Befruchtung wesentlich: Diese ermöglicht einigen wenigen Arten der Urodela und vielen Arten der Gymnophiona die vivipare Entwicklung mit unterschiedlich abgewandelten Larven im Eileiter. Dazu kommt die hormonelle Koordination des Zustandes des Eileiters mit dem Zeitpunkt des Eisprungs und damit der Befruchtung [18]. Das daran beteiligte Progesteron ist von den plazentalen Säugetieren bekannt. Es kann vermutet werden, dass ein gemeinsames ancestrales Merkmal der Tetrapoda vorliegt.

## Zusammenfassung

Ursprünglich pflanzten sich die Amphibia in Gewässern fort. Um der Austrocknung und der Prädation zu entgehen, entwickelten sie verblüffende Anpassungen. Die Neuanpassungen der Anura sind die Nutzung von Phytotelmata, Epiphyten, Baumhöhlen oder terrestrische Alternativen. Einige Arten entwickeln kryptische Larven (früher „direkt entwickelnde Larven“ genannt), endotrophe Ernährung durch relativ dotterreiche Eier, Brutpflege (Transport der Eier und Larven, Bewachung der Nachkommenschaft und Zufütterung durch Nähreier) – bei wenigen Arten die Entwicklung in der Mundhöhle oder im Magen und die sehr seltene Entwicklung im Eileiter. Im Gegensatz dazu kommt bei den Urodela und besonders bei den Gymnophiona die Entwicklung im Eileiter häufiger bzw. regelhaft vor.

## Summary

### The biology of reproduction in amphibia

Originally, amphibia reproduced in waters. They evolved astonishing adaptations to escape from desiccation and predation. The new adaptations of Anurans include small water-bearing phytotelmata, epiphytes, tree hollows or terrestrial alternative biotopes. Several species develop cryptic larvae (in the past called “directly developing larvae”), endotrophic feeding on comparatively yolk-rich eggs, parental care (transport of eggs and larvae, guarding the offspring and extra feeding with nourishing eggs) – in only a few species, the development inside the oral cavity or the stomach and very seldom the development within the oviduct. Contrary to this, oviductal gestation occurs in Urodela more frequently and in Gymnophiona regularly.

## Schlagworte

Lissamphibia, Froschlurche, Fortpflanzungsbiologie, Anpassungen

## GLOSSAR

**Amniota:** Reptilien, Vögel und Säuger mit den stammesgeschichtlich neuen embryonalen Organen Amnion, Chorion und Allantois.

**Amphibia:** ist ein breiter taxonomischer Begriff, der alle stammesgeschichtlich frühen Tetrapoda bis hin zu den rezenten Lissamphibia und deren Stammgruppe (Stammlinie) beinhaltet.

**anzestrale Merkmale:** stammesgeschichtlich ursprüngliche Merkmale.

**arborikol:** auf oder in Bäumen oder anderen Pflanzen lebend.

**Bauplan:** Grundform der Anordnung der Teile und Organe; allgemeiner grundlegender struktureller Plan eines Nachkommen einer Stammart.

**endotrophe Larven:** Larven ohne Nahrungsaufnahme von außen, zehren vom Eidottervorrat.

**Epiphyten:** Pflanzen, die auf anderen Pflanzen wachsen.

**exotrophe Larven:** Larven mit Nahrungsaufnahme von außen.

**Hypothalamus-Hypophysen-Schilddrüsen-Achse:** Neuroendokrine Funktionseinheit, die die Aktivität der Schilddrüse während der Metamorphose reguliert. Der **Hypothalamus** ist ein Teil des Zwischenhirns mit endokriner (Hormon produzierender) Funktion. Die **Hypophyse** ist eine ventrale Ausstülpung des Zwischenhirns (Adenohypophyse) ebenfalls mit endokriner Funktion.

**karnivor:** fleischfressend.

**lentiche Gewässer:** stehende Gewässer.

**Lissamphibia:** innerhalb der Amphibia die Gymnophiona und die Batrachia (Urodela und Anura)

**lotische Gewässer:** Fließgewässer.

**Metamorphose:** Umwandlung morphologischer, anatomischer, physiologischer und verhaltensbiologischer Eigenschaften einer Larve in einen fertig ausgebildeten, fortpflanzungsfähigen Organismus; bei Amphibien gesteuert durch hormonelle Regelkreise; daran beteiligt sind das Prohormon Thyroxin T<sub>4</sub>, das in das aktive Hormon Trijodthyronin T<sub>3</sub> umgebaut wird; Einfluss von Umweltfaktoren durch Kortikosteroide aus der Nebennierenrinde.

**neotropisch:** Zentral- und Südamerika, Inseln in der Karibik.

**omnivor:** alles fressend.

**Phytotelme/Phytotelmata:** durch Pflanzen geformtes Kleinstgewässer.

**Prädation:** ein Räuber tötet und frisst andere tierische Organismen.

**Progesteron:** ein Steroidhormon, das im Folliklepithel des Ovars nach dem Eisprung in den Corpora lutea synthetisiert wird; Schwangerschaftshormon beim Menschen gesteuert durch die Hypophyse.

**Selektionsfaktoren:** Umweltfaktoren, die einen Einfluss auf das Überleben einer Art und deren weitere Evolution haben.

**Tetrapoda:** vierfüßige landlebende Wirbeltiere (Amphibia, Lissamphibia, Amniota).

## Literatur

- [1] D. R. Frost (2024). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.2. Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld>, abgerufen am 06. März 2024.
- [2] V. Storch, U. Welsch (2003). Systematische Zoologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- [3] G. Mickoleit (2004). Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- [4] J. A. Clack (2002). Gaining ground, the origin and evolution of tetrapods. Indiana University Press, Bloomington und Indianapolis.
- [5] B. Viertel (2019). Eine evolutive Neuanpassung bei den Fröschen – Der Filterapparat der Kaulquappen. *Biologie in unserer Zeit* 49 (4), 254–260.
- [6] M. Veith, E. C. Barrot (2024). Chapter 4. The Evolution of the Lissamphibia – a Molecular Phylogenetic Perspective. In: Anuran Larvae (Hrsg. B. Viertel). Edition Chimaira, Frankfurt am Main (in Press).
- [7] I. Gómez-Mestre, R. A. Pyron, J. J. Wiens (2012). Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution* 66, 3687–3700.
- [8] N. A. Moran (1994). Adaptation and constraint in the complex life cycles of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 573–600.
- [9] M. L. Crump (2015). Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *Journal of Herpetology* 49, 1–16.
- [10] R. P. Elinson (2001). Direct development: an alternative way to make a frog. *Genesis* 29, 91–95.
- [11] J. Chanson et al. (2008). The State of the World's Amphibians. In: Threatened amphibians of the World. In cooperation with IUCN, Conservation International and Nature (Hrsg. S. N. Stuart et al.), 34–52. Lynx Ediciones, Barcelona.
- [12] F. Xavier (1977). An exceptional reproductive strategy in anura: *Nectophrynoides occidentalis* Angel (Bufonidae), an example of adaptation to terrestrial life by viviparity. In: Major patterns in vertebrate evolution (Hrsg. M. K. Hecht et al.), 545–552. Plenum, New York.
- [13] R. Altig, R. W. McDiarmid (1999). Tadpoles, the Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press, Chicago und London.
- [14] R. M. Lehtinen et al. (2004). Phytotelm breeding anurans: past, present and future research. In: Ecology and Evolution of Phytotelm-Breeding Anurans (Hrsg. R. M. Lehtinen). Miscellaneous Publications of the University of Michigan Museum of Zoology 193, 1–9.
- [15] R. N. Lehtinen (2022). Phytotelma-breeding frogs of the world, version 1.11., abgerufen am 06. Juni 2022. – Electronic database accessible at <https://sites.google.com/site/phytotelmbreeding-frogsworld/>
- [16] D. D. Wickramasinghe et al. (2007). Ontogenetic changes in diet and intestinal morphology in semi-terrestrial tadpoles of *Nannophrys ceylonensis* (Dicroglossidae). *Copeia* 2007, 1012–1018.
- [17] S. Schweiger et al. (2017). Direct development in African squeaker frogs (Anura: Arthrolepidae: Arthrolepis) reveals a mosaic of derived and plesiomorphic characters. *Organisms Diversity & Evolution* 17, 693–707.
- [18] R. W. R. Retallick et al. (2004). Endemic infection of the amphibian chytrid fungus in a frog community postdecline. *PLoS Biology* 2, 1965–1971.
- [19] M. H. Wake (1993). Evolution of oviductal gestation in amphibians. *The Journal of Experimental Zoology* 266, 394–413.
- [20] L. M. Schulte et al. (2015). Decoding and discrimination of chemical cues and signals: avoidance of predation and competition during parental care behavior in sympatric poison frogs. *PLoS One* 10, e0129929.
- [21] Y. C. Kam, H. W. Yang (2002). Female offspring communication in a Taiwanese tree frog, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae). *Animal Behaviour* 64, 881–886.
- [22] J. L. Stynoski, V. R. Noble (2012). To beg or to freeze: multimodal sensory integration directs behavior in a tadpole. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 66, 191–199.
- [23] AmphibiaWeb (2022). Information on amphibian biology and conservation. [web application]. Berkeley, California: AmphibiaWeb. <https://amphibiaweb.org>, abgerufen am 30. August 2023.
- [24] R. W. Warne, A. Catenazzi (2016). Pouch brooding marsupial frogs transfer nutrients to developing embryos. *Biology Letters* 12, 1–4, 20160673. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0673>

## Verfasst von:



Bruno Viertel, geb. 1949, studierte Zoologie, Botanik, Paläontologie und Geographie in Mainz. Staatsexamen 1975, Promotion 1978, Habilitation 1993. Ab 1977 wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Zoologie, Mainz. Arbeiten und Publikationen zur Ökologie, Ökophysiologie, Morphogenese und Toxikologie der Anurenlarven. Von 1991 bis 2010 Leiter der Reproduktionstoxikologie bei der Boehringer Ingelheim Pharma GmbH & Co. KG. Arbeiten zur Reproduktionstoxizität von Arzneimittelkandidaten zur Arzneimittelzulassung und Publikationen zu diesem Themenkreis. Privatdozent an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz und seit 2014 an der Universität Trier.

## Korrespondenz:

PD Dr. habil. Bruno Viertel  
 Universität Trier  
 Fachbereich VI, Raum- und Umweltwissenschaften  
 Biogeographie  
 Universitätsring 15  
 D-54286 Trier  
 E-Mail: [viertel@uni-trier.de](mailto:viertel@uni-trier.de)

## NEUE BUCHSERIE: STUDIEN ZUR DIDAKTIK UND METHODIK DES BIOLOGIEUNTERRICHTS

In der Reihe werden Arbeiten (Monografien und Sammelwerke) publiziert, die sich in aktueller sowie historischer Perspektive mit didaktischen und methodischen Ansätzen zum Lehren und Lernen von Biologie in der Schule oder dem Studium in der Hochschule befassen. Sie profitiert von der inhaltlichen Vielfalt sowie den fachspezifischen, fächerübergreifenden und -verbindenden Perspektiven und ermöglicht dem wissenschaftlichen Nachwuchs, genauso wie etablierten Forscherinnen und Forschern, ihre wissenschaftlichen Ergebnisse zur Diskussion zu stellen. Unter Beachtung der Bezugsdisziplinen und auch der Bildungsforschung bieten die Beiträge Anregungen für den bildungspolitischen Diskurs. Die Schriftenreihe leistet so, im Zusammenhang mit der Qualifizierung von wissenschaftlichem Nachwuchs und mit Blick auf die Theorie-Praxis-Verzahnung zwischen Wissenschaft und Schule, einen Beitrag zur Weiterentwicklung des Biologieunterrichts. Als Herausgeber fungieren Uwe Hoßfeld und Karl Porges. ISSN: 3059-2127 (elektronisch) bzw. 3059-2119 (Druck)





Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM  
FÜR DIE**

**BIEWISSENSCHAFTEN**

### **Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:**

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland.
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf.
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“.
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie.



[www.vbio.de](http://www.vbio.de)

**Jetzt beitreten!**

