

Bio-akustische und endokrinologische Untersuchungen an der Knoblauchkröte *Pelobates fuscus fuscus*

(LAURENTI, 1768)

(Salientia: Pelobatidae)

BURKHARD MÜLLER

Mit 11 Abbildungen

Abstract

Male spadefoot toads migrate to the spawn pond in April about 10 to 20 days before the females and release mating calls on the bottom of the pond. After mating and the deposition of eggs all females and most males leave the pond.

The males have six types of call: mating call, release calls of the first and second order, territorial calls of the first and second order and a distress call. The lower threshold of calling activity is at 4°C, the upper one at 24°C. High temperature and high humidity are negatively correlated with the daily onset of calling.

At the beginning of the reproduction period the testicles are large, the tubuli wide, the sertoli cells well developed, the process of spermatogenesis has not yet started, and the glands of the upper arm pads are very clearly developed. After reproduction the spermatogenesis begins and the glands of the upper arm pads show atrophy.

In the hormone control of calling the gonadotropic activity is represented by the luteinizing hormone. Of the androgenic hormones of the testicles which are induced by LH androstendione, dehydroepiandrosterone and testosterone play a role. Administration of these hormones causes mating calls with intact, or castrated or hypophysectomized toads.

Einleitung

Nachdem SCHNEIDER (1966) damit begonnen hatte, präzise bio-akustische Methoden bei der Analyse der Rufe einheimischer Froschlurche einzusetzen, sind nunmehr die Rufe zahlreicher europäischer Arten aus den Familien Discoglossidae (LÖRCHER 1969, HEINZMANN 1970, WEBER 1974), Hylidae (SCHNEIDER 1967, 1968, 1977, 1978), Bufonidae (LÖRCHER & SCHNEIDER 1973) und Ranidae (WAHL 1969, SCHNEIDER 1973, SCHNEIDER et al. 1979, WALKOWIAK & BRZOSKA 1982, KUHN & SCHNEIDER 1984) genau analysiert.

Von den Rufen des einzigen mitteleuropäischen Vertreters der Familie Pelobatidae, der Knoblauchkröte, liegen bisher nur wenige Angaben vor. NEUBAUR (1952) umschreibt den Paarungsruf als ein wiederholtes „wok“ und nennt zwei weitere Lautäußerungen. SCHNEIDER (1966) macht an Hand von Oszillogrammen und Sonagrammen erste detaillierte Angaben. In neuester Zeit berichtet NÖLLERT (1984) ausführlich über die Biologie der Knoblauchkröte, vermittelt aber keine neuen Befunde über die

Rufe. Um diese Lücke zu schließen, untersuchte ich das Verhalten der Knoblauchkröte während ihrer Fortpflanzungsperiode und analysierte die Rufe. Außerdem ermittelte ich den Einfluß verschiedener Hormone auf das Rufverhalten.

Material, Beobachtungsgebiet und Methoden

Die Untersuchungen über das Paarungsverhalten der Knoblauchkröte *Pelobates fuscus fuscus* (LAURENTI) während der natürlichen Fortpflanzungsperiode führte ich an einer Population im Bereich des Neusiedler Sees, Österreich, durch. Das Beobachtungsgebiet war ein Teich bei Apetlon mit einer Wassertiefe von etwa 40 cm am Ufer und bis zu 150 cm in der Mitte. Die Uferregion, in der sich die meisten Knoblauchkröten aufhielten, war dicht mit Schilf bewachsen.

Meine Beobachtungen führte ich vom 26. März bis 25. Mai 1976 durch und bestimmte regelmäßig um 18.00 und 20.00 Uhr die Luft- und Wassertemperatur, die relative Luftfeuchte über der Wasseroberfläche sowie Bewölkung und Windstärke. Außerdem registrierte ich täglich die maximale und minimale Lufttemperatur, die relative Luftfeuchte an Land, den Luftdruck und die Gesamtniederschlagsmenge mit Hilfe einer Wetterstation.

Zur Registrierung der Rufe benutzte ich ein Unterwasser-Mikrofon (LC 54 MH, SER 77, Atlantic Research Corp., Alexandria, USA) und ein netzunabhängiges Tonbandgerät (Grundig TK 3200; Bandgeschwindigkeit 9,5 cm/s). Die Rufe analysierte ich mittels Oszillogrammen (Tektronix 502A, Toennies Recordine Kamera; Laufgeschwindigkeit 25 cm/s) sowie Sonagrammen (Kay Electric Sonagraph 7029A, Einstellung „wide“).

Zur histologischen Untersuchung der Hoden und Oberarmdrüsen entnahm ich aus dem Gewässer nur jeden zweiten Tag ein Tier, bettete die Objekte in Histoplast ein, fertigte 7 μ m dicke Schnitte an und färbte mit Hämatoxylin/Erythrosin.

Für die anschließenden Versuche über den Einfluß gonadotroper und androgener Hormone auf die Rufaktivität bei intakten, orchiectomierten und hypophysektomierten Knoblauchkröten verwendete ich selbstgefangene Tiere aus verschiedenen Habitaten am Neusiedler See. Für die Versuche hielt ich die Kröten in 80x80x40 cm großen, mit feuchtem Papier ausgekleiteten Becken.

Für die Hormonbehandlung der Versuchstiere im Labor verwendete ich das Choriongonadotropin Anteron® (Schering A.-G., Berlin) sowie das Follikel stimulierende Hormon FSH und das luteinisierende Hormon LH (Sigma Chemical Company, St. Louis, USA). Aus der Gruppe der androgenen Hormone wählte ich Testosteron (Testosteronhydrogensulfat), Δ^4 Androsten-3, 17-dion, Dehydroepiandrosteron und 17α -Hydroxyprogesteron (Merck A.-G., Darmstadt). Die Hormone injizierte ich auf der rechten Körperseite in den dorsalen Lymphraum der Versuchstiere. Die Hormonversuche an Männchen mit operativer Entfernung endokriner Drüsen unternahm ich drei Monate nach der Orchiektomie beziehungsweise drei Wochen nach der Hypophysektomie.

Die statistischen Berechnungen wurden im Regionalen Rechenzentrum der Universität Bonn nach einem Programm von Prof. Dr. F. Weiling, Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität Bonn, durchgeführt.

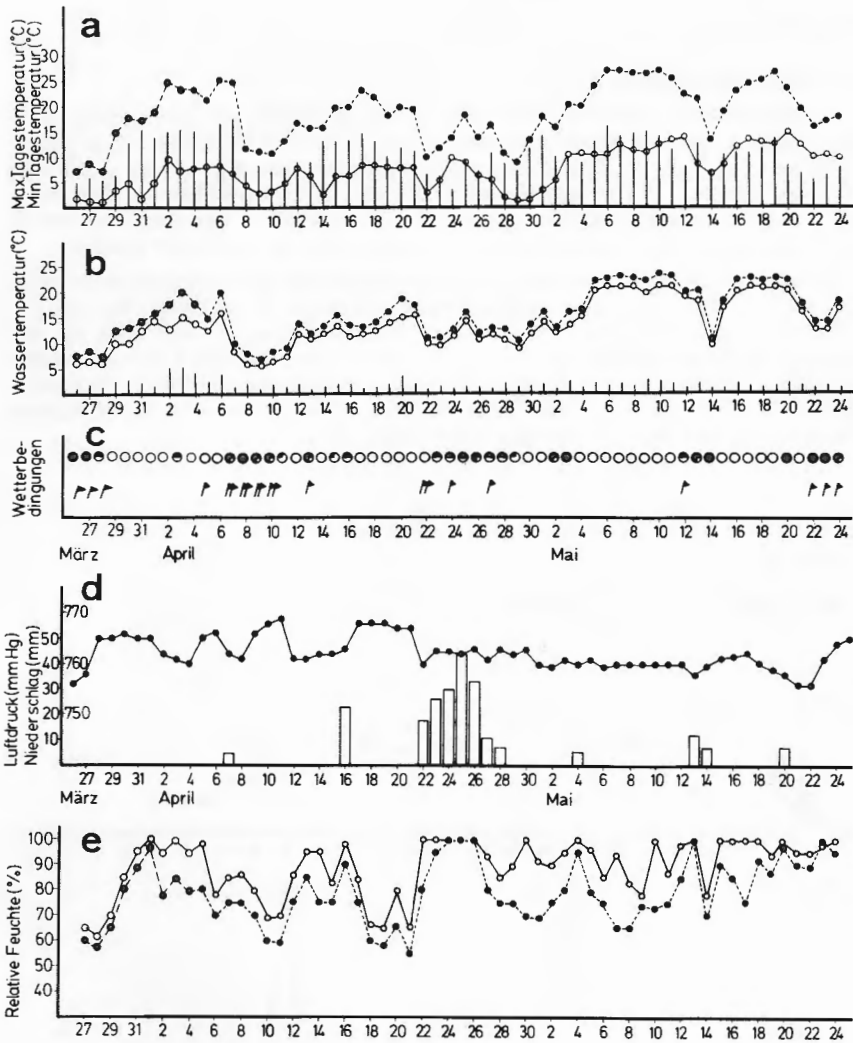


Abb. 1. Die Witterungsbedingungen während der Beobachtungszeit. a) Maximale (Kreisscheiben) und minimale (Kreise) Tagestemperatur. b) Wassertemperatur um 18 (Kreisscheiben) und 20 Uhr (Kreise). c) Allgemeine Wetterbedingungen: weiße Kreise: wolkenlos; viertel Kreisscheiben: heiter; halbe Kreisscheiben: wolkig; dreiviertel Kreisscheiben: überwiegend bedeckt; schwarze Kreisscheiben: völlig bedeckt; Fähnchen: starker oder sehr starker anhaltender Wind. d) Luftdruck bezogen auf 120 m Meereshöhe und Niederschlag in mm (Säulen). e) Relative Feuchte in % um 18 und 20 Uhr.

The weather conditions during the period of observation. a) Maximal and minimal daily temperature, shaded and unshaded circles respectively. b) water temperature at 18 and 20 hours, shaded and unshaded circles respectively. c) general weather conditions: unshaded circles: cloudless; quarter shaded circles: fine; half shaded circles: cloudy; three quarters shaded circles: largely overcast; fully shaded circles: completely overcast; small flag: strong or very strong continuous wind. d) air pressure with reference to 120 m above sea level and precipitation in mm (columns). e) relative humidity in % at 18 and 20 hours.

Ergebnisse

I. Witterungsverhältnisse

Bis zum 28. März war es sehr kalt (Abb. 1). Ein plötzlicher Wetterumschwung am 29. März bewirkte eine spürbare Erwärmung, die sich in den folgenden Tagen steigerte. In der Folge lagen die Tageshöchsttemperaturen mit Ausnahme des 29. April über 10°C, die minimale Tagestemperatur sank nicht unter 0°C. Bei Beginn der Rufperiode am 3. April betrug die Höchsttemperatur des Wassers 20°C. Mit Ausnahme des 6. April ging sie bis zum 9. April laufend weiter zurück, ehe sie wieder anstieg.

Während der Beobachtungszeit wechselten Perioden mit überwiegender Bewölkung und starkem Wind mit solchen geringer Bewölkung und Windstille ab. Bis zum 16. April fielen kaum Niederschläge, danach begleiteten Regenfälle regelmäßig die Abschnitte mit starker Bewölkung. Bis zum 22. April änderte sich der Luftdruck häufig, nachfolgend blieb er bis zum Ende der Fortpflanzungsperiode sehr stabil. Die relative Luftfeuchtigkeit unterlag starken Schwankungen, stieg auf über 80% bei bedecktem Himmel und sank an sehr sonnigen Tagen unter 40%.

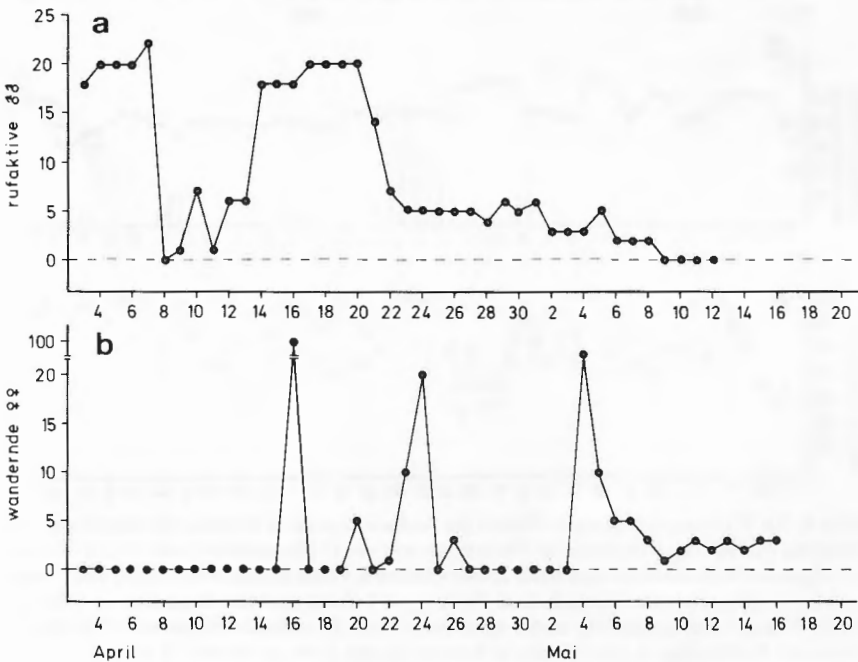


Abb. 2. Anzahl der rufaktiven Knoblauchkröten (a) und tägliche Wanderfrequenz weiblicher Knoblauchkröten (b) während der Beobachtungszeit.
Number of calling spadefoot toads (a) and daily frequency of movement of female spadefoot toads (b) during the period of observation.

II. Das Verhalten der Knoblauchkröten während der Fortpflanzungsperiode

1. Winterruhe und Wanderaktivität

Die Knoblauchkröten überwinterten bis zu 500 m vom Laichgewässer entfernt. Dazu gruben sie sich bis zu 30 cm tief in Kies oder lockeres Erdreich ein. Die Neigung der Gänge zur Senkrechten betrug zwischen 40 und 55°. Stets hielten zahlreiche Tiere in unmittelbarer Nachbarschaft ihre Winterruhe. Mein umfangreichster Fund winterruhender Kröten bestand aus 84 Tieren in einer Kiesanhäufung von 0,5 m³.

Von ihren Winterquartieren wanderten die männlichen und weiblichen Knoblauchkröten zu unterschiedlichen Zeiten zum Laichgewässer. Im Beobachtungsjahr waren am 3. April, sechs Tage nach Beginn des warmen, trockenen Wetters, zahlreiche Männchen im Laichgewässer und riefen (Abb. 2a). Die Weibchen dagegen wanderten erst vom 16. April ab an. Ihre Anwanderung erfolgte in zwei Schüben mit Maxima am 16. und vom 22. bis 24. April, als hohe Niederschläge fielen. Die Anwanderung der Weibchen war nach 11 Tagen abgeschlossen (Abb. 2b).

Die Männchen und Weibchen verließen nach der Fortpflanzungsperiode das Gewässer etwa zur gleichen Zeit. Im Beobachtungsjahr begann die Abwanderung der Knoblauchkröten am 4. Mai, als Niederschläge fielen, und war am 9. Mai im wesentlichen beendet.

2. Ruf- und Fortpflanzungsaktivität

Die männlichen Knoblauchkröten riefen unter Wasser. Dabei bevorzugten sie Plätze, die mit Schilf und Wasserpflanzen dicht bewachsen waren. Die Männchen besetzten individuell abgegrenzte Reviere. Während der gesamten Rufperiode veränderten sie ihre Standorte nur unwesentlich. Der Mindestabstand zu den benachbarten Männchen betrug 50 cm — die mittlere Distanz zwischen allen vermessenen, benachbarten Männchen maß 80 cm.

Die rufaktiven Knoblauchkröten unterbrachen in sehr regelmäßigen Abständen von 10 bis 12 Minuten ihr Rufen und tauchten zum Luftaustausch kurz auf. Dabei ragte nur die Spitze des Kopfes über die Wasseroberfläche. Danach nahmen sie ihre früheren Standorte wieder ein. Geriet ein Männchen gelegentlich einer benachbarten Knoblauchkröte zu nahe, gab diese innerhalb der Paarungsrufserien Revierrufe ab. Das eingedrungene Männchen verließ daraufhin das fremde Revier.

Im Beobachtungsjahr gaben am 3. April 18, später bis zu 22 im Untersuchungsgebiet versammelte Knoblauchkröten Paarungsrufe ab (Abb. 2a). Die Rufaktivität hielt bis zum 7. April an. Danach waren bis zum 13. April nur noch maximal 7 Tiere rufaktiv. Anschließend nahm die Zahl wieder zu. Vom 16. bis 20. April riefen wieder 20 Knoblauchkröten. In der Folge ging die Anzahl der rufaktiven Männchen schnell zurück. Letztmals riefen zwei Männchen am 8. Mai.

Der tägliche Verlauf der Rufaktivität war sehr charakteristisch. Die Männchen begannen in der Regel zwischen 18.45 und 20 Uhr zu rufen. Ein erstes Maximum der Zahl rufender Männchen lag bei 22 Uhr, ein zweites zwischen Mitternacht und 1.00 Uhr. Gegen 5 Uhr morgens verstummten die letzten Knoblauchkröten. An sehr warmen Tagen gingen vereinzelt Männchen bereits vormittags gegen 11 Uhr an zu rufen, regelmäßig verstummten diese gegen 15 Uhr.

Im einzelnen beeinflussten Wasser- und Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit und Beleuchtungsstärke die Intensität der Rufaktivität und deren täglichen Beginn.

Bei hohen Wassertemperaturen riefen mehr Männchen als bei niedrigen (Abb. 3). Die Abflachung der Kurve in der ersten Maihälfte trotz Anstiegs der Temperatur ist auf das heranrückende Ende der Rufperiode zurückzuführen.

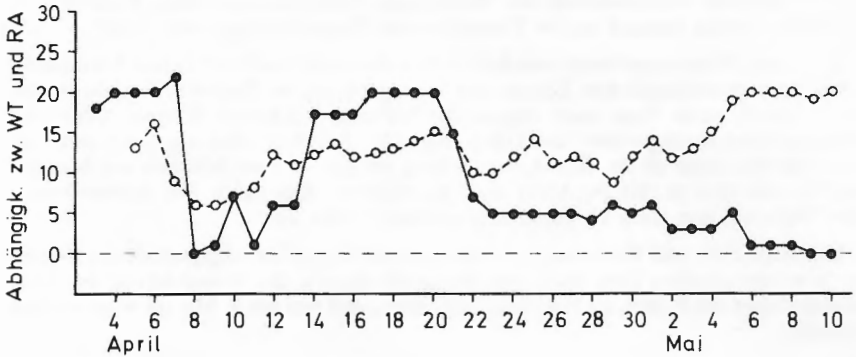


Abb. 3. Die Anzahl rufender Knoblauchkröten-Männchen (Kreisscheiben) in Abhängigkeit von der Wassertemperatur (Kreise).
The number of calling male spadefoot toads (shaded circles) in relation to water temperature (unshaded circles).

Weiterin ergab sich eine Korrelation zwischen dem abendlichen Rufbeginn und der maximalen Lufttemperatur sowie der relativen Luftfeuchtigkeit (Abb. 4). Bei niedriger Luftfeuchtigkeit und Lufttemperatur begannen die Knoblauchkröten früher zu rufen als bei hoher Temperatur und hoher Luftfeuchtigkeit.

Knoblauchkröten riefen in der Regel nur bei geringer Beleuchtungsstärke. Bei Rufbeginn betrug diese an der Wasseroberfläche meist weniger als 100 lx. Allerdings bestand zwischen der Wassertemperatur und der Helligkeit eine Wechselwirkung. Bei Wassertemperaturen unter 16°C bestimmte die Beleuchtungsstärke den Rufbeginn, darüber verlor das Licht seine Bedeutung als Zeitgeber für den Beginn der täglichen Rufaktivität. Die Männchen fingen bereits bei Beleuchtungsstärken von mehr als 6000 lx an zu rufen. Am frühen Morgen hörten alle Männchen auf zu rufen, bevor die Beleuchtungsstärke 100 lx erreichte.

III. Die Rufe

Im natürlichen Lebensraum geben die männlichen Knoblauchkröten sechs Ruftypen mit unterscheidbarer biologischer Bedeutung ab: Paarungsruf, Befreiungsrufe I. und II. Ordnung, Revierrufe I. und II. Ordnung, Schreckruf. Das Rufrepertoire der weiblichen Knoblauchkröten besteht lediglich aus den Befreiungsrufen I. und II. Ordnung und dem Schreckruf. Diese sind genau so aufgebaut wie die Rufe der Männchen und werden in den gleichen Situationen abgegeben.

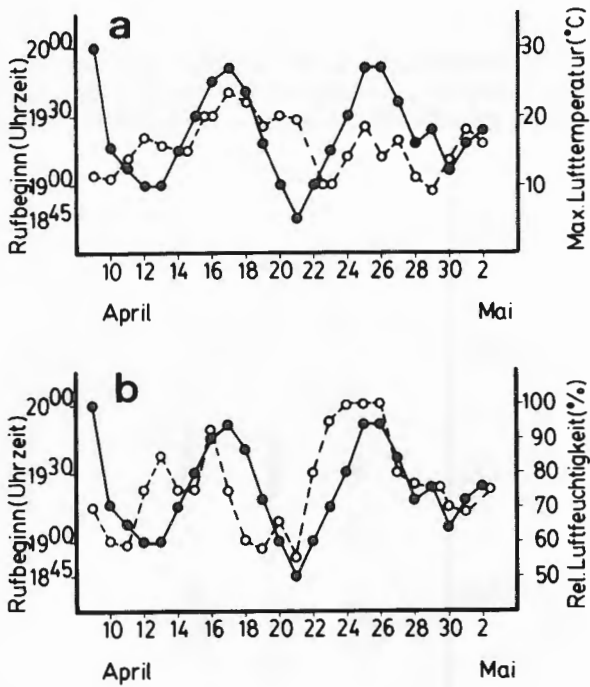


Abb. 4. Korrelation zwischen dem abendlichen Rufbeginn (Kreisscheiben) und der maximalen Lufttemperatur (Kreise) (a) und der relativen Luftfeuchtigkeit (b).
 Correlation between the onset of calling in evening (shaded circles) and the maximal air temperature (unshaded circles) (a) and relative humidity (b).

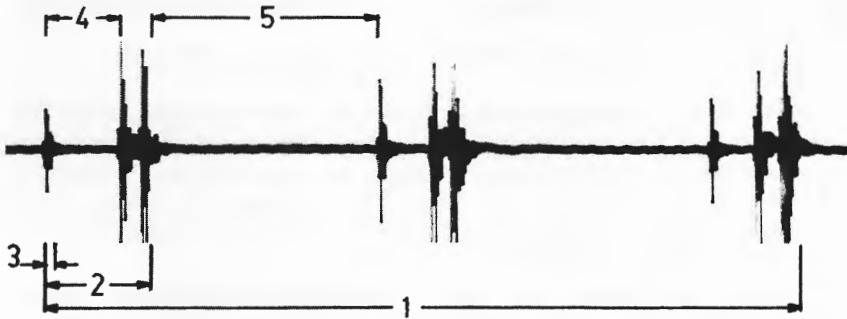


Abb. 5. Ein Paarungsruf einer männlichen Knoblauchkröte mit Angabe der gemessenen Parameter. Rufdauer (1), Impulsgruppendauer (2), Schallimpulsdauer (3), Intervalle zwischen den Schallimpulsen (4) und zwischen den Impulsgruppen (5).
 A mating call of a male spadefoot toad with specification of the measured parameters. Duration of call (1), duration of pulse group (2), duration of sound pulse (3), intervals between the sound pulses (4) and between the pulse groups (5).

1. Paarungsruf

Die Paarungsrufe bestehen aus bis zu vier Impulsgruppen (Abb. 5). Bis 20 °C sind Rufe mit drei Impulsgruppen am häufigsten, darüber treten vermehrt Rufe mit vier Impulsgruppen auf, während solche mit nur einer Impulsgruppe nicht mehr vorkommen.

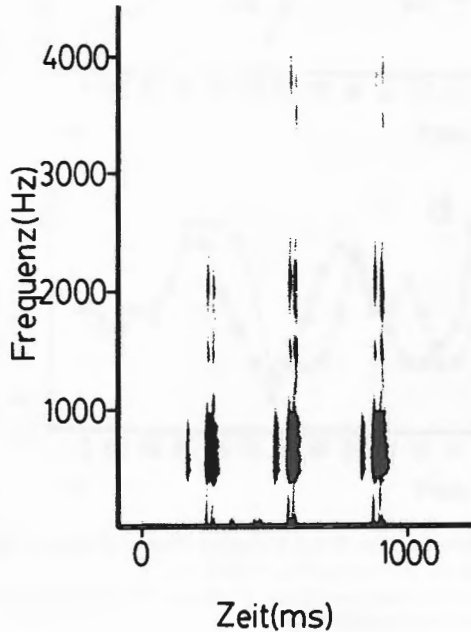


Abb. 6. Klangspektrogramm eines Paarungsrufes einer 50 mm großen männlichen Knoblauchkröte. Aufgenommen bei 7 °C.

Sonagram of a mating call of a male spadefoot toad 50 mm in size. Recorded at 7 °C.

Alle Impulse und Impulsgruppen eines Rufes zeigen annähernd den gleichen Frequenzaufbau. Am breitesten ist das Spektrum gewöhnlich von der zweiten Impulsgruppe an (Abb. 6). Unter dem Einfluß der Temperatur ändert sich das Frequenzspektrum nicht, dagegen nehmen die Tonhöhen mit zunehmender Körperlänge ab. Bei 40 mm langen Männchen ist das Energiemaximum zwischen 800 und 1400 Hz, bei 50 mm großen Tieren zwischen 400 und 900 Hz.

Im Gegensatz zur Tonhöhe zeigen andere Rufparameter eine Abhängigkeit von der Wassertemperatur (Abb. 7a, b). Die untere Rufschwelle liegt bei 4 °C, die obere bei 24 °C. An der unteren Rufschwelle beträgt die Ruldauer im Mittel 881,46 ms, an der oberen 368,10 ms (Tabelle). Abb. 8 gibt die Abhängigkeit der Dauer der Impulsgruppen von der Wassertemperatur wieder. Bei niedriger Temperatur ist die erste Impulsgruppe länger als die zweite und dritte, die sich in ihrer Dauer nicht unterscheiden (Tabelle). Steigt die Wassertemperatur bis auf 20 °C an, verkürzen sich auch die Intervalle

Tabelle. Die Abhängigkeit der Rufparameter (y) von der Wassertemperatur (x) und der Körperlänge (x). Ergebnisse der statistischen Berechnungen. Signifikanzniveau: P = 0,05+; P = 0,01++; P = 0,001+++ . IG = Impulsgruppen; SI = Schallimpuls.

The correlation of call parameters (y) and water temperature (x) and body length (x). Results of statistical calculations. Significance level: P = 0.05+; P = 0.01++; P = 0.001+++ . IG = pulse groups; SI = sound pulse.

Rufparameter	n	Regressionsgleichung	F-Werte		
			x	x ²	x ³
1. Rufdauer	27	$y = 980,48 - 15,58x - 2,674x^2 + 0,094x^3$	278,059+++	21,868+++	6,001+++
2. Dauer der 1. IG	18	$y = 171,077 - 11,11x + 0,269x^2$	80,575+++	32,075+++	
3. Dauer der 2. IG	19	$y = 134,211 - 7,01x + 0,146x^2$	102,154+++	10,616++	
4. Dauer der 3. IG	21	$y = 135,78 - 7,49x + 0,173x^2$	58,731+++	10,818++	
5. Intervalldauer zw. d. 1. u. 2. IG	25	$y = 246,396 + 683,0x - 1728,0x^2 + 0,049x^3$	255,673+++	9,357++	10,666++
6. Intervalldauer zw. d. 2. u. 3. IG	23	$x = 411,934 - 25,57x + 0,533x^2$	219,423+++	48,147+++	
7. Intervall zw. 1. u. 2. SI d. 1. IG	22	$y = 126,034 - 9,57x + 0,226x^2$	60,261+++	15,811+++	
8. Intervall zw. 1. u. 2. SI d. 2. IG	22	$y = 60,1953 - 1,9734x$	51,825+++		
9. Intervall zw. 1. u. 2. SI d. 3. IG	21	$y = 59,5846 - 2,05x$	50,602+++		
10. Rufdauer kleine Kröten	9	$y = 908,64 - 29,77x$	129,485+++		
11. Rufdauer große Kröten	22	$y = 1079,45 - 50,55x + 0,827x^2$	253,852+++	8,602++	

zwischen den Impulsgruppen, darüber nicht mehr (Tabelle). Die Dauer der drei Schallimpulse einer jeden Impulsgruppe ändert sich unter dem Einfluß der Temperatur nicht, wohl aber verkürzen sich die Intervalle zwischen den Schallimpulsen und den Impulsgruppen (Tabelle). Bei hohen Temperaturen geht der zweite Schallimpuls häufig unmittelbar in den dritten über.

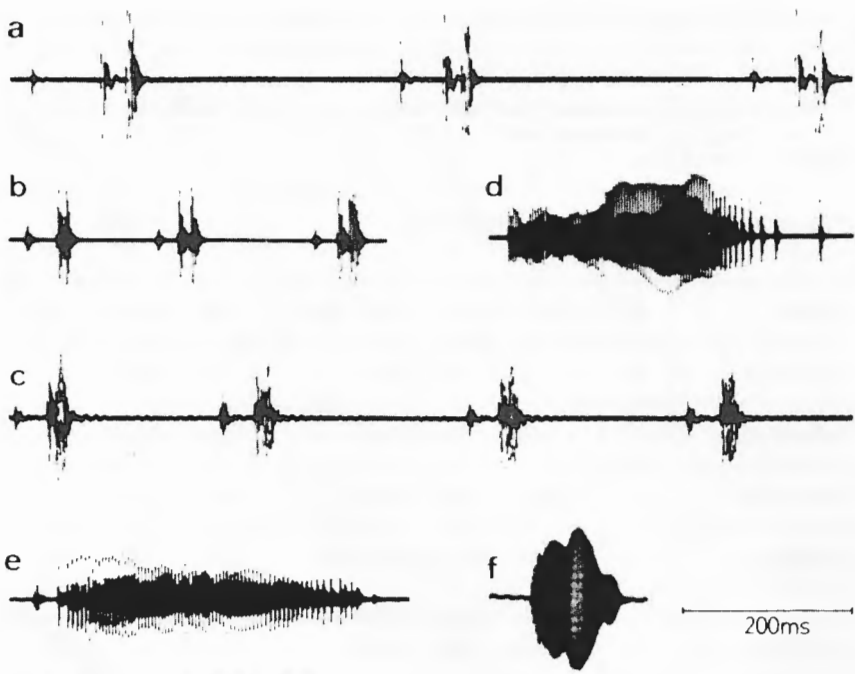


Abb. 7. Oszillogramme verschiedener Rufe. Paarungsruf bei 4°C (a) und 24°C (b); Befreiungsruf I. Ordnung (c) und II. Ordnung (d) bei 23°C; Revierruf I. Ordnung (e) und II. Ordnung (f). Zeitmarke 50 Hz.

Oscillograms of various calls. Mating call at 4°C (a) and at 24°C (b); release call of the first order (c) and of the second order (d) at 23°C; territorial call of the first order (e) and of the second order (f). Time marks 50 Hz.

Die Dauer der Paarungsrufe ist ferner von der Tiergröße abhängig (Tabelle). Abb. 9 zeigt die Dauer der Rufe bei zwei Klassen unterschiedlich großer Knoblauchkröten (33 bis 37 mm und 51 bis 55 mm).

2. Befreiungsrufe

Bei der Umklammerung durch ein Männchen geben andere Männchen und nicht laichbereite Weibchen zwei verschiedene Befreiungsrufe ab. Der Befreiungsruf I. Ordnung (Abb. 7c) besteht aus Impulsgruppen zu je drei Impulsen, von denen der erste stets der kürzeste, der dritte der längste ist. Häufig gehen der zweite und dritte Impuls ohne Intervall ineinander über. Es können zwischen 10 und 100 Impulsgruppen auftreten. Dementsprechend kommen Rufe von wenigen Sekunden bis 1 1/2 Minuten Dauer vor. Die Intervalle zwischen den Impulsgruppen der Befreiungsrufe I. Ordnung werden im Verlauf eines Rufes länger, außerdem verkürzen sie sich, wie auch die Impulsgruppen, mit steigender Wassertemperatur (Tabelle).

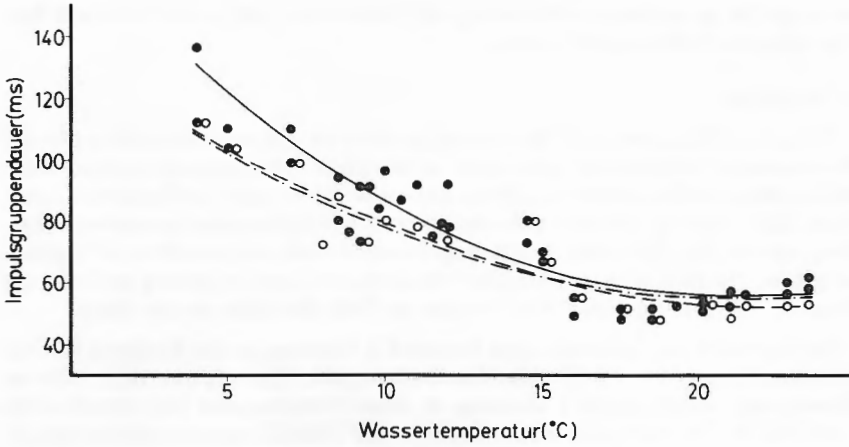


Abb. 8. Dauer der ersten (●), zweiten (○) und dritten (⊖) Impulsgruppe in Abhängigkeit von der Wassertemperatur.
Duration of the first (●), of the second (○) and the third (⊖) pulse group in relation to the water temperature.

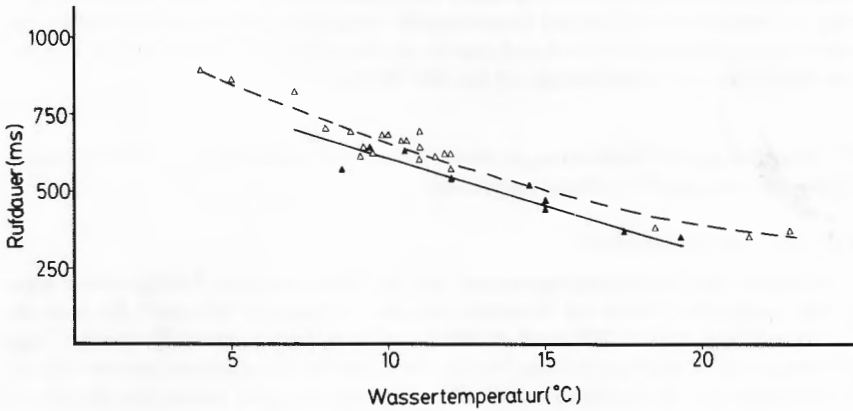


Abb. 9. Dauer der Paarungsrufe bei bis 37 mm langen (ausgefüllte Dreiecke) und über 51 mm großen (Dreiecke) Knoblauchkröten in Abhängigkeit von der Wassertemperatur.
Duration of the mating calls with spadefoot toads up to 37 mm long (shaded triangles) and over 51 mm (unshaded triangles) in relation to the water temperature.

Der Befreiungsruf II. Ordnung ist größtenteils ein Klang. Lediglich am Rufende können geräuschhafte Impulse auftreten (Abb. 7d). Er ist weit seltener als der Befreiungsruf I. Ordnung. Während der gesamten Beobachtungszeit registrierte ich lediglich 11 Rufe dieses Typs. Stets geben ihn die Kröten zusammen mit dem Befreiungsruf I. Ord-

nung ab. Das gemeinsame Auftreten legt den Schluß nahe, daß es sich bei diesem Ruf-typ um einen Befreiungsruf handelt.

3. Revierrufe

Dringt ein Männchen in das Revier eines anderen ein und beginnt zu rufen, gibt der Revierinhaber Revierrufe ab, ohne dabei auf den Eindringling zuzuschwimmen. Auch bei den Revierrufen können zwei Typen unterschieden werden. Der Revierruf I. Ordnung (Abb. 7e) setzt sich aus zahlreichen einzelnen Schallimpulsen zusammen. Allerdings variiert ihre Zahl stark. Die 26 ausgemessenen Rufe sind aus 25 bis 62 Impulsen aufgebaut. Die Intervalle zwischen den Schallimpulsen sind am Anfang des Rufes am längsten, verkürzen sich dann und werden am Ende des Rufes wieder länger.

Im Gegensatz zum geräuschhaften Revierruf I. Ordnung ist der Revierruf II. Ordnung ein Klang (Abb. 7f). Die Knoblauchkröten geben ihn entweder allein oder zusammen mit dem Revierruf I. Ordnung ab. Seine Grundfrequenz liegt zwischen 700 und 1200 Hz. Der Ruf ist in seinem Anfangs- und Endteil frequenzmoduliert mit einem kurzen, frequenzkonstanten Teil dazwischen.

4. Schreckruf

Schreckrufe geben Knoblauchkröten außerhalb des Wassers ab, wenn sie durch plötzliche Berührung erschreckt werden. Die registrierten Rufe waren maximal 2,5 s lang und wurden bis zu achtmal hintereinander abgegeben. An einen sehr kurzen, geräuschhaften Anfangsteil schloß sich jeweils ein langer, frequenzmodulierter Klang an. Das Maximum der Schallenergie lag bei 250 bis 500 Hz.

IV. Morphologische Veränderungen bei primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen während der Fortpflanzungsperiode

1. Hoden und Hodentubuli

Zu Beginn der Fortpflanzungsperiode, als die Männchen zum Laichgewässer wanderten, hatten die Hoden ein Volumen von durchschnittlich 160 mm³. Bis zum 24. April erhöhte es sich auf 200 mm³ im Mittel und ging danach innerhalb weniger Tage auf weniger als 50 mm³ zurück. Im Verlauf der Fortpflanzungsperiode änderte sich der Durchmesser der Hodentubuli beträchtlich. Bis zum 24. April betrug der Mittelwert 0,6 mm, fiel danach schnell ab und lag schließlich bei 0,06 mm.

2. Sertolizellen

In den Tubuli kommen zahlreiche Sertolizellen vor. Zu Beginn der Fortpflanzungsperiode hatten die kugeligen Zellkerne einen Durchmesser von 20 µm. Zahlreiche Spermienbündel steckten mit ihrem Kopf noch im apikalen Teil dieser Zellen. Im Beobachtungsjahr änderte sich das Erscheinungsbild nach dem 24. April. Die Zellen streckten sich, einige lösten sich auf oder wanderten aus dem Keimepithel in das Tubulus-Lumen. Die Zellkerne waren nahezu so groß wie zu Beginn der Fortpflanzungsperiode.

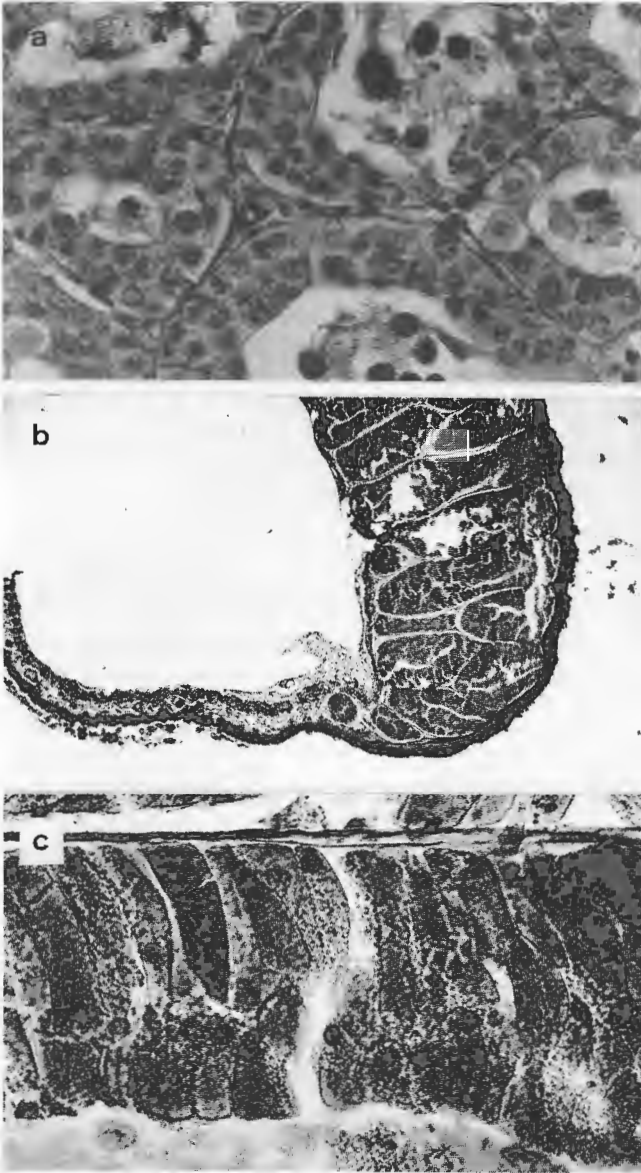


Abb. 10. a) Interstitielles Gewebe im Hoden von Knoblauchkröten. $12\text{ mm} \cong 20\ \mu\text{m}$. b) Übersicht über einen Querschnitt durch die Oberarmschwiele eines Männchens. $10\text{ mm} \cong 100\ \mu\text{m}$. c) Drüsenzellen aus den Oberarmschwielen. $12\text{ mm} \cong 50\ \mu\text{m}$.

a) Interstitial tissue in the testicle of spadefoot toads. $12\text{ mm} \cong 20\ \mu\text{m}$. b) overview of a cross section through the upper arm pad of a male toad. $10\text{ mm} \cong 100\ \mu\text{m}$. c) Glandular cells from the upper arm pad $12\text{ mm} \cong 50\ \mu\text{m}$.

3. Interstitielles Gewebe

Bei der Knoblauchkröte zeigt das interstitielle Gewebe eine schwache Ausprägung. Die Mehrzahl der interstitiellen Räume hat nur wenige oder keine Zwischenzellen. Nur vereinzelt tritt besser ausgebildetes Zwischengewebe auf (Abb. 10a). Dieses Bild ändert sich im Verlauf der Fortpflanzungsperiode nicht. Während und nach der Fortpflanzungsperiode messen die Zellkerne $24 \mu\text{m}$.

4. Spermatogenese

Im Beobachtungsjahr zeigte das Spermien bildende Gewebe zunächst eine stationäre Phase, die bis zum 20. April dauerte. Während dieser Zeit lagen im Keimgewebe primäre Spermatogonien, sekundäre Spermatogonien im 2- und 4-Kernstadium sowie sekundäre Spermatogonien in der Multiplikationsphase. Nach dem 20. April schloß sich eine Proliferationsphase an, in der sich das Bild schnell änderte. Am Ende der Fortpflanzungsperiode war die Entwicklung der Spermien generation für die Fortpflanzungsperiode des folgenden Jahres bereits weit fortgeschritten. Fertige Spermien der nächsten Generation waren aber noch nicht ausgebildet.

5. Oberarmdrüsen

Die Männchen besitzen an den Oberarmen Schwielen, die bei der Umklammerung der Weibchen eine Rolle spielen (Abb. 10b). Diese Schwielen enthalten die Oberarmdrüsen, deren Volumen sich im Verlauf der Fortpflanzungsperiode stark änderte. Zu Beginn waren die Drüsen sehr groß und maßen im Mittel $120 \times 10^4 \mu\text{m}^3$. Jede Drüse war prall mit Sekret angefüllt (Abb. 11b). Nachfolgend wanderten die Zellen zum Drüsenlumen, wo sie sich öffneten und das Sekret freigaben. Die Oberarmdrüsen sind also holokrin. Im Verlauf der weiteren Fortpflanzungsperiode nahmen die Oberarmdrüsen an Größe ab und maßen am Ende nur noch $10 \times 10^4 \mu\text{m}^3$.

V. Hormonale Beeinflussung der Rufaktivität

1. Versuche an intakten Knoblauchkröten

a) Serumgonadotropin

Bei männlichen Knoblauchkröten ließen sich im Labor durch Injektion von Anteron Paarungsrufe (Abb. 11a) und -verhalten auslösen. Dafür waren zwischen 150-200 I.E. erforderlich. Das Hormon zeigte die beste Wirkung bei einer Verteilung der Gesamtmenge auf drei oder vier Injektionen an drei bis vier aufeinanderfolgenden Tagen. Besonders gut sprachen die Männchen zwischen Ende März und Anfang Mai auf das Hormon an, also während ihrer natürlichen Fortpflanzungsperiode. Aber auch von Anfang August bis Ende des Jahres waren sie relativ leicht zur Paarungsaktivität zu bringen.

Während der Fortpflanzungsperiode setzte die Rufaktivität drei Tage nach der ersten Applikation des Hormons ein. Die Dauer der Rufperiode war individuell verschieden und dauerte bei gleichem Injektionsschema zwischen 4 und 16 Wochen.

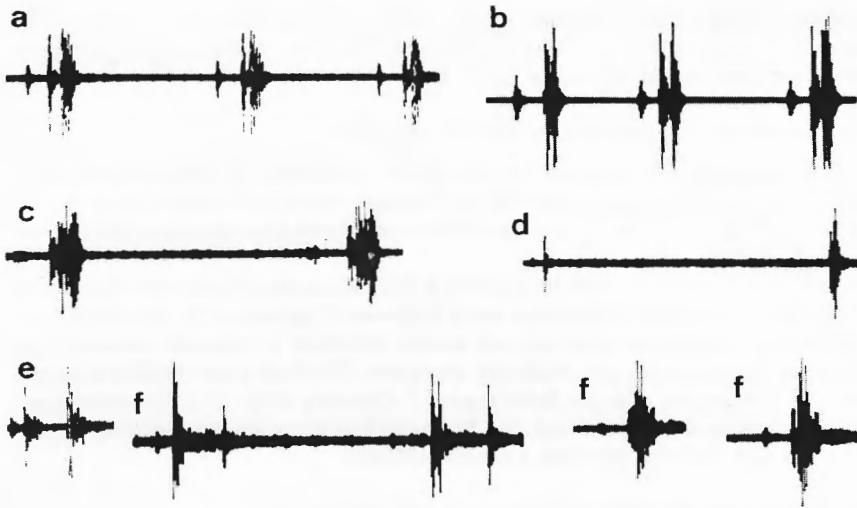


Abb. 11. Paarungsruf von intakten Knoblauchkröten nach Applikation von Anterone (a) und Testosteron (b). Paarungsruf von kastrierten Knoblauchkröten nach Applikation mit Testosteron (c); Paarungsrufe von hypophysektomierten Männchen nach Applikation von LH (d) und Dehydroepiandrosteron (e); Paarungsrufe von kastrierten und hypophysektomierten Männchen nach Applikation eines Hormongemischs (f). Aufnahme der Rufe bei Zimmertemperatur. Zeitmarke 50 Hz.

Mating call of intact spadefoot toads after the application of anterone (a) and testosterone (b). The mating call of castrated toads after the application of testosterone (c); the mating calls of hypophysectomized males after the application of LH (d) and dehydroepiandrosterone (e); mating call of castrated and hypophysectomized males after the application of a hormone mixture (f). The calls were recorded at room temperature. Time marks 50 Hz.

Ganz ähnlich wie im Freiland zeigten die Männchen nach exogener Stimulation eine ausgeprägte Tagesrhythmik, die sowohl im Frühjahr als auch am Ende des Jahres gleich verlief. Die Männchen begannen gegen 13 Uhr zu rufen. Das Rufmaximum lag tagsüber zwischen 15 und 16 Uhr. Nach 17 Uhr bis gegen 20 Uhr riefen die Knoblauchkröten nicht. Nachts lag das Maximum zwischen 2 und 3 Uhr.

b. Gonadotropine Hormone

Intakte Knoblauchkrötenmännchen waren weder mit 0,02 bis 0,09 mg/g KG LH, noch mit 0,005 bis 0,05 mg/g KG FSH zur Abgabe von Paarungsrufen zu bringen. Negativ verliefen auch Versuche, Rufaktivität durch Injektion von in Ringer-Lösung homogenisierten Hypophysen aus Seefroschmännchen auszulösen.

c. Androgene Hormone

Testosteron löste bei intakten Knoblauchkrötenmännchen Rufaktivität aus (Abb. 11b). Konzentrationen zwischen 0,12 und 0,15 mg/g KG bewirkten lediglich Klammerungsaktivität. Überraschend gelang es, mit Testosteron Rufe zu induzieren, als die In-

jektionen jeden zweiten Tag erfolgten. Von sechs Tieren gaben vier Rufe ab, die beiden anderen klammerten ein im Becken befindliches Weibchen. Maximal traten nur sieben Rufe auf. Die Rufaktivität setzte 20 bis 39 Minuten nach der Injektion ein.

2. Versuche an orchiectomierten Knoblauchkröten

Nach Injektion von Anteron trat bei keinem kastrierten Knoblauchkrötenmännchen Ruf- oder Klammerungsaktivität auf. Dagegen waren durch Applikation von Testosteron Rufe auslösbar, in geringem Maße auch durch Androsteron und Dehydroepiandrosteron.

Von 15 mit Testosteron (0,14 bis 0,24 mg/g KG) behandelten kastrierten Knoblauchkröten gaben 14 Rufe ab; das Rufen setzte frühestens 7, spätestens 29, im Mittel 17 Minuten nach der Hormongabe ein und dauerte zwischen 12 Minuten und über fünf Stunden. Dabei wurden stets Rufserien abgegeben. Die Rufe waren ähnlich aufgebaut wie der Paarungsruf oder der Befreiungsruf I. Ordnung (Abb. 11c). Es traten jedoch mehr Schallimpulse pro Ruf auf. Die Rufserien bestanden aus vier bis neun Impulsgruppen und dauerten zwischen 130 und 5840 ms.

3. Versuche mit hypophysektomierten Knoblauchkröten

Das Hormon LH wurde am ersten und fünften Versuchstag in den Konzentrationen 0,02, 0,03, 0,06 und 0,09 mg/g KG verabreicht. Das Versuchstier, das die höchste Dosis erhalten hatte, gab am Tag nach der ersten Injektion einen leisen, aber deutlich wahrnehmbaren Ruf ab, der aus zwei Impulsgruppen bestand (Abb. 11d). Nach der Wiederholung der Injektionen am fünften Tag gab das gleiche Männchen wiederum am Tag danach eine einzelne Rufserie von 496 ms Dauer ab, die sich aus drei Einzelsignalen zusammensetzte. Auch mit Androsteron, Testosteron und Dehydroepiandrosteron (0,15 mg/g KG) gelang es, bei hypophysektomierten Männchen Rufe auszulösen (Abb. 11e).

4. Versuche an Knoblauchkröten ohne Hoden und Hypophyse

Für die Versuche an orchi- und hypophysektomierten Knoblauchkrötenmännchen standen wegen der hohen postoperativen Mortalität nur je zwei Versuchstiere zur Verfügung.

Nach Applikation von je 0,15 mg/g KG Testosteron gaben beide Versuchstiere Rufe ab. Die Rufaktivität setzte nach 16 Minuten beziehungsweise 22 Minuten ein. In beiden Fällen handelte es sich um laute Einzelrufe. Eine Wiederholung des Versuchs nach 12 Tagen brachte bei beiden Tieren erneut Rufaktivität. Ein Männchen gab nach 29 Minuten einen einzelnen Ruf, das andere nach 34 Minuten einen Einzelruf und nach knapp zwei Stunden eine Serie mit drei Rufen ab.

Positiv verliefen auch die Versuche mit Androstendion (0,15 mg/g KG). Beim ersten Versuchstier begann das Rufen bereits fünf Minuten nach der Injektion mit einem deutlichen Einzelruf, 20 Minuten später folgte eine Rufserie mit fünf Rufen. Beim zweiten Männchen setzte die Rufaktivität sieben Minuten nach der Injektion mit einem kurzen, leisen Signal ein. Vier Minuten später gab es eine Rufserie mit vier Rufen ab, die merklich lauter waren.

Gaben von 0,15 mg/g KG Dehydroepiandrosteron waren weniger erfolgreich als die anderen Androgene. Hier kam es bei nur einem Männchen nach 26 Minuten zu einem kurzen und leisen Einzelruf.

Die besten Erfolge bei der Auslösung von Rufen durch exogen zugeführte androgene Hormone waren nach Applikation eines Gemisches aus allen vier untersuchten Steroiden zu erzielen. Jedem der beiden Versuchstiere wurden je 0,05 mg/g KG Testosteron, Hydroxyprogesteron, Androstendion und Dehydroepiandrosteron appliziert. Nach einer Stunde und 12 Minuten setzte beim ersten Tier die Rufaktivität mit einem leisen Einzelruf ein. In den folgenden dreieinhalb Stunden gab es 13 Rufserien ab. Bemerkenswert war auch hier die große Lautstärke und der Aufbau der Rufe (Abb. 11f). Sie zeigten größte Übereinstimmung mit dem natürlichen Paarungsruf.

Diskussion

Die mitteleuropäischen Froschlurche zeigen zwei Formen des Fortpflanzungs- und Rufverhaltens. Die Vertreter der Familien Discoglossidae sind durch den polyphasischen Typ ausgezeichnet, da in einer Fortpflanzungsperiode mehrere Ruf- und Laichperioden aufeinander folgen (LÖRCHER 1969, HEINZMANN 1970). Die Angehörigen der Familien Hylidae, Bufonidae und Ranidae dagegen weisen in ihrer Fortpflanzungsperiode nur eine Ruf- und Laichperiode auf und sind deshalb dem monophasischen Typ zuzurechnen (OBERT 1977). Auch bei der Knoblauchkröte verläuft die Fortpflanzungsperiode monophasisch.

Die Rufperiode einer Knoblauchkröten-Population ist deutlich gegliedert. Während der ersten beiden Drittel rufen zahlreiche Männchen. Am Ende dieser Zeit finden die Paarbildung und die Eiablage statt. Die verpaarten Männchen sind nicht mehr rufaktiv. Danach geben diejenigen noch Paarungsrufe ab, die keinen Partner gefunden haben. Im Verlauf dieser Zeitspanne wandern sowohl Männchen als auch Weibchen vom Gewässer weg. Die morphologischen Veränderungen an den Hoden und den sekundären Geschlechtsmerkmalen entsprechen der Gliederung der Rufperiode. Zunächst sind die Hoden und die Drüsen der Oberarmschwielen groß, die Spermatogenese ruht. Das deutet insgesamt auf eine starke Stimulation durch androgene Hormone hin (OBERT 1975a, b, 1976). Bei den Männchen, die sich mit Weibchen paaren, ändern sich die untersuchten Parameter innerhalb von zehn Tagen nach der Paarung. Die Spermienentwicklung setzt ein, und die Oberarmdrüsen bilden sich zurück. Offenbar versiegt in dieser Übergangsphase die Produktion von Geschlechtshormonen. Diese Rückentwicklung geschieht bei einigen anderen Arten mit monophasischer Fortpflanzungsperiode in der gleichen Weise, wie durch LOFTS (1964) und RASTOGI & CHIEFFI (1970) für *Rana esculenta*, durch SKLOWER (1925), LOFTS et al. (1972), VAN KEMENADE et al. (1968), VAN DONGEN & LOFTS (1968) und OBERT (1971, 1975a) für *Bufo bufo* und *Rana temporaria* nachgewiesen wurde. Auch bei Salientia mit polyphasischer Fortpflanzungsperiode beschrieb OBERT (1976) entsprechende Vorgänge bei der Keimzellbildung.

Während der Rufperiode beeinflussen exogene Faktoren die Rufaktivität und die Rufe. Da die Knoblauchkröten-Männchen ausschließlich unter Wasser rufen, ist die Wassertemperatur von größter Bedeutung. Sinkt diese unter 4 °C oder steigt sie über 24 °C,

stellen Knoblauchkröten das Paarungsrufen ein. Solche Unterbrechungen zeigen keine Auswirkung auf Gewebe der Hoden und sind rein exogen bedingt. Daneben sind der tägliche Rufbeginn und das Ende der Rufaktivität von der Wassertemperatur abhängig. Unter ihrem Einfluß ändern sich ferner zahlreiche Rufparameter, die Tonhöhe der Paarungsrufe wird dagegen nicht beeinflusst. Die Korrelation zwischen den Rufparametern und der Umgebungstemperatur entsprechen denen, die für die Paarungsrufe anderer Froschlurche gefunden wurden (SCHNEIDER 1977, 1978, WAHL 1969, LÖRCHER 1969, HEINZMANN 1970, WEBER 1974, NEVO & SCHNEIDER 1983, KUHN & SCHNEIDER 1984). Neben der Wassertemperatur spielt auch die Helligkeit eine Rolle bei der Steuerung der täglichen Rufaktivität der Knoblauchkröten. Sie rufen in der Regel nur bei niedriger Beleuchtungsstärke, wie das auch bei Kreuzkröten, Geburtshelferkröten und Laubfröschen zu beobachten ist (PAILLETTE 1967, HEINZMANN 1970, SCHNEIDER 1971). Bemerkenswert ist jedoch, daß bei der Knoblauchkröte oberhalb von 16°C der Einfluß des Lichtes hinter dem der Temperatur zurücktritt.

Alle untersuchten Parameter der Paarungsrufe, einschließlich der Grundfrequenz, hängen von der Körpergröße der Männchen ab, wie das auch bei anderen europäischen Arten dargestellt werden konnte (LÖRCHER 1969, LÖRCHER & SCHNEIDER 1973, NEVO & SCHNEIDER 1976, 1983, WAHL 1969, HEINZMANN 1970, WEBER 1974).

Neben den exogenen sind auch endogene Faktoren für die Steuerung der Ruf- und Fortpflanzungsaktivität von großer Bedeutung. Eine entscheidende Rolle spielen die Geschlechtshormone. So unterliegen Hoden und Hypophysen der Froschlurche wesentlichen Veränderungen im Verlauf der Fortpflanzungsperiode (SKLOWER 1925, LOFTS & BOSWELL 1960, VAN KEMENADE et al. 1968, LOFTS 1968, VAN DONGEN & LOFTS 1968, OBERT 1971, 1973). Dabei ändern sich in den hormonproduzierenden Geweben die Anzahl und die Größe der Zellen sowie der Kerne. In den Hoden ist der Gehalt an Fettsubstanzen, Glycogen und 3- β -Hydroxysteroiddehydrogenase am Beginn der Fortpflanzungsperiode anders als an deren Ende. Daneben gibt es auch Hinweise auf die Bedeutung hormonaler Faktoren für die gonatotropen Hormone. Durch von außen zugeführte Serum- oder Choriongonadotropine kann bei einer Reihe von Froschlurchen Paarungsrufaktivität induziert werden (SCHMIDT 1966b, LÖRCHER 1969, HEINZMANN 1970, OBERT, 1973, 1974). Nach Exstirpation der Hirnanhangdrüse erlischt die Rufaktivität, tritt jedoch nach Reimplantation art eigener oder artfremder Hypophysen wieder auf (PALKA & GORBMAN 1973). Außer Aktivitäten der Hypophyse sind auch Hormone aus den Hoden von Bedeutung. Nach Entfernung der Keimdrüsen endet die Abgabe von Paarungsrufen (STEINBACH 1894, SCHMIDT 1966b, OBERT 1973). Auch bringen Injektionen von Gonadotropinen bei kastrierten Männchen keine Rufaktivität hervor. In den Hoden der Salientia werden Testosteron und andere Androgene produziert und umgewandelt (DALE & DORFMAN 1967). Da sie auch in der Area praеоptica, in der das neurale Rufzentrum liegt (SCHMIDT 1966a, 1973, KNORR 1976), nachgewiesen werden konnten (KELLEY et al. 1975), ist anzunehmen, daß sie auch die Rufaktivität steuern. Trotz all dieser bisher gesammelten Befunde war die hormonale Steuerung der Paarungsrufaktivität bei Anuren bisher unklar. Es gelang nicht, mit reinen Testosteroiden Rufe bei intakten oder kastrierten Männchen zu induzieren (WOLF 1939, BLAIR 1946, SCHMIDT 1966 b, PALKA & GORBMAN 1973, OBERT 1973, 1974). Wie die vorliegende Arbeit jedoch zeigt, ist es grundsätzlich

möglich, durch Injektionen von Gonadotropinen und Steroiden jene hormonalen Prozesse zu aktivieren, die zur Auslösung von Paarungsrufen führen. Das entscheidende Hypophysenhormon ist das luteinisierende Hormon. Es löst bei hypophysektomierten Knoblauchkröten Paarungsrufe aus, LH aktiviert dann die Produktion von Androgenen. Als rufauslösende Hormone sind hier besonders Testosteron aber auch Androstendion und Dehydroepiandrosteron von Bedeutung. Es erscheint möglich, daß daneben noch andere, bislang nicht untersuchte Testosteroide Rufaktivität auslösen. Besonders auffallend ist, daß Androgene bei intakten Knoblauchkröten nur in geringem Umfang, nach Ausschalten von Hypophyse und Hoden dagegen gut wirksam sind. Der Grund hierfür könnte in einer großen Störanfälligkeit des aufeinander abgestimmten Hormonsystems liegen. In intakte Versuchstiere eingebrachte Hormone könnten über negative Rückkopplungsmechanismen (OBERT 1973) die Bildung körpereigener Hormone, welche an der Steuerung der Rufaktivität beteiligt sind, stark dämpfen. Bei Versuchstieren, denen Hoden und Hypophyse fehlen, kann dagegen eine solche Störung offenbar nicht eintreten. Eine qualitativ und quantitativ annähernd richtig zusammengesetzte Hormonmenge ist dann eher in der Lage, das ausgeschaltete körpereigene Steuerungssystem zu ersetzen.

Dank

Herrn Prof. Dr. HANS SCHNEIDER danke ich für die Überlassung des Themas und die gewährte Unterstützung, Frau M. SCHOTZ und Frau B. ZARBOCK für die technische Assistenz.

Z u s a m m e n f a s s u n g

Die Knoblauchkröte hat eine monophasische Fortpflanzungsperiode, die Anfang April beginnt und etwa einen Monat dauert. Die Männchen wandern 10 bis 20 Tage vor den Weibchen zum Laichgewässer, besetzen am Gewässergrund ein Revier und geben Paarungsrufe ab. Nach der Paarbildung und der Ablage der Eier wandern alle Weibchen und die meisten Männchen wieder vom Gewässer weg. Einige unverpaart gebliebene Männchen rufen noch etwa 2 Wochen lang weiter.

Männliche Knoblauchkröten geben 6 verschiedene Rufe ab: Paarungsruf, Befreiungsrufe I. und II. Ordnung, Revierrufe I. und II. Ordnung und Schreckruf. Der Paarungsruf setzt sich aus einer bis maximal 5 Impulsgruppen zusammen, wobei jede Impulsgruppe wiederum aus 3 Schallimpulsen besteht. Unter dem Einfluß der Wassertemperatur ändern sich Ruffolge, Ruffdauer, Impulsdauer sowie Intervalle zwischen den Impulsgruppen und zwischen den Impulsen. Die Grundfrequenz unterliegt dem Einfluß der Körpergröße, nicht der Temperatur.

Die untere Rufschwelle liegt bei 4°C, die obere bei 24°C. Hohe Temperatur und hohe Luftfeuchtigkeit sind mit dem täglichen Rufbeginn negativ korreliert.

Zu Beginn der Fortpflanzungsperiode sind die Hoden groß, die Tubuli weit, die Sertolizellen gut entwickelt, die Spermatogenese ruht, und die Drüsen der Oberarmschwien sind mächtig entwickelt. Nach der Fortpflanzung nehmen die Hoden und Tubuli an Größe ab, die Sertolizellen degenerieren, die Spermatogenese für die folgende Fortpflanzungsperiode beginnt, und die Drüsen der Oberarmschwiele atrophieren.

Für die hormonale Steuerung der Rufaktivität ist das luteinisierende Hormon entscheidend. Von den durch LH induzierten androgenen Hormonen des Hodens spielen Androstendion, Dehydroepiandrosteron und Testosteron eine Rolle. Bei exogener Zufuhr lösen diese Hormone bei intakten, kastrierten und hypophysektomierten Knoblauchkröten Paarungsrufe aus. Besonders

wirksam sind diese Testosteroide bei Männchen nach kombinierter Orchi- und Hypophysektomie.

Schriften

- BLAIR, A.P. (1946): The effects of various hormones on primary and secondary sex characters of juvenile *Bufo fowleri*. — J. exp. Zool., Philadelphia, 103: 365-400.
- DALE, E. & R. I. DOREMAN (1967): Conversion of progesterone-4C¹⁴ to testosterone by testicular tissue of the american bullfrog. — Gen. comp. Endocrinol., New York, 9 : 313-318.
- HEINZMANN, U. (1970): Untersuchungen zur Bioakustik und Ökologie der Geburtshelferkröte. *Alytes o. obstetricans* (LAUR.) — Oecologia, Berlin, 5: 19-55.
- KELLEY, D.B., J.I. MORRELL & D.W. PFAFF (1975): Autoradiographic localization of hormone-concentrating cells in the brain of an amphibian, *Xenopus laevis*. I. Testosterone. — J. comp. Neurol., Philadelphia, 164: 47-62.
- KNORR, A. (1976): Central control of mating call production and spawning in the tree frog, *Hyla arborea savignyi* AUDOUIN: Results of electrical stimulation of the brain. — Behav. Processes, Amsterdam, 1: 295-317.
- KUHN, B. & H. SCHNEIDER (1984): Mating and territorial calls of the frog *Rana ridibunda* and their temperature-dependent variability. — Zool. Anz., Jena, 212: 273-305.
- LOFTS, B. (1964): Seasonal changes in the functional activity of the green frog, *Rana esculenta*. — Gen. comp. Endocrinol., New York, 4: 550-562.
- (1968): The effects of follicle-stimulating hormone and luteinizing hormone on the testis of hypophysectomized frogs (*Rana temporaria*). — Gen. comp. Endocrinol., New York, 1: 179-189.
- LOFTS, B. & D. BOSWELL (1960): Cyclical changes in the distribution of the testis lipids in the common frog, *Rana temporaria*. — Nature, London, 187: 708-709.
- LOFTS, B., J.J. WELLEN & TH. J. BENRAAD (1972): Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog, *Rana temporaria*. III. The gonadal and cholesterol cycles. — Gen. comp. Endocrinol., New York, 18: 344-363.
- LÖRCHER, K. (1969): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). — Oecologia, Berlin, 3: 84-124.
- LÖRCHER, K. & H. SCHNEIDER (1973): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Kreuzkröte, *Bufo calamita* (LAUR.), und der Wechselkröte, *Bufo v. viridis* (LAUR.). — Z. Tierpsychol., Berlin u. Hamburg, 32: 506-521.
- NEUBAUR, F. (1949): Die Stimmen der einheimischen Froschlurche. — Beitr. Natk. Niedersachs., Hannover, 7: 10-16.
- NEVO, E. & H. SCHNEIDER (1976): Mating call pattern of green toads in Israel and its ecological correlate. — J. Zool., London, 178: 133-145.
- (1983): Structure and variation of *Rana ridibunda* mating call in Israel (Amphibia: Anura). — Isr. J. Zool., Jerusalem, 32: 45-60.
- NÖLLERT, A. (1984): Die Knoblauchkröte. — Wittenberg Lutherstadt (Ziemsens), 103 S.
- OBERT, H.-J. (1971): Morphologie von Hoden und Hypophyse der Erdkröte (*Bufo b. bufo*) während der Fortpflanzungsperiode. — Zool. Jb. Physiol., Jena, 76: 185-197.
- (1973): Untersuchungen zur hormonalen Steuerung der Ruf- und Paarungsaktivität bei der Rot- und Gelbbauchunke *Bombina bomina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). — Zool. Jb. Physiol., Jena, 77: 166-198.
- (1974): Untersuchungen zur hormonalen Steuerung der Rufaktivität von Fröschen und Kröten der Familien Ranidae, Discoglossidae, Hylidae und Bufonidae (*Rana temporaria*, *Bombina variegata*, *Hyla arborea*, *Bufo bufo*). — Zool. Jb. Physiol., Jena, 78: 219-241.
- (1975a): Zur hormonalen Steuerung der Differenzierungshöhe von Cutisbildungen bei Anuren. I. Vergleichende Untersuchungen der Morphologie von Hautdrüsen und Epidermis-Protuberanzen bei *Rana t. temporaria* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.) — Zool. Jb. Anat., Jena, 94: 319-338.

- (1975b): Zur hormonalen Steuerung der Differenzierungshöhe von Cutisbildungen bei Anuren. II. Untersuchungen an intakten, kastrierten und hypophysectomierten *Bombina v. variegata* (L.). — Zool. Jb. Physiol., Jena, 79: 528-546.
- (1976): Die Spermatogenese bei der Gelbbauchunke (*Bombina variegata variegata* L.) im Verlauf der jährlichen Aktivitätsperiode und die Korrelation zur Paarungsaktivität (Discoglossidae, Anura). — Z. mikrosk.-anat. Forsch., Leipzig, 90: 908-924.
- (1977): Etho-endokrinologische Untersuchungen zur Bedeutung der Paarungsrufe von Rotbauchunken, *Bombina bombina* (Amphibia, Anura). — Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 335, Stuttgart (G. Fischer).
- PAILLETTE, M. (1967): Rhythme d'activité acoustique des *Hyla arborea* (LINNÉ) et *Hyla meridionalis* (Amphibians — Anoures). — C. r. Soc. Biol., Paris, 161: 986-992.
- PALKA, Y.S. & A. GORBMAN (1973): Pituitary and testicular influenced sexual behavior in male frogs, *Rana pipiens*. — Gen. comp. Endocrinol., New York, 21: 148-151.
- RASTOGI, R.K. & G. CHIEFFI (1970): Cytological changes in the pars distalis of pituitary of the green frog *Rana esculenta* L. during the reproductive cycle. — Z. Zellforsch., Berlin, 111: 505-518.
- SCHMIDT, R. S. (1966a): Central mechanisms of frog calling. — Behaviour, Leiden, 26: 251-285.
- (1966b): Hormonal mechanisms of frog calling. — Copeia, New York, 4: 637-644.
- (1973): Central mechanisms of frog calling. — Amer. Zool., New York, 13: 1169-1179.
- SCHNEIDER, H. (1966): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). — Z. Morph. Ökol. Tiere, Berlin, 57: 119-136.
- (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). — Z. vergl. Physiol., Berlin, 57: 174-189.
- (1968): Bioakustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vergl. Physiol., Berlin, 61: 369-385.
- (1971): Die Steuerung des täglichen Rufbeginns beim Laubfrosch, *Hyla arborea arborea* (L.). — Oecologia, Berlin, 8: 310-320.
- (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). — Bonn. Zool. Beitr., 24: 51-61.
- (1977): Acoustic behavior and physiology of vocalization in the european tree frog, *Hyla arborea* (L.). — In: Taylor D.H. & S. J. Guttman (Hrsg.): The reproductive biology of amphibians: 295-335. New York (Plenum Publ. Comp.).
- (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* BÖTTGER, 1874, Anura, Amphibia). — Zool. Anz., Jena, 201: 273-288.
- SCHNEIDER, H., H.G. TUNNER & W. HÖDL (1979): Beitrag zur Kenntnis des Paarungsrufes von *Rana lessonae* CAMERANO, 1882 (Anura, Amphibia). — Zool. Anz., Jena, 202: 20-28.
- SKLOWER, A. (1925): Das inkretorische System im Lebenszyklus der Frösche (*Rana temporaria*). I. Schilddrüse, Hypophyse, Thymus und Keimdrüsen. — Z. vergl. Physiol., Berlin, 2: 474-523.
- STEINBACH, E. (1894): Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. — Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Tiere, Berlin, 56: 304-338.
- VAN DONGEN, W.J. & B. LOFTIS (1968): Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog *Rana temporaria*. I. The pars distalis of adenohipophys. — Z. Zellforsch., Berlin, 88: 549-559.
- VAN KEMENADE, J.A.M., W.J. VAN DONGEN & P.G.W.J. VAN OORDT (1968): Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog *Rana temporaria*. II. The interrenal tissue.— Z. Zellforsch., Berlin, 91: 96-111.
- WAHL, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). — Oecologia, Berlin, 3: 14-55.
- WALKOWIAK, W. & J. BRZOSKA (1982): Significance of spectral and temporal call parameters in the auditory communication of male grass frogs. — Behav. Ecol. Sociobiol., Berlin, 11: 247-252.
- WEBER, E. (1974): Vergleichende Untersuchungen zur Bioakustik von *Discoglossus pictus*, OTTH 1837 und *Discoglossus sardus*, TSCHUDI 1837 (Discoglossidae, Anura). — Zool. Jb. Physiol., Jena, 78: 40-84.

WOLF, O.M. (1939): Effect of testosterone propionate injections into castrate male frogs, *Rana pipiens*.
— Anat. Rec., Philadelphia, 75: 1-55.

Eingangsdatum: 3. Februar 1984

Verfasser: Dr. BURKHARD MÜLLER, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer
Schloß, D-5300 Bonn 1.