

Zur Fortpflanzung sowie zum Paarungsverhalten der Gebirgsmolche, Gattung *Euproctus* (GENÉ), im Terrarium, unter besonderer Berücksichtigung von *Euproctus asper* (DUGÈS, 1852)

BURKHARD THIESMEIER & CLAUDIA HORNBERG

Mit 7 Abbildungen

Abstract

This is a report on the reproduction and the mating behaviour in captivity of the three species of the genus *Euproctus*. For the last 5 years *E. asper* has been bred regularly as far as the F₂-generation. Eggs were laid mainly in May and June. One female can deposit at least 34 eggs. Copulations were observed throughout the year with slight accumulations in Autumn and Spring. Sexual maturity occurs at 2,5 to 3 years for males and at 4 years for females. The maximum age is believed to be more than 20 years for *E. asper*. The mating behaviour is described, competition between males at mating time is reported. A male can disturb and even sever copulations by aggressive behaviour. The mating behaviour of *E. platycephalus* and *E. montanus* is also described in detail and compared with *E. asper*. Altogether 8 different phases of mating behaviour are differentiated in this genus. The mating behaviour of *E. montanus* and *E. platycephalus* show more similarities to each other than compared with *E. asper*.

Key words: Caudata: Salamandridae: *Euproctus asper*, *E. platycephalus*, *E. montanus*; reproduction; mating behaviour; sexual competition.

1. Einleitung

Die Haltung und Fortpflanzung der Europäischen Gebirgsmolche der Gattung *Euproctus* ist erst in den letzten zehn bis fünfzehn Jahren erfolgreich geworden, wenn man von einigen älteren und wohl mehr zufälligen Nachzuchten absieht (z. B. ZEIDLER 1928, HILLENUS 1963). Besonders die Arbeiten von ALCHER (1980, 1981 a) über *Euproctus montanus* und *E. platycephalus* sowie von THIESMEIER & HORNBERG (1986) über *E. asper*, haben einige Irrtümer über die Aussichten und Möglichkeiten der Haltung dieser Tiergruppe im Terrarium relativieren können (z. B. RIMPP 1978). Wir halten seit 1983 *Euproctus asper*, seit 1985 *Euproctus montanus* und seit 1986 *Euproctus platycephalus*; alle drei Arten haben sich fortgepflanzt.

Im folgenden werden besonders die Nachzuchterfolge bei *E. asper* für die Jahre 1984 bis 1988 dargestellt, die verdeutlichen sollen, daß eine langjährige Fortpflanzung dieser Art bis in die F₂-Generation auch mit einfachen Mitteln zu erreichen ist. Darüberhinaus wird das Paarungsverhalten der drei Arten, das bisher kaum näher untersucht worden ist, vergleichend beschrieben.

2. Haltungsbedingungen

Einige Angaben über die Haltung von *E. asper* finden sich bereits bei THIESMEIER & HORNBERG (1986). Alle drei Arten werden ganzjährig im Wasser gehalten, wobei durch Steinaufbauten den Tieren die Möglichkeit gegeben ist, das Wasser zeitweilig zu verlassen. Gleichzeitig entsteht auf diese Weise ein vielschichtiges Lückensystem, das Unterschlupf und günstige Eiablageplätze für die Tiere bietet.

Die Behälter haben eine Grundfläche von 100 cm × 40 cm. Der Wasserstand beträgt in der Regel zwischen 10 cm und 20 cm. Es wurden auch kleinere Behälter eingesetzt, doch schränken sie bei mehreren Tieren die artgerechte Haltung und somit die Möglichkeiten zu Verhaltensbeobachtungen ein. Das Wasser in den Terrarien wird entweder durch einen Innen- oder Außenfilter umgewälzt. Allerdings lassen sich die Tiere ebenso gut ohne Wasserbewegung halten. Da wir die Gebirgsmolche überwiegend mit Bachinvertebraten (vor allem Bachflohkrebsen) füttern, benötigen aber im Sommer zumindest die Futtertiere eine leichte Wasserströmung zur Sauerstoffversorgung. Neben dem Freilandfutter werden auch Regenwürmer oder Zuckmückenlarven in geringer Menge verfüttert. Wasserpflanzen werden nicht verwendet.

Die Behälter sind so untergebracht (ungeheiztes Zimmer oder ausgebauter Balkon), daß im Jahresgang eine deutliche Temperaturamplitude durchlaufen wird und die Tiere natürlichen Lichtverhältnissen ausgesetzt sind. Eine zusätzliche Beleuchtung besteht nicht.

Unsere Zuchtgruppen setzen sich wie folgt zusammen: *E. asper* (2/4), Wildfänge aus den spanischen Pyrenäen. *E. platycephalus* (1/6), F₁-Tiere; die Wildfänge stammen aus Südostsardinien. *E. montanus* (2/1), ab Herbst 1986 (1/1), Wildfänge aus der Nähe von Calvi (Korsika).

3. Ergebnisse

3.1. Phänologische Daten zur Paarung und Eiablage von *Euproctus asper*

Die Zuchtgruppe mit 2 Männchen und 4 Weibchen scheint eine ideale Zusammensetzung für langjährige Fortpflanzungserfolge zu sein. Abbildung 1 zeigt die beobachteten Paarungen und die Anzahl der abgesetzten Eier von 1984 bis 1988 im Jahresverlauf. Abbildung 2 gibt eine Zusammenfassung dieser Daten für den Gesamtzeitraum.

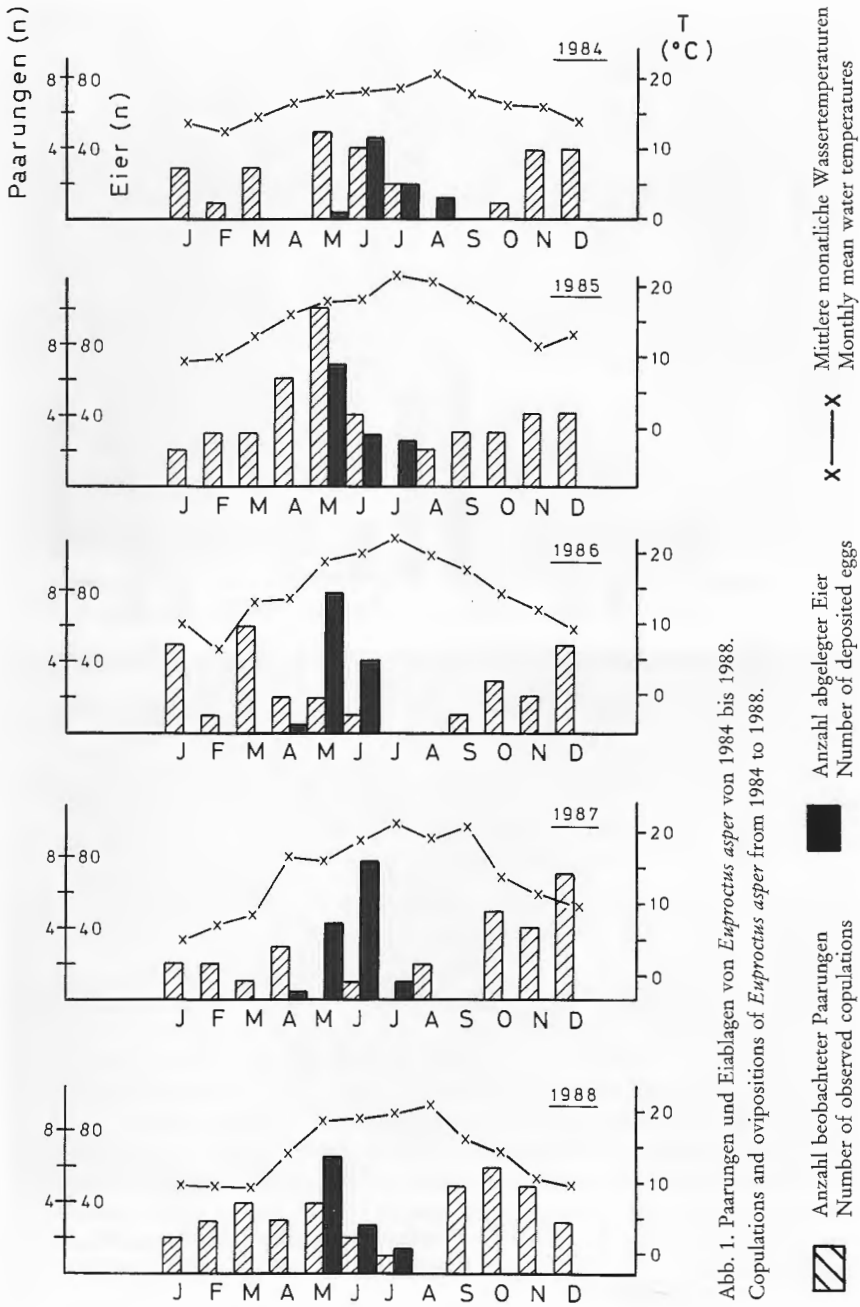


Abb. 1. Paarungen und Eiablagen von *Euproctus asper* von 1984 bis 1988.
Copulations and ovipositions of *Euproctus asper* from 1984 to 1988.

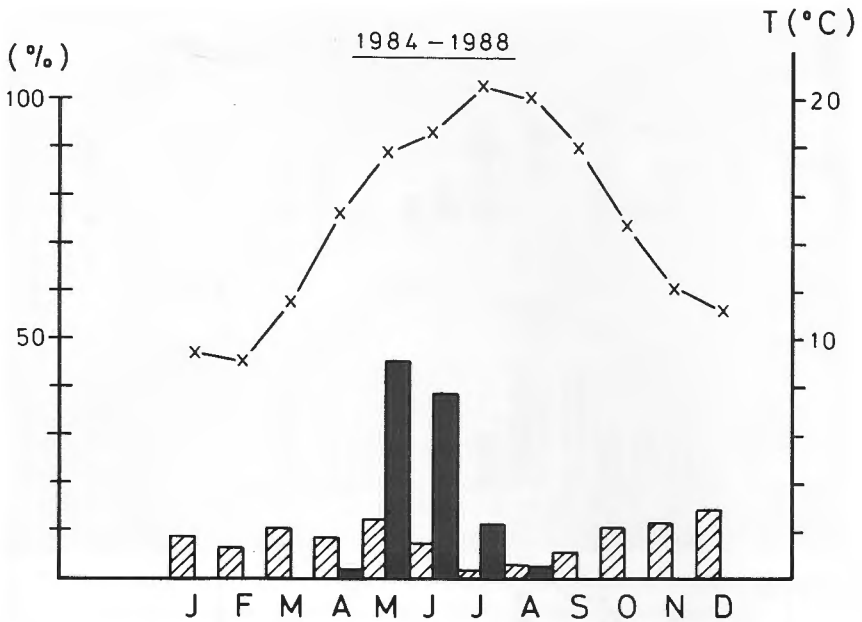


Abb. 2. Zusammenfassende Darstellung der Paarungen und Eiablagen von *Euproctus asper* von 1984 bis 1988.

Summarized figure of copulations and ovipositions of *Euproctus asper* from 1984 to 1988.

- Anzahl beobachteter Paarungen (%)
Number of observed copulations (%)
- Anzahl abgelegter Eier (%)
Number of deposited eggs (%)
- Mittlere monatliche Wassertemperaturen
Monthly mean water temperatures

Die Tiere paaren sich das gesamte Jahr über. Auffallend ist, daß sich keine ausgeprägte Paarungszeit herausbildet, obwohl die Eiablage relativ zeitgleich jedes Jahr stattfindet. Die meisten Paarungen waren von Oktober bis Dezember sowie nachfolgend im März und im Mai zu beobachten. Die Wassertemperaturen schwanken in diesen Monaten zwischen 11 und 18 °C. Niedrigere und höhere Temperaturen wirken sich anscheinend negativ auf die Paarung aus.

Eiablagen fanden von April bis August statt, doch wurden im Durchschnitt circa 85 % aller Eier in den Monaten Mai und Juni abgesetzt (Abb. 2). Im Vergleich mit Tieren aus ähnlichen Höhenstufen (circa 2 000 m üNN) hat sich die Laichzeit demnach um 2 Monate vorverschoben (CLERGUE-GAZEAU 1982, 1987). Nur im Jahr 1984, dem ersten Fortpflanzungsjahr im Terrarium, wurden noch Eier im August abgelegt (Abb. 1).

Da die Weibchen während der Eiablage nicht einzeln gehalten wurden, kann die Anzahl der abgesetzten Eier nur als Durchschnittszahl angegeben werden. 1987 wurden insgesamt 135 Eier abgesetzt. Das bedeutet, daß ein Weibchen zumindest 34 Eier abgelegt haben muß. *E. asper* ist aber durchaus in der Lage, noch mehr Eier zu produzieren, wie eine Notiz von WISNIEWSKI & PAULL (1985) belegt, die 57 Eier für ein Tier angeben.

3.1.1. Erreichen der Geschlechtsreife

Bei den Nachzuchttieren des Jahres 1984 (die Tiere waren spätestens im Frühjahr 1985 umgewandelt, siehe auch THIESMEIER & HORNBERG 1986) beobachteten wir erste, vollständig ausgeführte Kopulationen im Februar 1987. Das Männchen war 108 mm lang und 4,76 g schwer. Die ersten Eier wurden allerdings erst im Juni 1988 abgelegt. Ein Weibchen legte zwischen dem 22. Juni und dem 9. Juli insgesamt 11 Eier, 4 davon befruchtet, und blieb damit deutlich unter den Eizahlen ausgewachsener Tiere. Diese Beobachtung deutet an, daß die Weibchen mit zunehmendem Alter mehr Eier produzieren können.

Die Männchen erreichen unter unseren Haltungsbedingungen nach 2,5 bis 3 Jahren die Geschlechtsreife, die Weibchen dagegen erst nach 4 Jahren.

3.1.2. Lebenserwartung

Die von uns im Sommer 1983 aus Spanien mitgebrachten Tiere waren bis auf ein Männchen alle ausgewachsen und geschlechtsreif. Nimmt man für die Larvalzeit am Fundort (circa 2 000 m üNN) 2 bis 3 Jahre an sowie für die Zeit bis zur Geschlechtsreife 3 bis 4 Jahre, so sind die von uns gehaltenen Tiere heute mindestens 11 bis 13 Jahre alt. Nach den vorliegenden Terrarienbeobachtungen verschwindet die zum Teil stark ausgeprägte gelbe Juvenilfärbung meist nur sehr langsam bei den heranwachsenden Tieren. Sie ist noch mindestens über einen Zeitraum von drei bis fünf Jahren gut zu erkennen. Da die fünf ausgewachsenen Exemplare beim Fang keinerlei juvenile Zeichnungsmerkmale mehr aufwiesen, dürfte das heutige Alter der Tiere realistisch mindestens zwischen 14 und 17 Jahren liegen. Das Höchstalter bei *E. asper* könnte demnach, ähnlich wie bei anderen Schwanzlurchen, weit über 20 Jahre betragen.

3.2. Beobachtungen bei der Haltung von *Euproctus platycephalus* und *Euproctus montanus*

Der Hechtkopf-Gebirgsmolch aus Sardinien zeigt von den drei *Euproctus*-Arten die am weitesten gehende Anpassung an das aquatische Milieu. Die Tiere haben während der bisher über dreijährigen Haltungszeit keine Versuche unternommen, das Wasser zu verlassen, wie es zum Beispiel regelmäßig bei *E. asper* und *E. montanus* zu beobachten ist. Die zylindrische Körperform mit dem relativ langen und breiten Schwanz belegt ein außerordentlich gutes Schwimmvermögen,

das für einen ständigen Wasseraufenthalt vor allem auch im Hinblick auf die Konkurrenz mit Fischen von Vorteil sein kann. Auch die sehr lange Larvalzeit und die kaum wahrnehmbare Metamorphose weisen auf den aquatilen Charakter dieser Art hin. Nach unseren Beobachtungen im Terrarium zeigen die Tiere eine starke Neigung zur partiellen Neotenie. Von sieben Tieren, die aus der Nachzucht von Herrn MAU (Hamburg) aus dem Jahre 1985 stammen, haben noch vier weibliche Individuen sichtbare Kiemenreste. Die Tiere zeigen trotzdem normales Paarungsverhalten (zur Neotenie bei *E. platycephalus* im Freiland siehe auch VOESENECK et al. 1987).

Kopulationen sind bei *E. platycephalus* im Terrarium, ähnlich wie bei *E. asper*, wohl über das ganze Jahr zu registrieren. Abbildung 3 zeigt zusammengefaßt die

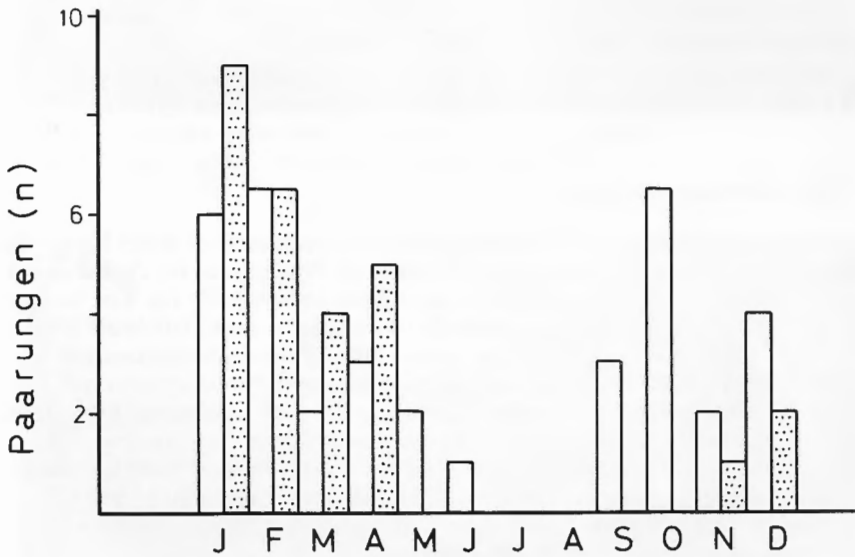


Abb. 3. Beobachtete Paarungen von *Euproctus platycephalus* und *E. montanus*.
Observed copulations of *Euproctus platycephalus* and *E. montanus*.

□ *Euproctus platycephalus* ▨ *Euproctus montanus*

bisher beobachteten Paarungen. Demnach wurden nur in den Monaten Juli und August keine Kopulationen beobachtet, was gut mit den Ergebnissen von ALCHER (1981 a) übereinstimmt.

Der Korsische Gebirgsmolch scheint sich von den drei *Euproctus*-Arten im Terrarium am schlechtesten fortzupflanzen (siehe auch ALCHER 1980). Wir halten die Tiere seit Oktober 1985, konnten aber bisher nur 1987 eine Eiablage beobachten. Da wir zu dieser Zeit einige *E. platycephalus* und die beiden *E. montanus* in einem Behälter zusammen hielten und es bei beiden Arten zur Fortpflanzung kam, können wir keine Aussagen über Anzahl und Dauer der Eiablagen bei diesen Arten machen. ALCHER (1981 b) berichtet über die Eiablage und die mögliche Brutfürsorge durch die Weibchen im Freiland.

Die registrierten Paarungen bei *E. montanus*, zusammengefaßt für den gesamten Haltungszeitraum, sind Abbildung 3 zu entnehmen und beschränken sich demnach auf die Zeit von November bis April.

E. montanus läßt sich, wie schon oben erwähnt, ohne Schwierigkeiten ebenfalls ganzjährig im Wasser halten. Die Tiere zeigen jedoch, besonders im Vergleich mit *E. platycephalus*, daß sie vor allem in bezug auf die Schwimmfähigkeit und das Ergreifen der Beute weit weniger gut an den aquatilen Bereich angepaßt sind.

3.3. Das Paarungsverhalten der drei *Euproctus*-Arten

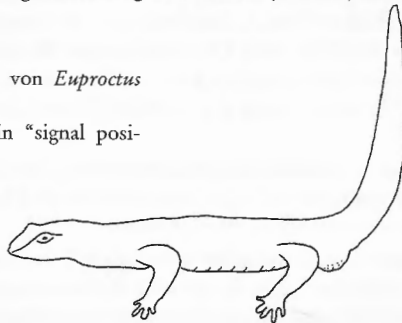
Der Paarungsverlauf bei den drei *Euproctus*-Arten ist schon von BEDRIAGA (1897) anschaulich beschrieben worden, doch fehlt bisher eine gründliche Analyse des Paarungsverhaltens in seinen unterschiedlichen Phasen. Wir möchten im folgenden den Kopulationsverlauf der drei Arten vergleichend beschreiben und dabei einige Beobachtungen besonders hervorheben, die wir im Laufe der Jahre wiederholt protokollieren konnten und die bisher in der Literatur gar nicht oder nur beiläufig dargestellt worden sind. Sie erheben allerdings nicht den Anspruch auf ein vollständiges Ethogramm.

3.3.1. *Euproctus asper*

Die Einleitung der Paarung erfolgt, indem das paarungsbereite Männchen außerhalb der Versteckplätze eine „Signalstellung“ einnimmt (Abb. 4). Der Schwanz

Abb. 4. Ein männliches Tier von *Euproctus asper* in „Signalstellung“.

A male of *Euproctus asper* in "signal position".



wird dabei nahezu im rechten Winkel vom Körper emporgerichtet. Er kann auch einen leichten Bogen beschreiben oder weniger steil aufgerichtet sein. Die Tiere sind in der Lage, in dieser Position, ohne Ortsveränderung, mehrere Stunden zu verharren. Verschiedene Beobachtungen deuten darauf hin, daß die „Signalstellung“ sowohl visuelle als auch olfaktorische Reize auf die Weibchen ausübt. Mehrfach konnten Weibchen beobachtet werden, die an der Kloakenregion der positionierten Männchen schnüffelten. Die Schwanzunterseite ist bei beiden Geschlechtern mehr oder weniger stark orange-rot oder gelbrot gefärbt. Sie kann als dünner Strich oder auch aufgelöst in einzelne Flecken gezeichnet sein. Bei senkrecht aufgerichtetem Schwanz wird diese Färbung deutlich sichtbar und zur Schau gestellt. Die Steilheit des aufgerichteten Schwanzes ist zudem ein Maß für den Erregungszustand des Männchens. Besonders im Herbst und Frühjahr, wenn die Wassertemperaturen innerhalb kurzer Zeit fallen beziehungsweise steigen, zeigen die Männchen eine ausgeprägte und intensive „Signalstellung“. Ein Männchen, das seinen Schwanz nur wenig emporgerichtet hat, kann durch visuelle Reize dazu veranlaßt werden, ihn senkrecht aufzurichten.

Aus der „Signalstellung“ heraus werden zufällig oder gezielt ankommende Weibchen mit dem Schwanz ergriffen und umschlungen. Das Männchen orientiert sich vorwiegend visuell, denn die Umschlingungsbewegung läßt sich mit einfachen Attrappen, die außerhalb des Terrariums bewegt werden, auslösen. Es sind also keine taktilen oder olfaktorischen Reize für das Auslösen der Umklammerung notwendig. Nicht paarungswillige Weibchen oder ein anderes Männchen wehren sich häufig durch heftige Bisse. Die Umklammerung kann auch ohne eine vorherige „Signalstellung“ des Männchens erfolgen. Allerdings ist dieser Kopulationsbeginn in der Regel mit weiteren Außenreizen verbunden, der die Tiere gemeinsam aus ihren Versteckplätzen lockt (z. B. durch das Einbringen von Futtertieren).

Die nachfolgende Kopulationsstellung kann sowohl parallel erfolgen, das heißt beide Tiere liegen nebeneinander und werden durch die Schlinge des männlichen Schwanzes festgehalten, als auch entgegengesetzt ausgerichtet, wobei sich Männchen und Weibchen voneinander abgewandt in der Umschlingung befinden.

Unmittelbar nachdem das Männchen das Weibchen mit dem Schwanz ergriffen hat, beginnt es die Hinterbeine langsam rhythmisch zu bewegen, um vermutlich die Kloakenregion des Weibchens zu stimulieren. Diese Verhaltensweise tritt auch bei einer falschen Umklammerung auf. Es kommt nämlich häufiger vor, daß die Männchen den Hals oder Oberkörper des Weibchens umschlingen; eine Korrektur wird dann durch das Lockern der Schwanzschlinge und erneutes Nachgreifen erreicht. Allerdings kann die „falsche“ Umschlingung auch völlig aufgelöst werden.

Während der parallelen Umklammerung legt das Männchen manchmal eine der Vorderextremitäten auf oder hinter die Kopf-Halsregion des Weibchens, ohne es aber dadurch zusätzlich festzuhalten.

Die Dauer der Kopulation (siehe auch THIESMEIER & HORNBERG 1986: Abb. 2) kann über 30 h betragen. In diesem Zeitraum setzen die Männchen mehrere Spermatothoren ab, und sie massieren die Samenmasse mit Hilfe rhythmischer Bewe-

gungen der Hinterextremitäten in die weibliche Kloake ein. Die Auflösung der Paarung erfolgt entweder durch das Männchen oder durch heftige Abwehrreaktionen von Seiten des Weibchens.

Die „Signalstellung“ scheint neben ihrer Funktion, die Paarungsbereitschaft eines Männchens anzuzeigen, auch eine territoriale Funktion gegenüber anderen Männchen auszuüben. Verschiedene Beobachtungen berechtigen zu dieser Annahme. Zeigen beide Männchen in der Zuchtgruppe die „Signalstellung“, so sind sie in aller Regel durch den in der Mitte des Terrariums liegenden Steinaufbau visuell voneinander getrennt. Sie halten zudem möglichst maximalen Abstand zueinander.

Bemerkenswerterweise kann auch ein weibliches Tier die „Signalstellung“ einnehmen. Dieses Verhalten ist allerdings nur äußerst selten zu beobachten. Zweimal während der fast sechsjährigen Haltung konnten wir auch eine Umklammerung zwischen zwei Weibchen beobachten. Die Ausführung der „Kopulation“ war von einer heterosexuellen Paarung nicht zu unterscheiden. Über die mögliche Funktion und Bedeutung dieses Vorgangs, daß ein weiblicher Schwanzlurch sich sexuell wie ein Männchen verhalten kann, liegen uns keine Anhaltspunkte vor.

Auch subadulte, noch nicht geschlechtsreife Tiere, besitzen schon in beiden Geschlechtern die Fähigkeit, die „Signalstellung“ auszuführen.

3.3.1.1. Aggressionsverhalten eines Männchens gegen eine Paarung

Aggressionsverhalten eines Männchens gegen den gleichgeschlechtlichen Artgenossen und seine Partnerin während der Paarung war eine überraschende und aufschlußreiche Beobachtung bei der Terrarienhaltung von *E. asper*.

Zwei protokollierte Abläufe dieses Konkurrenzverhaltens um eine Kopulation sollen zur Verdeutlichung dieser Verhaltensweise nachfolgend stichwortartig wiedergegeben werden. Bei der ersten Beobachtung war der Angriff des Männchens auf das kopulierende Paar erfolglos, während der zweite beobachtete Angriff die Kopulation beendete.

Beobachtung 1: 17. April 1988. Wassertemperatur 20,0 °C. Gesamtdauer der Beobachtung: circa 20 min.

- M1 nähert sich zielstrebig dem kopulierenden Paar (M2, W4) und versucht mit seiner Schnauzenspitze zwischen die verschlungenen Körper zu gelangen.
- M1 nähert sich nach kurzer Pause erneut und verharrt mit seinem Kopf in der Kehregion von M2.
- M1 versucht wieder, mit seiner Schnauze zwischen die Tiere zu kommen und schüttelt jetzt seinen Kopf hin und her. Das Paar wird dabei zur Seite bewegt, doch bleibt die Kopulation bestehen.
- M1 verharrt direkt mit abgewendetem Kopf bei dem Paar.
- Es versucht jetzt zum dritten Mal seinen Kopf zwischen die beiden Tiere zu schieben und schüttelt dabei seinen Vorderkörper wie wild hin und her. Dabei schlägt es gleichzeitig mit seinem Schwanz um sich. Die Kopulation bleibt bestehen.
- M1 wendet sich ab und verharrt in einiger Entfernung.

- Es entfernt sich jetzt weiter von dem kopulierenden Paar (30 bis 35 cm) und verfolgt kurz ein vorbeikommendes W, das in den Steinaufbau flüchtet.
- M1 umrundet langsam den gesamten Steinaufbau und erreicht wieder das kopulierende Paar, das sich jetzt stärker zwischen die Steine zurückgezogen hat.
- Es folgen direkt hintereinander ein vierter und fünfter Versuch in der oben beschriebenen Weise, die beiden Partner auseinanderzubringen, was jedoch weiterhin mißlingt. Die Situation für das angreifende M1 hat sich durch den Rückzug des Paares zwischen die Steine verschlechtert.
- M1 wendet sich endgültig ab.

Beobachtung 2: 29. Dezember 1988, Wassertemperatur 11,0 °C. Gesamtdauer circa 2,5 h.

- Die Kopulation M1 und W1 besteht seit mindestens 1 h.
- M2 kriecht langsam über die beiden Tiere hinweg, versucht mit der Schnauzenspitze zwischen die umschlungenen Körper zu kommen und beißt plötzlich M1 in die Schnauze. Dabei bewegt es seinen Kopf wie reißend hin und her. Keine Reaktion bei dem kopulierenden Paar.
- M2 wendet sich kurz ab und versucht jetzt, unter die beiden Tiere zu kriechen, was jedoch nicht richtig gelingt.
- M2 wendet sich ab, hält sich aber in unmittelbarer Umgebung des kopulierenden Paares auf, das sich zwischenzeitlich weiter in den Steinaufbau zurückgezogen hat.
- In der nächsten Stunde versucht M2 immer wieder die beiden Partner zu stören aber ohne sichtbaren Erfolg. Beißangriffe können nicht mehr beobachtet werden.
- Bei einem wiederholten Versuch von M2 mit der Schnauze zwischen die Partner zu kommen, gibt M1 plötzlich seine Umklammerung auf, und es kommt zu einer heftigen Beißerei mit Schwanzschlagen zwischen den beiden Männchen, die ungefähr ½ min dauert.
- M2 schwimmt weg. Das W hat sich zwischen die Steine verkrochen.
- M1 hat ebenfalls den Platz verlassen und verharrt in einiger Entfernung.
- M2 kriecht langsam zu dem Kopulationsplatz zurück und besetzt ihn. Das W erscheint kurz am Rande des Steinaufbaus und verschwindet wieder.
- M1 nähert sich jetzt ebenfalls dem alten Kopulationsplatz, verharrt kurz und wendet sich endgültig ab.
- M2 verläßt nach ungefähr 15 min ebenfalls den ehemaligen Kopulationsplatz.

Die Beißattacken des angreifenden Männchens, die sich auch gegen das Weibchen richten können, wurden bei derartigen Gelegenheiten wiederholt registriert. Einmal verbiß sich der Angreifer in die Flanken des kopulierenden Männchens und versuchte, die beiden Tiere zu trennen, indem er, den Rivalen mit dem Maul festhaltend, beide hin- und herschleuderte.

3.3.2. *Euproctus platycephalus*

Eine präkopulatorische „Signalstellung“, wie es die Männchen von *E. asper* zeigen, haben wir bei dieser Art nicht beobachtet. Das paarungsbereite Männchen scheint aktiv auf Partnersuche zu gehen und ergreift ein Weibchen, indem es mit seinem Maul das Tier am Körper zwischen Kloake und Halsregion erfaßt. Das Männchen kann das Weibchen in dieser Phase bei Störungen oder aus anderen Gründen im Maul transportieren und auf diese Weise einen anderen Ort für die Kopulation aufsuchen. Wir möchten dieses der Paarung unmittelbar vorausgehende Verhalten als „Maultragen“ bezeichnen. Diese Verhaltensweise kann bis zu

einer Stunde dauern, doch beobachteten wir in der Regel eine deutliche kürzere Zeit. Das Weibchen verhält sich während dieser Phase völlig passiv. Es hält den Körper leicht gekrümmt und erzeugt mit dem Schwanz langsame, wellenförmige Bewegungen.

Bei der Samenübertragung legt das Männchen seinen Schwanz dorsal über die Kloakenregion des Weibchens und seine jetzt hakenartig gekrümmte Kloake befindet sich in Kontakt zur weiblichen. Der Schwanz wird dabei häufig nur locker über das Tier gelegt, ohne es in einer Umschlingung zusätzlich festzuhalten. In Abbildung 5 ist diese Position gezeichnet (siehe auch das Foto bei ALCHER (1981 a), das diese Stellung von der Dorsalseite zeigt). Das Weibchen verhält sich weiterhin passiv, behält jedoch die in dieser Phase noch intensiver vorgetragenen wellenförmigen Schwanzbewegungen bei. Das Männchen benutzt nun die Sporen seiner Hinterbeine, um die Samenmasse aus seiner Kloake heraus in die weibliche Geschlechtsöffnung zu befördern. Die Sporen massieren dabei die eigene Kloake. Bei *E. asper* werden dagegen die Hinterextremitäten ausschließlich eingesetzt, um die weibliche Kloake zu stimulieren und den Samen später einzumassieren.

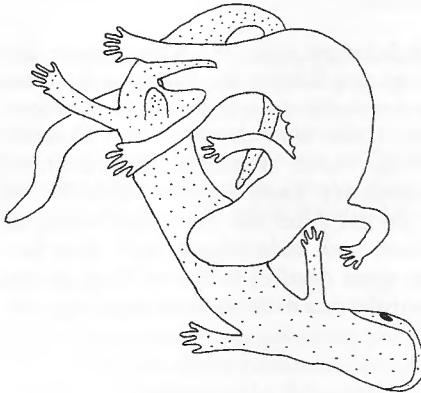


Abb. 5. Kopulierende *Euproctus platycephalus*; Ansicht von ventral.

Euproctus platycephalus copulating; ventral view.

Eine feste Umschlingung mit dem Schwanz, wie es bei *E. asper* und bei *E. montanus* zu beobachten ist, findet bei dieser Art nicht statt. Dagegen ist das Festhalten mit dem Maul ein regelmäßiger Bestandteil im Paarungsablauf. Diese Verhaltensweise bewirkt zusammen mit dem Druck des bogenförmig gekrümmten männlichen Körpers auf die weibliche Kloakenregion (siehe Abb. 5) einen genügend dauerhaften Kontakt der Partner während der Kopulation.

Die Molche verpaaren sich im Durchschnitt wesentlich kürzer als *E. asper*; die Kopulation dauert ungefähr 1 bis 3 h.

3.3.3. *Euproctus montanus*

Nach unseren Beobachtungen verläuft der Paarungsbeginn bei *E. montanus*, ähnlich wie bei *E. platycephalus*, ohne eine „Signalstellung“ des paarungsbereiten

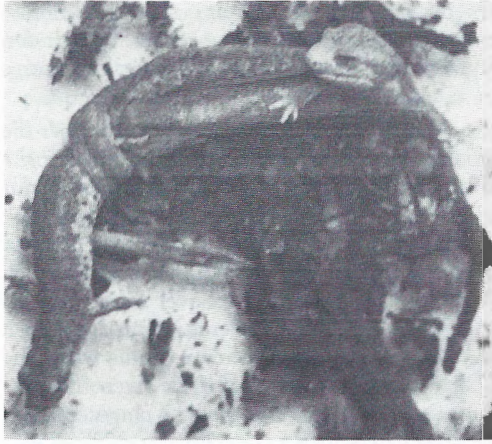


Abb. 6. Kopulierende *Euproctus montanus*.
Euproctus montanus copulating.

Männchens. Das Männchen ergreift den Schwanz oder das Schwanzende des Weibchens mit den Kiefern und umschlingt den Körper der Partnerin mit dem eigenen Schwanz etwas oberhalb der Kloake, wobei auch meist die Hinterextremitäten mit festgehalten werden (Abb. 6). Dabei wird das Weibchen förmlich langgezogen. Die Kopulationsstellung erfolgt immer diametral. Die mächtigen Kiefer zeugen von der Kraft, die die männlichen Tiere besitzen (Abb. 7). Die Breite des Kopfes scheint Rückschlüsse auf das Alter der Tiere zuzulassen, da junge Männchen diese ausgeprägte Kopfform noch nicht zeigen. Auch beim Sardischen Gebirgsmolch hat das Männchen einen deutlich breiteren Kopf als das Weibchen, doch ist dieser Geschlechtsdimorphismus nicht so stark ausgeprägt wie bei *E. montanus*.

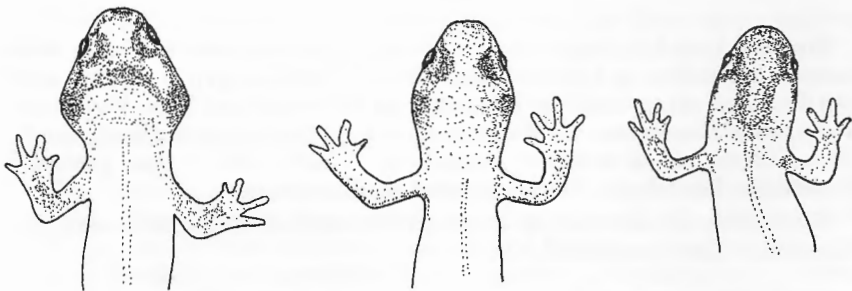


Abb. 7. Vergleich der Kopfbreite verschiedener Exemplare von *Euproctus montanus*. Rechts: Weibchen. Mitte: Männchen kurz vor der Geschlechtsreife, Alter 2 Jahre. Links: Männchen mindestens 8 Jahre alt.

Comparison of the head width of different specimens of *Euproctus montanus*. Right: female. Middle: male just before sexually mature, 2 years old. Left: male at least 8 years old.

| <i>Euproctus asper</i> | <i>Euproctus platycephalus</i> | <i>Euproctus montanus</i> |
|---|--|--|
| 1. Signalstellung des Männchens örtlich fixiert | 1. entfällt aktive Partnersuche | 1. entfällt aktive Partnersuche |
| 2. Ergreifen des Geschlechtspartners mit dem Schwanz und Umklammerung entfällt | 2. Ergreifen des Geschlechtspartners mit dem Maul im Rumpfbereich Keine Umschlingung mit dem Schwanz Maultragen | 2. Ergreifen des Geschlechtspartners mit dem Maul im Schwanzbereich und Umschlingung mit dem Schwanz entfällt |
| 3. Kopulationsstellung parallel, selten diametral | 3. Bogenförmige Kopulationsstellung des Männchens Während des Kloakenkontaktes wird der Schwanz nur locker über das Weibchen gelegt | 3. Kopulationsstellung diametral |
| 4. nur ansatzweise vorhanden | 4. wellenförmige, langsame Schwanzbewegung des Weibchens während der Kopulation (ist auch schon während des Maultragens zu beobachten) | 4. entfällt |
| 5. Massieren der weiblichen Kloake mit den Hinterextremitäten | 5. entfällt | 5. entfällt |
| 6. Spermatophorenabgabe nahe der weiblichen Kloake | 6. Spermatophorenabgabe unter Zuhilfenahme der Hinterbeinsporen an oder in die weibliche Kloake | 6. Spermatophorenabgabe unter Zuhilfenahme der Hinterbeinsporen an oder in die weibliche Kloake |
| 7. Einmassieren der Samenmasse mit den Hinterextremitäten in die weibliche Kloake | 7. entfällt | 7. entfällt |
| 8. Auflösung der Kopulation | 8. Auflösung der Kopulation | 8. Auflösung der Kopulation |

Tab. 1. Stichwortartige Darstellung des Paarungsablaufes der drei *Euproctus*-Arten.
Summary comparison between the mating behaviour of the three species of *Euproctus*.

Die Samenübertragung erfolgt direkt von der männlichen auf die weibliche Geschlechtsöffnung. Die männliche Kloake ist dabei pilzartig gewölbt und wird auf die weibliche Kloake aufgepreßt. Der Kontakt der beiden Kloaken scheint bei *E. montanus* im Vergleich zu den beiden anderen Arten der innigste zu sein. Die männlichen Sporen an den Hinterextremitäten, die etwas schwächer ausgebildet sind als bei *E. platycephalus*, dürften eine ähnliche Funktion wie bei jener Art besitzen (wir konnten es hier allerdings nicht beobachten).

Die Dauer der Paarung beträgt bei dem Korsischen Gebirgsmolch, ähnlich wie bei dem Sardischen, bis zu ungefähr 4 h. Während einer Paarung kann ein Männchen zwei Spermatophoren absetzen. Bei *E. platycephalus* wurde dagegen bisher nur die Abgabe von einer Spermatophore beobachtet.

3.4. Vergleich des Paarungsablaufes der drei *Euproctus*-Arten

Das Paarungsverhalten und der Paarungsablauf der drei Gebirgsmolch-Arten gliedern sich nach unseren Beobachtungen in acht unterscheidbare Phasen, wobei das Verhalten von *E. asper* auf der einen Seite deutliche Unterschiede zu *E. platycephalus* sowie *E. montanus* auf der anderen Seite aufweist. Obwohl auch die letzten beiden Arten gewisse Differenzen untereinander zeigen, stimmt ihr Paarungsverhalten mehr überein im Vergleich zu *E. asper*. Tabelle 1 gibt in Stichworten die einzelnen unterscheidbaren Verhaltensweisen der drei *Euproctus*-Arten vergleichend wieder.

4. Diskussion

Das Paarungsverhalten von *E. asper* und auch den beiden anderen *Euproctus*-Arten ist relativ einfach gestaltet im Vergleich zu Vertretern der Gattung *Triturus*, die komplizierte Paarungsspiele zeigen, die in ihren Einzelkomponenten bei den verschiedenen Arten zum Teil intensiv untersucht worden sind (z. B. GAUSS 1961, HALLIDAY 1974, GIACOMA & SPARREBOOM 1987, SPARREBOOM & ARNTZEN 1987).

Der wichtigste Aspekt im Paarungsverhalten der Gebirgsmolche, im Gegensatz zu allen anderen Salamandridae (soweit ihr Verhalten bisher bekannt ist), ist die mehr oder weniger unmittelbare Übertragung des Samens in die weibliche Kloake, was nur während einer Kopulation möglich ist, die einen festen körperlichen Kontakt einschließt. Diese Verhaltensweise wird als Anpassung an den Lebensraum Fließgewässer interpretiert, da so die Spermatophoren nicht so leicht abgeschwemmt werden können (SALTHER 1967). Verschiedene Beobachtungen aus dem Freiland weisen allerdings daraufhin, daß die kleineren Bachläufe, die von den *Euproctus*-Arten in den Sommermonaten bewohnt werden, im allgemeinen nur wenig Wasser führen und der Aufenthaltsort der Tiere sich in aller Regel auf strömungsarme oder sogar strömungsfreie Auskolkungen oder Aufstauungen beschränkt. Über das Verhalten der adulten Tiere sowie der Larven bei starken Regenfällen mit anschließenden Hochwasserereignissen ist nichts bekannt.

Der Geschlechtsdimorphismus bei allen drei Arten ist gering und beschränkt sich auf funktionale, morphologische Charakteristika, die für eine erfolgreiche Verpaarung wichtig sind (z. B. Hinterbeinsporen bei *E. platycephalus* und *E. montanus*, muskulöser Greifschwanz bei *E. asper* oder stark entwickelte Kopfmuskulatur bei *E. montanus*). Auffallende sekundäre Geschlechtsmerkmale, wie bei fast allen *Triturus*-Arten vorhanden, die zur Anlockung der Weibchen dienen und die ein Auswahlkriterium für den Geschlechtspartner sein können (HALLIDAY 1977), existieren bei den Männchen der *Euproctus*-Arten nicht. Wahrscheinlich ist aber die „Signalstellung“ bei *E. asper* als Verhaltensmerkmal zu deuten, das den Weibchen eine Auswahl des männlichen Partners ermöglichen könnte. Bei den beiden anderen Arten scheint alleine das Männchen über eine Kopulation zu bestimmen.

Die Unterschiede im Paarungsablauf der drei *Euproctus*-Arten sind zum Teil erheblich und dürfen auf keinen Fall als mehr oder weniger gleichgestaltet bezeichnet oder abgebildet werden, wie es bei ENGELMANN et al. (1986) geschieht. Die dortige Abbildung einer *Euproctus*-Paarung trifft für keine der Arten zu!

Besonders auffallend bei *E. platycephalus* und *E. montanus* ist die Verhaltensweise der Männchen, das Weibchen mit dem Maul festzuhalten. Bei *E. asper* ist dieses Verhalten niemals beobachtet worden. Auch in anderen Punkten zeigt sich, daß das Paarungsverhalten des Sardischen und Korsischen Gebirgsmolches größere Ähnlichkeiten untereinander aufweist als im Vergleich mit *E. asper*. Die drei wichtigsten Elemente im Paarungsablauf beim Pyrenäen-Gebirgsmolch — „Signalstellung“, obligatorische Umklammerung mit dem Schwanz ohne zusätzliches Festhalten mit dem Maul und Kloakenstimulation sowie Einmassieren der Samenmasse mit den Hinterextremitäten — fehlen bei den anderen beiden Arten.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der drei Europäischen Gebirgsmolch-Arten sind bisher keiner gründlichen Untersuchung unterzogen worden. Vieles spricht aber dafür, daß *E. asper* die am längsten isolierte der drei Arten ist und *E. platycephalus* und *E. montanus* noch über einen längeren Zeitraum genetisch in Kontakt standen (SCHNEIDER 1971, SBORDONI et al. 1982). Auch die histologischen Untersuchungen von ACCORDI et al. (1984) an den Drüsen der Nebennierenrinde zeigen, daß eine engere Verwandtschaft zwischen dem Korsischen und Sardischen Gebirgsmolch im Vergleich zu *E. asper* besteht.

SALTHER (1967), SALTHER & MECHAM (1974) und DUELLMANN & TRUEB (1986) unterteilen die Salamandridae nach ihrem Paarungsverhalten in drei Gruppen. Danach bildet die Gattung *Euproctus* eine eigene Gruppe, die sich von den Arten, die eine ventrale Umklammerung zeigen (z. B. die Gattungen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa*), sowie den Arten, die keine oder eine dorsale Umklammerung aufweisen (z. B. die Gattungen *Triturus*, *Cynops* und *Notophtalmus*), deutlich unterscheiden läßt.

Das Paarungsverhalten sowie die Art und Weise der Eiablage werden von den Autoren mit dem Lebensraum dieser Arten in enge Verbindung gebracht. Die Umklammerung und die versteckte Ablage von einzelnen Eiern in Gesteinsspalten wird für Fließwasserbewohner als charakteristisch angesehen. Für SALTHER (1967) ist dieser Fortpflanzungsmodus der ursprünglichste innerhalb der Familie der

Salamandridae. Neuere Untersuchungen an den Gattungen *Paramesotriton* und *Neurergus* belegen dagegen Mischformen dieser Beziehungen (z. B. SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1970, FLECK 1982, SPARREBOOM 1983, REHAK 1984). Fließwasserbewohner wie zum Beispiel *Neurergus strauchii* zeigen ein Paarungsverhalten ähnlich dem der Gattung *Triturus*, legen aber ihre Eier einzeln in Gesteinsspalten ab. Diese Arten sind nach SCHMIDTLER & SCHMIDTLER (1970) als sekundäre Fließwasserbewohner anzusehen, die sich in enger Verwandtschaft zu Tümpelbewohnern befinden (z. B. die beiden Gattungen *Neurergus* und *Triturus*). Die drei Arten der Gattung *Euproctus* gelten allgemein als sehr alte Reliktformen (STEINER 1950). Nach FREYTAG (1982) sind sie eng mit der Gattung *Pachytriton* aus Südchina verwandt, deren Vertreter ebenfalls in Gebirgsbächen leben. Innerhalb beider Gruppen bestehen interessante konvergente Entwicklungen (z. B. das Festhalten der Weibchen mit dem Maul durch das Männchen während der Kopulation). Die *Euproctus*-Arten sind daher in Europa die einzigen primären Bachbewohner, die sich im Wasser paaren.

Intrasexuelle Konkurrenz bei Schwanzlurchen ist wohl zum ersten Mal ausführlicher von ARNOLD (1976) bei *Ambystoma tigrinum* und *A. maculatum* dargestellt worden. Bei beiden Arten schiebt sich ein zweites Männchen kurz vor der Spermatophorenabgabe zwischen die Partner und setzt die eigene Spermatophore auf die des Rivalen ab, die dadurch für das Weibchen nicht mehr erreichbar ist. ARNOLD hat diese Form der intrasexuellen Konkurrenz als sexuelle Interferenz bezeichnet, da hier der Fortpflanzungserfolg eines anderen geschmälert wird, ohne daß dadurch die eigene Fitness unmittelbar vergrößert wird (siehe hierzu auch HALLIDAY 1981). In der Folgezeit wurde ein ähnliches Verhalten auch vom Männchen des Teichmolches beschrieben (VERRELL 1984).

Die von uns beobachteten Aggressionen zwischen zwei Männchen sind ebenfalls als Ausdruck der Konkurrenz um ein Weibchen zu interpretieren. Das angreifende Tier versucht, durch Manipulationen die bestehende Kopulation aufzulösen. Ein Ziel könnte dabei sein, sich selber anschließend mit dem Weibchen zu verpaaren (was wir allerdings nicht beobachten konnten) oder die Verbindung überhaupt erst einmal aufzulösen, um eine Verpaarung mit einem anderen Männchen zu verhindern (siehe hierzu auch unsere Beobachtung über die Kopulation zweier Männchen mit einem Weibchen in THIESMEIER & HORNBERG 1986). In diesem Zusammenhang muß wohl auch eine der Funktionen der „Signalstellung“ zu sehen sein. Das Männchen signalisiert mit seinem aufgerichteten Schwanz den Weibchen seine Paarungsbereitschaft und anderen Männchen unter Umständen seine Stärke, die sich zum Beispiel durch die Dauer dieser Verhaltensweise oder die Höhe des aufgerichteten Schwanzes ausdrücken ließe. Dieses Verhalten dürfte daher als präkopulatorische Konkurrenz zu deuten sein (HALLIDAY 1981). Unterstützt wird diese Annahme dadurch, daß wir das aggressive Verhalten eines Männchens gegen eine bestehende Paarung nur sehr selten beobachten konnten. In der Regel reicht also die „Signalstellung“ aus, um die männliche Konkurrenz fernzuhalten, gleichzeitig Weibchen anzulocken und die anschließende ungestörte Paarung sicherzustellen. Unter welchen Umständen es zu einer aggressiven Handlung kommen kann, muß vorläufig offenbleiben. Ebenso unbeantwortet bleibt die Frage, ob dieses Verhalten auch bei *E. platycephalus* und *E. montanus* auftritt.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß einige Vertreter der Salamandridae (besonders *Notophthalmus viridescens*) sowohl ein Paarungsverhalten mit dorsaler Umklammerung zeigen können als auch ein Verhalten ähnlich dem der Gattung *Triturus*, wo es zu keinem engeren Körperkontakt kommt. Die Untersuchungen von VERRELL (1982) belegen, daß das Männchen von *N. viridescens* den Paarungsverlauf nach der sexuellen Bereitschaft des Weibchens abstimmt. Ist das Weibchen paarungswillig, zeigt das Männchen den zeitsparenden Verhaltensablauf der *Triturus*-Balz; ansonsten erfolgt ein Amplexus, bei dem das Männchen das Weibchen mit einem Hinterbein unterhalb der Kopffregion ergreift. Bis zur Abgabe der Spermatophore kann es bei dieser Paarungsvariante mehrere Stunden dauern, in denen das Männchen das Weibchen durch verschiedene Verhaltensweisen stimuliert.

Dieses Beispiel von *N. viridescens* zeigt, daß eine Umklammerung oder ein Festhalten während der Paarung nicht nur im Zusammenhang mit der Anpassung an den Lebensraum zu sehen ist, sondern auch zur Vermeidung oder Verringerung intrasexueller Konkurrenz beitragen kann. Es ist für ein anderes Männchen wesentlich einfacher, bei der *Triturus*-Balz seine eigene Spermatophore dem Weibchen unterzuschieben, als erst durch offenes aggressives Verhalten eine bestehende Paarung auseinanderzubringen. Der Aufwand an Zeit und Energie dürfte in aller Regel diesen Einsatz nicht lohnen (VERRELL 1982).

Sehr wenig ist bisher über physiologische Mechanismen einer möglichen Spermienkonkurrenz im Receptaculum seminis der weiblichen Tiere bekannt. Die Aufnahmekapazität und die Zeit und Dauer der Befruchtung ovulierender Eier dürfte ganz wesentlich über den Befruchtungserfolg einer Samenmasse aus einer bestimmten Paarung entscheiden (HALLIDAY & VERRELL 1984). Eine intrasexuelle Konkurrenz ist nur dann sinnvoll, wenn eine realistische Möglichkeit vorliegt, auch tatsächlich der Vater der nachfolgenden Generation zu werden.

Aggressives Verhalten bei europäischen und asiatischen Schwanzlurchen während der Paarungszeit ist von verschiedenen Arten wiederholt beschrieben worden (z. B. LANTZ 1912, REHAK 1984, TANAKA 1986, SPARREBOOM 1986, RAXWORTHY 1989). Diese Verhaltensweisen dürften in einem engen Zusammenhang mit einem möglichen Territorialverhalten stehen, doch ist bisher über dieses Phänomen bei den Salamandridae nur sehr wenig bekannt (siehe auch KÄSTLE 1986 und ZUIDERWIJK & SPARREBOOM 1986). Bei nordamerikanischen Schwanzlurchen (Plethodontidae und auch Ambystomatidae) gibt es dagegen eine Reihe von neueren Untersuchungen über Territorialverhalten sowie inner- und zwischenartliche chemische Kommunikation, die auch im Zusammenhang mit der Fortpflanzung von Bedeutung sein können (z. B. DUCEY & RITSEMA 1988, HORNE 1988, JAEGER 1988, OVASKA 1988). Diese Arbeiten verdeutlichen ebenso wie die vorliegenden Beobachtungen, daß die Lebensäußerungen vieler Schwanzlurche wesentlich vielfältiger sind und auch spannender zu beobachten, als man vielleicht annehmen könnte.

Danksagung

Wir danken Frau SABINE FUNKE (Karlsruhe) für ihre Mithilfe bei den Zeichnungen.

Zusammenfassung

Es wird über die Fortpflanzung und das Paarungsverhalten der drei Europäischen Gebirgsmolch-Arten im Terrarium berichtet.

E. asper wird von uns seit 5 Jahren regelmäßig nachgezüchtet; bis zur F2-Generation. Die Eiablage findet vorwiegend im Mai und Juni statt. Ein Weibchen kann mindestens 34 Eier ablegen. Paarungen sind über das ganze Jahr mit leichten Häufungen im Herbst und im Frühjahr zu beobachten. Die Tiere werden mit 2,5 bis 3 Jahren (Männchen) und 4 Jahren (Weibchen) geschlechtsreif. Das Höchstalter von *E. asper* dürfte bei weit über 20 Jahren liegen. Das Paarungsverhalten wird in seinem Ablauf beschrieben. Weiterhin wird von intrasexueller Konkurrenz bei *E. asper* berichtet, wobei ein Männchen durch aggressives Verhalten eine Kopulation stört und sie auch unterbrechen kann.

Das Paarungsverhalten von *E. platycephalus* und *E. montanus* wird ebenfalls detailliert beschrieben und vergleichend zu dem des Pyrenäen-Gebirgsmolches diskutiert. *E. montanus* und *E. platycephalus* zeigen mehr gemeinsame Merkmale im Paarungsablauf im Vergleich zu *E. asper*. Wir unterscheiden insgesamt acht Verhaltensschritte im Paarungsablauf der drei *Euproctus*-Arten.

Schriften

- ACCORDI, F., E. GRASSI MILANO & V. P. GALLO (1984): The adrenal gland of *Euproctus* (Urodela, Salamandridae): comparison of three species and phylogenetic inferences. — *J. Anat.*, **139**: 209-214.
- ALCHER, M. (1980): Maintien en captivité des Amphibiens torrenticoles *Euproctus platycephalus* et *E. montanus* (Urodela, Salamandridae). Conditions d'obtention de la reproduction de l'espèce sarde. — *Revue fr. Aquariol.*, **7**: 61-64.
- (1981 a): Reproduction en élevage de *Euproctus platycephalus* (Urodela, Salamandridae). — *Amphibia-Reptilia*, Wiesbaden, **2**: 97-105.
- (1981 b): Sur l'existence de soins parentaux chez *Euproctus montanus* (Urodela, Salamandridae). — *Amphibia-Reptilia*, Wiesbaden, **2**: 189-194.
- ARNOLD, S. J. (1976): Sexual behavior, sexual interference and sexual defense in the salamanders *Ambystoma maculatum*, *Ambystoma tigrinum* and *Plethodon jordani*. — *Z. Tierpsychol.*, Berlin und Hamburg, **42**: 247-300.
- BEDRIAGA, J. VON (1897): Die Lurchfauna Europas. II Urodela. Schwanzlurche. — Moskau, 435 S.
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1982): Influence de plusieurs facteurs de l'environnement sur la reproduction de l'espèce *Euproctus asper* DUGES (Amphibia, Caudata, Salamandridae). — *Publ. Cent. pirenaico Biol. exp.*, Jaca, **13**: 25-379.
- (1987): L'Urodèle *Euproctus asper* (DUGES) dans les Pyrénées-Orientales: répartition géographique et cycle sexuel a basse altitude. — *Vie Milieu*, **37**: 133-138.
- DUCEY, P. K. & P. RITSEMA (1988): Intraspecific aggression and responses to marked substrates in *Ambystoma maculatum* (Caudata: Salamandridae). — *Copeia*, New York etc., **1988** (4): 1008-1013.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1986): *Biology of Amphibians*. — New York etc. (Mc Graw-Hill), 670 S.
- ENGELMANN, W.-E., J. FRITZSCHE, R. GÜNTHER & F. J. OBST (1986): Lurche und Kriechtiere Europas. — Stuttgart und München (dtv, Enke) 420 S.
- FLECK, J. (1982): Erst-Nachzucht des Türkischen Bergbachmolches *Neurergus strauchii* (Amphibia: Caudata: Salamandridae). — *Salamandra*, Frankfurt/M., **18** (3/4): 138-149.
- FREYTAG, G. E. (1982): Über morphologische Eigenheiten und die phyletische Stellung der ostasiatischen Wassermolchgattung *Pachytriton* BOULENGER, 1878 (Amphibia: Caudata: Salamandridae). — *Vert. Hung.*, Budapest, **21**: 117-129.

- GAUSS, G. H. (1961): Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molche. — Z. Tierpsychol., Berlin und Hamburg, **18**: 60-66.
- GIACOMA, C. & M. SPARREBOOM (1987): On the sexual behaviour of the Italian newt, *Triturus italicus* (Caudata: Salamandridae). — Bijdr. Dierkde., Amsterdam, **57** (1): 19-30.
- HALLIDAY, T. R. (1974): Sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae). — J. Herpetol., Cincinnati, **8**: 277-292.
- (1977): The courtship of European newts. An evolutionary perspective. — In: TAYLOR, D. H. & S. I. GUTTMANN (Eds.): The Reproductive Biology of Amphibians, 185-232. — New York (Plenum Press).
- (1981): Sexuelle Selektion und Partnerwahl. — In: KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (Hrsg.): Öko-Ethologie, 147-171. — Berlin und Hamburg (Parey).
- HALLIDAY, T. R. & P. A. VERRELL (1984): Sperm competition. — In: Smith, R. L. (Ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems, 487-508. — Orlando (Academic Press).
- HILLENIUS, D. (1963): De kweek van de Pyreencensalamander (*Euproctus asper*). — Lacerta, 's Gravenhage, **22**: 3-6.
- HORNE, E. A. (1988): Aggressive behavior of female redbacked salamanders. — Herpetologica, Lawrence/Kansas, **44** (2): 203-209.
- JAEGER, R. G. (1988): A comparison of territorial and non-territorial behaviour in two species of Salamanders. — Anim. Behav., London, **36**: 307-309.
- KÄSTLE, W. (1986): Rival combats in *Salamandra salamandra*. — In: ROČEK, Z. (Ed.): Studies in Herpetology, 525-528. — Prag.
- LANTZ, L. (1912): Beiträge zur Biologie von *Molge* (= *Triton*) *vittata* GRAY forma *ophrytica* BERTHOLD. — Bl. Aquar.- u. Terrarienk., Stuttgart, **13**: 181-188.
- OVASKA, K. (1988): Recognition of conspecific odors by the western red-backed salamander, *Plethodon vehiculum*. — Can. J. Zool., Ottawa, **66**: 1293-1296.
- RAXWORTHY, C. J. (1989): Courtship, fighting and sexual dimorphism of the banded newt, *Triturus vittatus ophryticus*. — Ethology, Berlin und Hamburg, **81**: 148-170.
- REHAK, I. (1984): A study on *Paramesotriton deloustali* in captivity, with description of the egg, the larvae, the juvenile and the adult (Amphibia: Caudata: Salamandridae). — Vest. cs. Spolec. zool., **48**: 118-131.
- RIMPP, K. (1978): Salamander und Molche. — Stuttgart (E. Ulmer), 205 S.
- SALTHER, S. N. (1967): Courtship patterns and the phylogeny of the urodeles. — Copeia, New York etc., **1967** (1), 100-117.
- SALTHER, N. S. & J. S. MECHAM (1974): Reproductive and courtship patterns. — In: LOFTS (Ed.): Physiology of the Amphibia, Vol. 2: 309-521. — New York (Academic Press).
- SBORDONI, V., M. COBOLLI SBORDONI, E. de MATTHAEIS, G. ALLEGRUCCI, D. CESARONI, A. CACCONE & G. M. CARPANETO (1982): Orologi molecolari e paleogeografia: congruenza tra stime geocronologiche e datazione elettroforetiche della divergenza nelle specie del genere *Euproctus* (Caudata, Salamandridae). — Boll. Zool. (Suppl.), **49**: 170.
- SCHMIDTLER, J. J. & J. F. SCHMIDTLER (1970): Morphologie, Biologie und Verwandtschaftsverhältnisse von *Newergus trauchii* aus der Türkei. — Senckenberg. biol., Frankfurt/M., **51**: 41-53.
- SCHNEIDER, B. (1971): Das Tyrrenisproblem. Interpretation auf zoogeographischer Grundlage. Dargestellt an Amphibien und Reptilien. — Diss. Univ. Saarbrücken, 361 S.
- SPARREBOOM, M. (1983): On the sexual behaviour of *Paramesotriton caudopunctatus* (LIU & HU) (Amphibia: Caudata: Salamandridae). — Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **4**: 25-33.
- (1986): Courtship in newts of the genus *Triturus* and *Paramesotriton*. — In: ROČEK, Z. (Ed.): Studies in Herpetology, 529-534. — Prag.

- SPARREBOOM, M. & J. W. ARNTZEN (1987): A survey of behaviour in the Old World newts. — Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Nijmegen, 1987: 369-372.
- STEINER, H. (1950): Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. — Revue suisse Zool., Genève, 57: 590-603.
- TANAKA, K. (1986): The territorial behavior of *Hynobius takedai* in the breeding season (Amphibia: Hynobiidae). — Jap. J. Herpetol., 11 (4): 173-181.
- THIESMEIER, B. & C. HORNBERG (1986): *Euproctus asper* (DUGÈS, 1852): Beobachtungen im Freiland und Angaben zur Haltung und Fortpflanzung im Terrarium (Caudata: Salamandridae). — Salamandra, Bonn, 22 (2/3): 196-210.
- VERRELL, P. (1982): The sexual behaviour of the red spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Amphibia: Urodela: Salamandridae). — Anim. Behav., London, 30: 1224-1236.
- (1984): Sexual interference and sexual defense in the Smooth Newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). — Z. Tierpsychol., Berlin und Hamburg, 66: 242-254.
- VOESENECK, L. A. C. J., P. T. J. C. van ROOY & H. STRIJBOSCH (1987): Some autecological data on the Urodeles of Sardinia. — Amphibia-Reptilia, Leiden, 8: 307-314.
- WISNIEWSKI, P. J. & L. M. PAULL (1985): An exceptional spawning in *Euproctus a. asper*. — Herptile, 10: 40.
- ZEIDLER, C. (1928): Meine Zucht von *Euproctus rusconi*. — Bl. Aquar.- u. Terrarienk., Stuttgart, 39: 258-259.
- ZUIDERWIJK, A. & M. SPARREBOOM (1986): Territorial behaviour in crested newt *Triturus cristatus* and marbled newt *T. marmoratus* (Amphibia, Urodela). — Bijdr. Dierkde., Amsterdam, 56: 205-213.

Eingangsdatum: 6. Juni 1989

Verfasser: Dr. BURKHARD THIESMEIER und Dipl.-Biol. CLAUDIA HORNBERG, Akademiestraße 39, D-4630 Bochum 1.