

Der rudimentäre Ruf der männlichen Erdkröte (*Bufo bufo*)

Hans Heusser

Zwei Abbildungen

Eingegangen am 20. März 1968

Inhalt: Einleitung — Abwehrreaktion — Lockruf — Vergleich mit anderen Arten — Zusammenfassung — Summary — Schriften.

In den letzten 10 Jahren sind die Lautäußerungen vieler Anuren-Arten untersucht und verglichen worden. Die Stimmen erwiesen sich dabei als geeignetes taxonomisches Merkmal im Spezies- und Subspezies-Bereich (BLAIR, 1962; SCHIOTZ, 1967). Lautäußerungen als ethologische Gruppenmerkmale eignen sich deshalb besonders für die Feintaxonomie, weil sie häufig im Fortpflanzungsverhalten die Rolle von Signalen spielen und deshalb leicht zu Isolationsmechanismen werden. Über die Funktionen der Lautäußerungen im innerartlichen Bereich ist vergleichsweise noch wenig bekannt (BOGERT, 1960; SCHNEIDER, 1966 a). Bei vielen Arten dürfte den Lautäußerungen die Aufgabe zufallen, artgleiche Individuen am gleichen Laichplatz zu versammeln und innerhalb des Laichplatzes die ♀♀ zu den ♂♂ zu locken.

Bei den meisten Bufoniden sind die ♂♂ mit lauten Stimmen begabt. Nur einzelne Arten

haben eine höchstwahrscheinlich sekundär rudimentierte Stimme. Die Untersuchung der Verhaltensweisen gerade dieser Arten dürfte ein Licht auf die Funktion der Stimme bei lautstarken Arten werfen. Zu den Arten mit rudimentärer Stimme zählt *Bufo bufo*.

Die Bufoniden haben zwei verschiedene Rufe: 1. den Abwehrlaut nicht paarungsbereiter Individuen gegen den Amplexus (Umklammerung) und 2. den Lockruf.

Die beim ♂ mit dem Abwehrlaut gekoppelte Abwehrreaktion besteht aus hustenartigen Flankenbewegungen, wie sie in ähnlicher Form auch bei Tieren anderer Gattungen und Familien auftreten. Bei beiden Geschlechtern läßt sich das Abwehrverhalten durch den Amplexus axillaris oder dessen Imitation von Hand oder mit einer umgebundenen Schnur auslösen. Bei Schwellenerniedrigung genügen auch unspezifischere taktile Reize. Nur bei paarungsbereiten ♀♀ im Frühjahr ist diese Reaktion blockiert, tritt aber sofort nach dem Laichen wieder auf. Beim ♂ sind die Flankenbewegungen mit einem Abwehrlaut — der Unk-Reaktion nach EIBL-EIBESFELDT (1950) — verbunden;

daß ♀ unkt stumm. Bei *Bufo calamita* hat auch das ♀ den Abwehrlaut; er ist aber schwerer auslösbar als beim ♂. Deshalb unkt auch das *Bufo calamita*-Weibchen meistens stumm. Beim *Bufo bufo*-Männchen ist der Laut im Sommer schwerer auslösbar als im Herbst und im Frühjahr. Alle Subadulten unken noch stumm. Bei jungadulten ♂♂ ist der Abwehrlaut im Spätsommer des 3. oder 4. Lebensjahres mit eintretender Geschlechtsreife — erkennbar auch an der erstmaligen Pigmentierung der Daumenschwielen — das erste Mal auslösbar. Der Abwehrruf des ♂ ist zweifellos homolog mit dem stummen Abwehrverhalten der ♀♀. Der Abwehrlaut ist in Abb. 7 und 8 bei SCHNEIDER (1966 b) im Oszillogramm resp. Spektrogramm dargestellt. Zwar variiert er innerhalb der Art ziemlich stark, je nach der Herkunft der ♂♂ (SCHNEIDER, brieflich), ist aber ziemlich unspezifisch; er tönt für das menschliche Ohr bei verschiedenen Arten ähnlich, entsprechend seiner Funktion sowohl Paarungen innerhalb der Art als auch solche mit artfremden Individuen zu verhindern. Löst man bei Arten mit Kehlsack den Abwehrlaut durch den Achselgriff aus, stülpen die ♂♂ die Schallblase gelegentlich etwas nach außen, wodurch sich das Lautbild verändert (FLINDT und HEMMER, 1968). Dieser Abwehrlaut ist bei *Bufo bufo* auf der Laichwanderung und am Laichplatz selbst oft zu hören. Er hat nachweislich keine Lockfunktion. Wir legten im Beobachtungsgelände bei Thalwil, Zürich, (HEUSSER, 1968, 1969) Säcke mit abwehrquakenden ♂♂ auf den Marschrouten der zum Laichplatz wandernden Kröten aus. Nie war eine Ansammlung von Kröten an solchen Säcken zu beobachten. Werden bei einem Richtungswahlversuch am Tag (HEUSSER, 1958 a) oder bei Arenenversuchen während der Wanderzeit in der Nacht (HEUSSER, 1964) quakende ♂♂ in der Nähe aufbewahrt, so wird die Richtung, aus der die Abwehrlaute kommen, nicht bevorzugt. Auf ihrer Laichwanderung ziehen die Kröten an fremden Laichplätzen, aus denen der Abwehrlaut ertönt, vorbei; in einen frem-

den Laichplatz verfrachtete Kröten verlassen diesen z. T. und wandern zum eigenen zurück.

Die zweite Lautäußerung ist der sogenannte Lockruf. Er wird etwas längergezogen als der Abwehrlaut und nur spontan geäußert. Dafür, daß dieser Ruf mit dem Lockruf anderer Bufo-niden homolog, aber sekundär rudimentiert ist, sprechen folgende Gründe:

1. Das *Bufo bufo*-Männchen hat keine Schallblase. (In Abb. 1 und 2 sind ein ♂ von *Bufo bufo* und ein solches von *B. calamita* bei der Äußerung des Lockrufs verglichen). Der Ruf ist deshalb bei *Bufo bufo* leise, kaum lauter als der Abwehrruf. Nachts ist er für das menschliche Ohr bei Windstille und Sichtverbindung knapp 150 m weit hörbar. *Bufo calamita* hört man unter gleichen Umständen ca. 1 km weit.

2. Die ♂♂ — wenigstens von *Bufo b. bufo* nördlich der Alpen — rufen äußerst selten — im Vergleich mit anderen Arten so gut wie nie. Während einer 5-Jahr-Studie (1962–66, HEUSSER, 1968, 1969), der auch die übrigen noch unpublizierten Angaben dieser Arbeit entnommen sind, hörten wir den Lockruf während der Anwanderung, Vorlaichzeit und Laichzeit nicht jedes Jahr einmal, obschon wir pro Saison täglich während mindestens 2 Tages- und 4 Nachtstunden Gelegenheit hatten, ihn zu hören. 1963 hörten wir den Lockruf einige Male an einem Laichplatz (Gattikerweiher bei Thalwil, Zürich), an dem schätzungsweise fünftausend ♂♂ versammelt waren. Das bedeutet, daß nur wenige Promille der am Laichplatz anwesenden Männchen in einem Jahr vom Lockruf Gebrauch machen, falls überhaupt gelockt wird. Aus diesem Grund konnte der Ruf offenbar bis jetzt noch nie auf Tonband registriert werden (der Ruf in SCHNEIDER, 1966 b ist wie erwähnt ein Abwehrlaut und deshalb nicht mit den Lockrufen von *Bufo calamita* und *B. viridis* zu homologisieren). Manche Beobachter halten den häufigen Abwehrlaut für den Lockruf; die beiden Rufe sind nicht zu verwechseln, wenn man den Lockruf einmal gehört hat.

Abb. 1 *Bufo bufo* ♂ beim Äußern eines Lockrufs (maximale Ausdehnung der Kehlgegend) $\times 1$. Foto: 28. 4. 1957, Biotop bei Landquart, Rheintal. Male *Bufo bufo* calling (maximal width of throat) $\times 1$. Photo: 28. 4. 1957, Habitat near Landquart, Rhine-valley.



In der Nachlaichzeit, wenn nur noch wenige ♂♂ am Laichplatz zurückbleiben, ist der Lockruf häufiger zu hören, wenn es auch nie zu mit anderen Arten vergleichbaren Chören kommt. In der Nachlaichzeit sowie in sehr kleinen Populationen könnte der Lockruf einzelne zu spät ankommende ♀♀ verpaaren helfen (keine Befunde). HOTZ (mündlich) beobachtete, daß bereits in *Bufo bufo*-Populationen auf der Alpensüdseite häufiger und ausdauernder gelockt wird — eine Tendenz, die sich beim noch weiter südlich lebenden *Bufo b. spinosus* offenbar noch verstärkt.

3. Ethologisch gesehen ist der Lockruf des Männchens von *Bufo bufo* zweifellos homolog mit dem lautstarken Ruf anderer Bufoniden. Die am Laichplatz ankommenden *Bufo bufo*-♂♂ stellen sich in Rufstellung auf wie die ♂♂ lautstarker Arten, indem sie auf den Armen hoch aufgerichtet im seichten Wasser sitzen. Das *Bufo bufo*-♂ ruft dabei aber nicht. Bei rufenden Arten ist die Lockwirkung auf das ♀ oft direkt beobachtbar. Das Männchen von *Hyla arborea* sitzt während des Rufes lange auf dem gleichen Fleck, oft verborgen in der Ufervegetation und „wartet“, bis es von



Abb. 2 *Bufo calamita* ♂ beim Äußern eines Lockrufs. $\times 1$. Foto: 5. 5. 1961, Spreitenbach bei Zürich.

Male *Bufo calamita* calling. $\times 1$. Photo: 5. 5. 1961, Spreitenbach near Zürich.

Fotos: Dr. H. Heusser

einem angelockten ♀ aufgesucht wird. Ist ein ♀ bis auf Berührungsdistanz herangekommen, unterbricht das ♂ das Rufen und umklammert das ♀. Direkt beobachtet haben diesen Vorgang auch BLAIR (1958 a) bei *Hyla cinerea*, LITTLEJOHN, FOUQUETTE und JOHNSON (1960) bei *Hyla versicolor* und BRAGG (1942) bei *Pseudacris streckeri*, (1959) bei *Pseudacris nigrita triseriata* sowie (1961) bei *Bufo terrestris charlesmithi*. Experimentelle Anlockung von ♀♀ durch Tonbandwiedergaben arteigener ♂♂-Rufe wurde für verschiedene Arten nachgewiesen, z. B. für *Pseudacris* (MARTOF, 1961; MARTOF und THOMPSON, 1958; LITTLEJOHN, 1960, 1961; LITTLEJOHN und MICHAUD, 1959; MICHAUD, 1962) und *Bufo terrestris* (BOGERT, 1960). Dabei können die ♀♀ die Rufe arteigener ♂♂ z. T. von denen artfremder ♂♂ unterscheiden, so daß dem Lockruf im Unterschied zum unspezifischen Abwehrlaut die Funktion eines Isolationsmechanismus zukommt (BLAIR, 1956, 1958, b, c, d, 1963, 1964; BLAIR und LITTLEJOHN, 1960; LITTLEJOHN, 1959, 1960, 1961; LITTLEJOHN und MAIN, 1959; JOHNSON, 1959, 1963; MARTOF, 1961; BOGERT, 1962; MICHAUD, 1964). Die rufenden ♂♂ isolieren sich von anderen ♂♂, was man auch bei den europäischen *Bufo calamita*, *Hyla arborea* und *Bombina variegata* beobachten kann (BIRKENMEIER, 1952; HEUSSER, 1961; SCHNEIDER, 1967). Auch das *Bufo bufo*-♂ sondert sich ab, wenn es einmal ruft (HEUSSER, 1958 a).

4. Lautstarke Arten bilden Chöre. Ein Chor kommt dadurch zustande, daß mehrere ♂♂ gleichzeitig in Rufstimmung sind und sich gegenseitig noch zum Rufen animieren. Diesen Eindruck habe ich beim Vorspielen von Tonbandaufnahmen arteigener Rufe bei *Hyla arborea* und *Bufo calamita* gewonnen (Vgl. BRAGG, 1950; BELLIS, 1957; NEILL, 1958; HEUSSER, 1961; JONES und BRATTSTROM, 1962; SCHMIDT, 1964; FOSTER, 1967; PAILLETTE, 1967 und SCHNEIDER, 1967). Bei *Bufo bufo* kommen offenbar deshalb keine

Chöre zustande, weil zu selten gleichzeitig mehrere ♂♂ in Rufstimmung sind. Daß das *Bufo bufo*-♂ ethologisch auch die typische Chorstruktur anderer Bufoniden hat, zeigte eine Beobachtung an einem Laichplatz im Churer Rheintal, als in der Nachlaichzeit am 28. 4. 57 einmal 2 ♂♂ gleichzeitig in Rufstimmung waren: Wenn nach einer Rufpause das eine ♂ zu rufen begann, setzte das andere auch sofort ein, so daß entweder keines oder beide abwechselnd quakten, wie es für die Chorbildung kennzeichnend ist und z. B. bei *Hyla arborea*, *Bufo calamita* und *Bombina variegata* genau so verläuft, wenn nur 2 ♂♂ zugegen sind; das eine ♂ läßt sich dann durch den Lautsprecher ersetzen. Ethologisch stimmt also das Rufen von *Bufo bufo* mit dem anderer Arten überein, wenn man sich eine sehr hohe Schwelle und die anatomisch bedingte Lautschwäche dazudenkt. Das spricht für Homologie und sekundäre Rudimentierung. Daß der Lockruf von *Bufo bufo* sekundär funktionslos geworden ist, zeigen folgende Beobachtungen:

a) Rufende ♂♂ sitzen in der Regel weierwärts auf isolierten Posten. Schon in 150 bis 200 m Entfernung vom Laichplatz ist oft mehr als die Hälfte der anwandernden ♀♀ verpaart. Die wenigen ledig am Laichplatz ankommenden ♀♀ werden von den am Weiherrand stumm, aber in Rufstellung stehenden und auf jeden Bewegungsreiz reagierenden ♂♂ mit so hoher Wahrscheinlichkeit verpaart, daß sich ein isoliert rufendes ♂ selektiv jeder Paarungschance beraubt. 1955–66 sah ich unter mehreren tausend kontrollierten ♀♀ nur 2, die nachts ledig in den Laichplatz eindringen und ein einziges lediges, laichvolles ♀ bei Tag. Obwohl alle in einem Jahr laichenden ♀♀ gleichzeitig am Laichplatz versammelt sind, ist die Verpaarung jedes ♀ gesichert, weil die ♂♂ aus z. T. noch unbekannten Gründen in der Überzahl sind: der Anteil der ♀♀ liegt bei 12 %.

Die beiden Mechanismen des Geschlechtererkennens, nämlich positiv vom ♀ aus, indem es ein rufendes ♂ aufsucht und negativ vom ♂ aus, indem es wahllos bewegte Objekte

anschwimmt und dadurch ein ♀ nach Versuch und Irrtum findet, schließen sich gleichzeitig aus. MARTOF und THOMPSON (1958) haben bei *Pseudacris nigrita* gezeigt, daß die ♂♂ bei dichter Platzbesetzung nach Versuch und Irrtum anspringen, bei dünner Besiedlung dagegen stillsitzen und rufend ♀♀ anlocken. Bei *Bufo bufo* dominiert das zu dichter Besetzung passende Versuch-Irrtum-Verhalten in größeren Populationen während der Laichzeit völlig. Daß der andere Mechanismus ethologisch vorhanden ist, zeigen die wenigen Rufer; er kommt aber praktisch nicht zum Zuge, weil bei der starken Überzahl der ♂♂ alle ♀♀ durch Versuch und Irrtum verpaart werden.

b) Die zweite hypothetische Funktion des Lockrufs ist die bei anderen Bufoniden nachgewiesene Laichplatzweisung für anwandernde Kröten (BOGERT, 1947, 1960, 1962; FERGUSON und LANDRETH, 1966; OLDHAM, 1966). Daß *Bufo bufo* den Laichplatz ohne akustische Weisung findet, ist sicher, denn die meisten erreichen den Laichplatz, ohne daß überhaupt ein Lockruf ertönt. Es bleibt die Frage, ob der Ruf, falls er noch eine experimentell nachweisbare Wirkung haben sollte, auch unter natürlichen Bedingungen eine Rolle spielen kann. — Dagegen spricht wiederum die Seltenheit des Lockrufs. Die ganze Wanderung und Laichzeit kann im erwähnten Beobachtungsgelände, das 4 Populationen umfaßt, völlig lautlos verlaufen, obschon gleichzeitig weit über zehntausend ♂♂ mobilisiert sind. Auch wenn einmal ein ♂ ruft, müßte doch die größte Strecke der Wanderung ohne akustische Weisung zurückgelegt werden, denn die häufigsten Wanderdistanzen liegen im Frühjahr bei 300 – 600 m, wohin der Ruf nicht reicht. Distanzmäßig die Hälfte bis $\frac{2}{3}$ der Wanderung fallen aber schon in den Herbst, denn die Sommerquartiere der Kröten, aus denen sie im August in Richtung zum Laichplatz aufbrechen, liegen am häufigsten in 500 – 1500 m Entfernung vom Laichplatz. Während der Herbstwanderung ertönt der Lockruf nie, auch sind keine Kröten am Laichplatz.

Falls im Frühjahr von den wenigen am Laichplatz lockenden ♂♂ eine Anziehung auf die noch anwandernden Individuen feststellbar wäre, müßten viele Kröten an demjenigen der beiden Weiher des Beobachtungsgebietes bleiben, der den Sommerquartieren näherliegt (Waldweiher bei Thalwil, Zürich). Das ist nicht der Fall. Obschon die meisten Kröten dem Waldweiher zunächst näher sind, ziehen mehr Kröten zum entfernteren Gattikerweiher. Markierungen zeigten auch, daß ein Teil der Gattikerweiher-Kröten auf der Laichwanderung in unmittelbarer Nähe des Waldweiher-Laichplatzes vorbeiziehen, um zu ihrem eigenen, 800 m entfernten Laichplatz zu gelangen. Die Bindung an einen bestimmten Laichplatz dominiert über alle anziehenden Reize, die von einem andern, ebenfalls von Erdkröten besiedelten Laichbiotop ausgehen könnten. Verfrachtet man in der einen Laichzeit Kröten der beiden Weiher wechselweise in den andern Weiher, so sind die Individuen in der folgenden Laichzeit wieder sehr sauber auf ihre eigenen Laichplätze sortiert (Markierungsversuche, HEUSSER, 1969). Auch die Tatsache, daß bei den Verfrachtungsversuchen 1955/56 (HEUSSER, 1958 a, b) in den Waldweiher versetzte Gattikerweiher-Kröten z. T. noch in der gleichen Laichzeit in den Gattikerweiher zurückkehrten, wobei sie sich von den Kröten der Waldweiher-Population trennen mußten, beweist, daß die Laichgemeinschaft nicht auf akustischem Wege versammelt und zusammengehalten wird.

Vergleich mit anderen Arten: Daß das *Bufo bufo*-♂ den Lockruf besitzt, aber damit keine Funktion erfüllt, ist ein Angelpunkt in der Verhaltensorganisation dieser Art.

Das Verhalten der Erdkröte im Fortpflanzungskreis weicht in einigen charakteristischen Zügen ab vom generalisierten Verhaltensmuster anderer Bufoniden. Als generalisiertes Bufoniden-Verhalten kann gelten: Die ♂♂ bilden laute Chöre. (Sie haben innere oder äußere Schallblasen. Nach den Untersuchungen von LIU (1935) besitzen von 136 geprüften Bufoniden 128 Arten kehlständige Schall-

blasen; zitiert nach SCHNEIDER, 1966 a). Beim Rufen halten die ♂♂ Abstand voneinander; die ♀♀ werden angelockt; der Abwehrlaut ertönt relativ selten. Das Paarungsverhalten ist nicht exklusiv: die Kröten nehmen während der Fortpflanzungssaison Nahrung auf. Die Laichzeit beginnt auf der nördlichen Hemisphäre nicht sehr früh im Jahr, kann sich aber über mehrere Monate hinziehen (bei *Bufo calamita* z. B. April — Juli), oder ist bei Arten in Tropengebieten mit markanter Regensaison an diese adaptiert (INGER und GREENBERG, 1956). In äquatornahen Zonen mit ganzjährigen hohen Niederschlagsmengen ist die Fortpflanzungsbereitschaft in bezug auf den Jahreslauf azyklisch; die ♀♀ laichen über das ganze Jahr verstreut (z. B. *Bufo melanostictus*: CHURCH, 1960, 1961), was nach INGER und GREENBERG (1963) ein phylogenetisch ursprüngliches Verhalten sein dürfte. — Die ♂♂ erscheinen zuerst am Laichplatz und halten sich dort länger auf als die ♀♀, die nur für wenige Stunden oder Tage zum Laichen erscheinen. Die Ovulationsbereitschaft der ♀♀ einer Population streut zeitlich stark, so daß die Nachkommen der frühlaichenden ♀♀ bereits in der Metamorphose stehen, wenn die letzten ♀♀ noch laichen (*Bufo calamita*). Häufig werden temporäre Tümpel, z. B. Regenwasseransammlungen, als Laichplatz benützt. Die Paarungsaktivität ist stark regenabhängig, die Laichzeit deshalb häufig unterbrochen. Außerhalb der Paarungsaktivität halten sich die Kröten am Land auf, entfernen sich aber höchstens wenige hundert Meter vom Gewässer. Die Bindung an eine bestimmte Laichstelle ist nicht sehr stark; die Kröten lassen sich durch lockende Individuen zu einem anderen Tümpel ablenken. Züge dieser Verhaltensorganisation zeigen z. B. *Bufo arenarum* (GALLARDO, 1958), *Bufo calamita* (BOULENGER, 1912; HEUSSER, 1961; FLINDT und HEMMER, 1967), *Bufo californicus* (CUNNINGHAM, 1961), *Bufo cognatus* (BRAGG, 1937, 1940 a), *Bufo hemiophrys* (BRECKENRIDGE und TESTER, 1961;

TESTER und BRECKENRIDGE, 1964), *Bufo houstonensis* (KENNEDY, 1962), *Bufo terrestris* (BOGERT, 1947), *Bufo terrestris americanus* (GOIN und GOIN, 1960), *Bufo valli-ceps* (BLAIR, 1960) und *Bufo woodhousii* (BRAGG, 1940 b). *Bufo bufo* weicht in diesen Punkten vom generalisierten Verhalten ab: Die ♂♂ haben keine Schallblase und eine leise, selten ertönende Stimme; sie bilden keine Chöre, sondern schwimmen ständig bewegte Objekte an; der Abwehrlaut ertönt dabei häufig; die Überzahl der ♂♂ ist beträchtlich, das Paarungsverhalten exklusiv: die Kröten nehmen während der Laichzeit keine Nahrung auf. Wanderung und Laichzeit finden sehr früh im Jahr statt, sind durch eine Sollzeit kalendergebunden, relativ temperatur- und regenunabhängig und sehr kurz: *Bufo bufo* ist wie *Rana temporaria* (SAVAGE, 1961) ein „explosive breeder“, d. h. die meisten Gelege werden innerhalb einer Woche abgelegt. Die Laichzeit insgesamt dauert 2 — 3 Wochen. Die Ovulationsbereitschaft der ♀♀ einer Population ist auf 3 Wochen, von der Wanderung an gerechnet, beschränkt (HEUSSER, 1963). Die Bindung an einen bestimmten Laichplatz ist, wie erwähnt, sehr stark; die Kröten kommen jährlich sogar zu zerstörten Laichplätzen zurück (HEUSSER, 1960). Während der Laichzeit sind alle Tiere gleichzeitig am Laichplatz versammelt. Vom früheren Anwandern der ♂♂ ist nur noch eine Spur zu sehen: In der ersten Hälfte der Wanderzeiten 1963—66 waren auf den Straßen in 150 — 800 m Laichplatzentfernung unter 1846 gesammelten anwandernden Kröten 149 ♀♀ (= 8,1 %), in der zweiten Hälfte der Wanderzeiten unter 1841 Tieren 315 ♀♀ (= 17,1 %). Wenn alle ♂♂ am Laichplatz eingetroffen sind, sind aber auch schon alle ♀♀ da. *Bufo bufo* benutzt stabile Gewässer; es werden höchstens sehr nahe gelegene Ersatzgewässer angenommen, wenn der traditionelle Laichplatz zerstört ist. Sonst bevorzugen die Kröten sogar innerhalb eines Weihers einen der Plätze, wenn zwei vorhanden sind. Die Entfernung vom Laichplatz außer-

halb der Laichzeit ist die größte bisher bei Anuren beobachtete. Der bevorzugte Gürtel liegt in 500 — 1500 m Entfernung vom Laichplatz; die beobachteten Extreme sind 50 m und 3000 m. Die Umgebung des Laichplatzes wird im Sommer gemieden. *Bufo bufo* hält sich also bevorzugt außerhalb eines Radius von 500 m auf, der normalerweise von anderen Bufoniden kaum erreicht wird, ohne den Kontakt mit einem bestimmten Gewässer zu verlieren.

Aus vorstehendem Vergleich wird ersichtlich, daß einige Verhaltenselemente sich gegenseitig auf das Ziel der Fortpflanzung hin vertreten können. Bestimmte zusammengehörende Elemente erhalten bei der einen Art einen besonderen Ausprägungsgrad und bilden eine vorherrschende Merkmalskombination, während sie bei einer anderen Art unentwickelt oder sekundär rückgebildet sind. Die einzelnen Elemente verschiedener Verhaltenssyndrome schließen sich gleichzeitig aus oder heben sich in der Wirkung auf (z. B. große Laichplatzentfernung und akustische Anlockung, Lockrufen und Geschlechterkennen nach Versuch und Irrtum). Evolutionistisch gesehen verhält sich der Lockruf von *Bufo bufo* wie ein rudimentiertes Organ, dem die Funktion durch ein anderes abgenommen worden ist. Die Funktion der Stimme ist namentlich durch ein straffes Raum-Zeit-System (HEDIGER, 1946), das die Geschlechter zusammenführt, ersetzt worden. Ohne etwas über das Vorher-Nachher und die Kausalität der Spezialisierung vorwegzunehmen, läßt sich ein Zusammenhang der Bedingungen beschreiben, der besagt, daß für ein unentwickeltes oder rudimentiertes Verhaltens-element, das für die Fortpflanzung wesentlich ist, ein anderes Element eintritt. Die erwähnten, für die Erdkröte typischen Organisationsmerkmale wie Ortstreue, Zeitgebundenheit, kurze Laichzeit, großer ♂♂-Überschuß und intensives Versuchs-Irrtum-Verhalten der ♂♂ scheinen sich jedenfalls eng mit dem Verlust der Stimme entwickelt zu haben, da sie diese funktionell ersetzen. Die zentrale Bedeutung des Lockrufs im generalisierten Verhaltens-

muster der Bufoniden wird durch die Tatsache unterstrichen, daß das ganze Verhaltensmuster im Fortpflanzungskreis (außer den Instinktbewegungen im engeren Sinne) eine Änderung erfährt, wenn die Stimme ausfällt.

Dafür, daß die Verhaltensorganisation der Erdkröte eine sekundäre Spezialisierung aus generalisierten Mustern heraus ist, spricht die Tatsache, daß das generalisierte Verhalten unter bestimmten Bedingungen zum Vorschein kommt: in der Nachlaichzeit bleiben regelmäßig einige ♂♂ bis zum Mai am Laichplatz zurück, was für die Art typisch zu sein scheint, denn es ließ sich sowohl an den Laichplätzen in Thalwil, als auch im Churer Rheintal und an Kröten im Gartenweiher in Forch—Zürich beobachten. Die ♂♂ sind zwar noch in potentieller Paarungsbereitschaft, zeigen aber nicht mehr das ständige Anschwimmen bewegter Objekte, sondern leben mehr isoliert, flüchten deutlich besser als in der Laichzeit, können Nahrung aufnehmen und sind vorwiegend nachtaktiv, was alles dafür spricht, daß die Schwellen für Paarungsverhalten erhöht wurden. In der Nachlaichzeit ist der Lockruf am gleichen Laichplatz in der Regel absolut häufiger zu hören als während der Laichzeit, obschon nur noch vereinzelte ♂♂ anwesend sind. Auf Grund von Schätzungen des zurückgebliebenen ♂♂-Bestandes an übersichtlichen Laichplätzen gelangt man zum Eindruck, daß jetzt fast jedes ♂ gelegentlich lockt. Sie verhalten sich damit ähnlich wie Bufoniden mit generalisiertem Verhalten. Das läßt vermuten, daß das die anderen Funktionskreise unterdrückende „explosive breeder“-Muster von *Bufo bufo* eine sekundär erworbene Spezialisierung auf der Basis eines generalisierten Musters darstellt, das, sobald der „Druck“ nachläßt, bei einzelnen Individuen freigelegt wird, während bei den meisten das Verhalten in das für die Erdkröte ebenfalls spezifisch ausgeprägte Aufsuchen weit entfernter Sommerquartiere umschlägt. — Es wäre interessant zu erfahren, ob die südeuropäischen *Bufo bufo*-Populationen mit ihrer häufiger gebrauchten

Stimme auch im übrigen Verhalten mehr den generalisierten Bufoniden ähneln.

Unter den amerikanischen Bufoniden hat *Bufo alvarius* bei gut entwickeltem primärem Schallapparat (McALISTER, 1961), aber rudimentärer Schallblase (INGER, 1958) eine schwache, selten und nicht in langen Sequenzen ertönende Stimme (BLAIR, 1956). Auch *Bufo boreas* (McALISTER, 1961) und der zur *Bufo boreas*-Gruppe gehörende *Bufo exsul* (SCHUIERER, 1962) haben keinen Lockruf, einen rudimentären sekundären Schallapparat, aber intakte primäre Schallstrukturen. Da die Funktion der Rufe u. a. im Anlocken artgleicher Individuen zum Laichplatz besteht, sieht BLAIR (1956) einen Zusammenhang zwischen der Lautstärke einer Art und ihrer Entfernung vom Laichplatz: die lautesten Stimmen sind bei sich weit ausbreitenden Arten zu erwarten, die schwächsten bei solchen, die auf die nächste Umgebung der Laichgewässer beschränkt bleiben. *Bufo alvarius* und *Bufo exsul* sind stark aquatile Formen, die sich kaum vom Laichplatz entfernen. Wir können hinzufügen, daß auch Arten, die sich außerhalb der Laichzeit soweit vom Laichplatz entfernen, daß auch ein lauter Ruf nicht hinreichen würde (1–2 km) und dennoch eine Bindung an den gleichen Laichplatz aufrecht erhalten, eine rudimentäre Stimme haben können (*Bufo bufo* und *Rana temporaria*). Für *Bufo alvarius* ist zudem die Stimme wegen seiner konkurrenzlosen Körpergröße als Isolationsmechanismus unwichtig (BLAIR, 1958 d). BLAIR und PETTUS (1954) sowie MARTOF und THOMPSON (1958) bringen den rudimentären Ruf ebenfalls in Zusammenhang mit dem bei diesen Arten dominierenden Versuch-Irrtum-Verhalten am dicht besetzten Laichplatz.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Bufoniden haben zwei Rufe: den unspezifischen Abwehrlaut, der den Amplexus verhindert und den Lockruf.

2. Das *Bufo bufo*-♂ hat keine Schallblase; der Lockruf ist leise und selten. Ethologische Indizien sprechen dafür, daß der Lockruf sekundär rückgebildet ist.

3. Die Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* weist verschiedene Spezialisierungen gegenüber dem generalisierten Bufoniden-Verhalten auf: kurze, kalendergebundene Laichzeit, starke Laichplatzgebundenheit, weitere Entfernung vom Laichplatz außerhalb der Laichzeit, Geschlechter-Erkennen nach Versuch und Irrtum, die umgekehrt den rudimentären Lockruf jeder Funktion berauben.

4. Es gibt verschiedene Verhaltenssyndrome, die sich gleichzeitig ausschließen und deren Elemente einander im Hinblick auf die Fortpflanzung vertreten können. Bei *Bufo bufo* hat vor allem ein straffes Raum-Zeit-System die Funktion der Stimme (Zusammenführen der Individuen und Geschlechter) übernommen.

SUMMARY

1. Bufonidae have two different calls: the release call which inhibits amplexus and the mating call which has attractive function.

2. The male of *Bufo bufo* has no vocal sac; the mating call is weak and only very rarely heard. Ethological evidences makes it probable that the mating call is rudimentary.

3. The behaviour of *Bufo bufo* shows some specializations if compared with the generalized Bufonidae behaviour: short breeding season which is fixed in time, strong binding to the breeding place, large distance from the breeding place in summer, sex recognition by means of trial and error. These elements in addition deprive the rudimentary call of any function.

4. Anura show different complexes of behaviour which exclude one another at the same time. Their elements can vicarize one another in respect of reproduction. In *Bufo bufo* namely a strong space-time-system has replaced the function of the mating call: to congregate individuals and sexes.

SCHRIFTEN

- Bellis, E. D. (1957): The effect of temperature on salientian breeding calls. — *Copeia* 1957: 85–89.
- Birkenmeier, E. (1952): Über die Lautäußerungen der Gattung *Bombina*. — Mitt. Naturkde. Vorgesch. Magdeburg 3: 81–88.
- Blair, W. F. (1956): Call difference as an isolation mechanism in southwestern toads (Genus *Bufo*). — *Tex. J. Sci.* 8: 87–106.
- ders. (1958a): Response of a green treefrog (*Hyla cinerea*) to the call of the male. — *Copeia* 1958: 333–334.
- ders. (1958b): Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. — *Quart. Florida Acad. Sci.* 21: 32–48.
- ders. (1958c): Mating call and stage of speciation of two allopatric populations of spadefoots (*Scaphiopus*). — *Tex. J. Sci.* 10: 484–488.
- ders. (1958d): Mating call in the speciation of anuran amphibians. — *Amer. Nat.* 92: 27–51.
- ders. (1960): A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. — *Ecology* 41: 165–174.
- ders. (1962): Non morphological data in anuran classification. — *Syst. Zool.* 11: 72–84.
- ders. (1963): Isolating mechanisms and interspecific interactions in anurans. — *Proc. 16. Internat. Congr. Zool.* 3: 315–319.
- ders. (1964): Evolution at populational and interspecific levels — isolating mechanisms and interspecific interactions in anuran amphibians. — *Quart. Rev. Biol.* 39: 333–344.
- Blair, W. F. und M. J. Littlejohn (1960): Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs (*Pseudacris*). — *Evolution* 14: 82–87.
- Blair, W. F. und D. Pettus (1954): The mating call and its significance in the Colorado River toad (*Bufo alvarius* Girard). — *Tex. J. Sci.* 6: 72–77.
- Bogert, C. M. (1947): A field study of homing in the Carolina toad. — *Amer. Mus. Nov.* 1355: 1–24.
- ders. (1960): The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In: *Animal sounds and communication*. — *Amer. Inst. Biol. Sci.* 7: 137–320.
- ders. (1962): Isolation mechanisms in toads of the *Bufo debilis* group in Arizona and western Mexico. — *Amer. Mus. Nov.* 2100: 1–37.
- Boulenger, G. A. (1912): Some remarks on the habits of British frogs and toads, with reference to Mr. CUMMING's recent communication on distant orientation in Amphibia. — *Proc. Zool. Soc. London*, 1912: 19–22.
- Bragg, A. N. (1937): Observations on *Bufo cognatus* with special reference to breeding habits and eggs. — *Amer. Midl. Nat.* 18: 273–284.
- ders. (1940a): Observations on the ecology and natural history of Anura, I. habits, habitat and breeding of *Bufo cognatus* Say. — *Amer. Nat.* 74: 322–349.
- ders. (1940b): Observations on the ecology and natural history of Anura, II. habits, habitat and breeding of *Bufo woodhousii woodhousii* (Girard) in Oklahoma. — *Amer. Midl. Nat.* 24: 306–335.
- ders. (1942): Observations on the ecology and natural history of Anura, X. the breeding habits of *Pseudacris streckeri* Wright and Wright in Oklahoma including a description of the eggs and tadpoles. — *Wasmann Coll.* 5: 47–62.
- ders. (1950): Frequency of sex calls in some Salientia. *Researches on the Amphibia of Oklahoma*. — *Univ. Okla. Press.* 1950: 117–125.
- ders. (1959): Response of a female *Pseudacris nigrita triseriata* to the call of a male. — *Copeia* 1959: 341.
- ders. (1961): The behavior and comparative development rates in nature of tadpoles of a spadefoot, a toad and a frog. — *Herpetologica* 17: 80–84.
- Breckenridge, W. J. und J. R. Tester (1961): Growth, local movements and hibernation of the Manitoba toad, *Bufo hemiophrys*. — *Ecology* 42: 637–646.
- Church, G. (1960): Annual and lunar periodicity in the sexual cycle of the Javanese toad, *Bufo melanostictus* Schneider. — *Zoologica* 44: 181–188.
- ders. (1961): Seasonal and lunar variation in the numbers of mating toads in Bandung (Java). — *Herpetologica* 17: 122–126.
- Cunningham, J. D. (1961): Observations on the natural history of the California toad, *Bufo californicus* Camp. — *Herpetologica* 17: 255–260.

- Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) — Behaviour 2: 217—236.
- Ferguson, D. E. und H. F. Landreth (1966): Celestial orientation of Fowler's toad, *Bufo fowleri*. — Behaviour 26: 105—123.
- Flindt, R. und H. Hemmer (1967): Die Parameter für das Einsetzen der Paarungsrufe bei *Bufo calamita* Laur. und *Bufo viridis* Laur. — Salamandra 3: 98—100.
- ders. (1968): Analyse des akustischen Geschlechtererkennungsmechanismus (Befreiungsrufe) bei Kröten (Genus *Bufo*). — Experientia 24: 285.
- Foster, W. A. (1967): Chorus structure and vocal response in the pacific tree frog, *Hyla regilla*. — Herpetologica 23: 100—104.
- Gallardo, J. M. (1958): Observaciones sobre el comportamiento de algunos anfibios argentinos. I. Referidas especialmente a la defensa, retorno y alimentación en *Bufo arenarum* y *Leptodactylus ocellatus* L. — Ciencia e Invest. 14: 291—302.
- Goin, O. B. und C. J. Goin (1960): Return of the toad, *Bufo terrestris americanus*, to the breeding site. — Herpetologica 16: 276.
- Hediger, H. (1946): Bemerkungen zum Raum-Zeit-System der Tiere. Ein kleiner Beitrag zur Vergleichenden Psychologie. — Schweiz. Z. Psychol. 5: 241—269.
- Heusser, H. (1958a): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz I. — Behaviour 12: 208—232.
- ders. (1958b): Markierungen an Amphibien. — Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 103: 304—320.
- ders. (1960): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz II. — Behaviour 16: 93—109.
- ders. (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Rev. Suisse Zool. 68: 1—39.
- ders. (1963): Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* L. — Rev. Suisse Zool. 70: 741—758.
- ders. (1964): Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Mitt. naturforsch. Ges. Schaffhausen, 28: 101—112.
- ders. (1968): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Wanderungen und Sommerquartiere. — Rev. Suisse Zool. 75: 927—982.
- ders. (1969): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); das Orientierungsproblem. — Rev. Suisse Zool.
- Inger, R. F. (1958): The vocal sac of the Colorado River toad (*Bufo alvarius* Girard). — Tex. J. Sci. 10: 319—324.
- Inger, R. F. und B. Greenberg (1956): Morphology and seasonal development of sex characters in two sympatric African toads. — J. Morph. 99: 549—574.
- ders. (1963): The annual reproductive pattern of the frog *Rana erythraea* in Sarawak. — Physiol. Zool. 36: 21—33.
- Jones, J. und B. H. Brattstrom (1962): The call of the spring peeper, *Hyla crucifer*, in response to a recording of its own voice. — Herpetologica 17: 246—250.
- Johnson, C. (1959): Genetic incompatibility in the call-races of *Hyla versicolor* Le Conte in Texas. — Copeia 1959: 327—335.
- ders. (1963): Additional evidence of sterility between call-types in the *Hyla versicolor* complex. — Copeia 1963: 139—143.
- Kennedy, J. P. (1962): Spawning season and experimental hybridization of the Houston toad, *Bufo houstonensis*. — Herpetologica 17: 239—245.
- Littlejohn, M. J. (1959): Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). — Evolution 13: 452—371.
- ders. (1960): Call discrimination and potential reproductive isolation in *Pseudacris triseriata* females from Oklahoma. — Copeia 1960: 370—371.
- ders. (1961): Mating call discrimination by females of the spotted chorus frog, *Pseudacris clarki*. — Texas. J. Sci. 13: 49—50.
- Littlejohn, M. J., M. J. Fouquette and C. Johnson (1960): Call discrimination by female frogs of the *Hyla versicolor* complex. — Copeia 1960: 47—49.
- Littlejohn, M. J. und A. R. Main (1959): Call structure in two genera of Australian burrowing frogs. — Copeia 1959: 266—270.
- Littlejohn, M. J. und T. C. Michaud (1959): Mating call discrimination by females of Strecker's chorus frog (*Pseudacris streckeri*). — Tex. J. Sci. 11: 86—92.
- Liu, C. C. (1935): Types of vocal sac in the Salientia. — Proc. Boston Soc. nat. Hist. 41: 19—40.
- Martof, B. S. (1961): Vocalization as an isolating mechanism in frogs. — Amer. Midl. Nat. 65: 118—126.
- Martof, B. S. und E. F. Thompson (1958): Reproductive behavior of the chorus frog *Pseudacris nigrita*. — Behaviour 13: 243—258.
- McAlister, W. H. (1961): The mechanics of sound production in North American *Bufo*. — Copeia 1961: 86—95.

- Michaud, T. C. (1962): Call discrimination by females of the chorus frogs, *Pseudacris clarki* and *Pseudacris nigrita*. — *Copeia* 1962: 213–215.
- ders. (1964): Vocal variation in two species of chorus frogs, *Pseudacris nigrita* and *Pseudacris clarki*, in Texas. — *Evolution* 18: 498–506.
- Neill, W. T. (1958): The varied calls of the barking treefrog, *Hyla gratiosa* Le Conte. — *Copeia* 1958: 44–46.
- Oldham, R. S. (1966): Spring movements of the American toad, *Bufo americanus*. — *Canad. Zool.* 44: 63–100.
- Paillette, M. (1967): Rythme d'activité acoustique des *Hyla arborea* (Linné) et *Hyla meridionalis* Boettger (Amphibiens-Anoures). — *C. R. Soc. Biol.* 161: 986–992.
- Savage, R. M. (1961): The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). — Pitman, London, 1–221.
- Schiotz, A. (1967): The treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. — *Spol. Zool. Mus. Haun.* 25: 1–364.
- Schmidt, R. S. (1964): Hearing and response to calls in Anurans. — *Behaviour* 23: 280–293.
- Schneider, H. (1966a): Bio-Akustik der Froschlurche. — *Stutt. Beitr. Natkde.* 152: 1–16.
- ders. (1966b): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). — *Z. Morph. Oekol. Tiere* 57: 119–136.
- ders. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). — *Z. vgl. Physiol.* 57: 174–189.
- Schuieler, F. W. (1962): Remarks upon the natural history of *Bufo exsul* Myers, the endemic toad of Deep Springs Valley, Inyo County, California. — *Herpetologica* 17: 260–266.
- Tester, J. R. und W. J. Breckenridge (1964): Population dynamics of the Manitoba toad, *Bufo hemiophrys* in northwestern Minnesota. — *Ecology* 45: 592–601.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Heusser, CH-8127 Forch-Zürich/Schweiz.