Ethologische Bedingungen für das Vorkommen von Territorialität bei Anuren

Hans Heusser

Eine Abbildung

Eingegangen am 20. März 1968

Seit der ersten ausdrücklichen Beschreibung territorialen Verhaltens bei Anuren durch MARTOF (1953) für *Rana clamitans* und TEST (1954) für *Colostethus trinitatis* sind in rascher Folge weitere Beispiele bekannt geworden. — Stellt man eine in ihrem Verhalten relativ gut erforschte Art wie die Erdkröte *(Bufo bufo)*, bei der bisher keine Anzeichen von Territorialität beobachtet wurden, den Arten mit mehr oder weniger ausgeprägtem Territorialverhalten gegenüber und vergleicht ihre Verhaltensorganisation, so ist zu erwarten, daß sich einige Bedingungen erkennen lassen, die das Auftreten von Territorialität bei Anuren begünstigen. Dies wird hier versucht.

In dieser Arbeit erwähnte unpublizierte Beobachtungen an *Bufo bufo* gehen aus einer 5-Jahr-Studie (1962—66) an 4 Populationen von zwei Weihern bei Thalwil, Zürich, Schweiz hervor (HEUSSER, 1968).

Bei Anuren sind folgende Ausprägungsgrade territorialen Verhaltens beobachtet worden: Ortstreue — Isolation — Markierung — Aggression. — Ortstreue allein ist zwar noch keine Territorialität, noch ist sie unerläßliche Bedingung dafür — ein Tier kann sein Territorium gewissermaßen auch mit sich führen (vgl. „Individualdistanz" bei HEDIGER, 1961). — Bei Anuren scheint territoriales Verhalten aber an Verhaltensphasen gebunden zu sein, bei denen die Tiere örtlich fixiert sind. Diese Bedingung ist bei Anuren allgemein verbreitet (Übersicht bei DOLE, 1965 a, b). Es ist im Gegenteil meines Wissens keine Art bekannt, deren Individuen nicht zeitweise ortstreu wären.

Bei manchen lautstarken Arten zeigen die rufenden ♂♂ am Laichplatz Ansätze zu territorialem Verhalten, indem sie sich gegenseitig isolieren. Zwei ♂♂ von *Scaphiopus intermontanus* sitzen, wenn sie am Ufer rufen, selten näher als 1 m zusammen; bei *Scaphiopus hammondi* beträgt der Abstand um 3 m (WHITFORD, 1967). Ähnlich verhalten sich *Scaphiopus bombifrons*, *Bufo compactilis* und andere Bufoniden (BOGERT, 1960), die ♂♂ von *Pseudacris triseriata* (MARTOF und THOMPSON, 1958), *Hyla arborea* (HEUSSER, 1961; SCHNEIDER, 1967) und *Bombina variegata* (BIRKENMEIER, 1952; HEUSSER, 1961).

Ein differenziertes Territorialverhalten, das

ethologisch auf der gleichen Linie liegen könnte, beschrieb MARTOF (1953) von *Rana clamitans*, einem lautstarken Ufer-Wasserfrosch mit langer Laichzeit. Die ♂♂ haben die Tendenz, über Wochen hinweg, selbst nachdem sich die ganze Gruppe überland um 110 m zu einem andern Platz verschoben hat, eine bestimmte gegenseitige Konstellation aufrecht zu halten, als ob sie sich kennen würden. BRODE (1959) und SCHROEDER (1968) sahen ♂♂ von *Rana clamitans* auf den Hinterbeinen stehend Brust an Brust kämpfen; auch Lautäußerungen spielen dabei eine Rolle (JENSSEN und PRESTON, 1968). Beim ebenfalls territorialen Ufer-Wasserfrosch *Rana catesbeiana* kämpfen die ♂♂ auch und attakkieren bei Tonbandwiedergaben des Paarungsrufes mit einem besonderen Aggressionslaut Froschattrappen (BLAIR, 1963; CAPRANICA, 1965, 1968; DURHAM und BENNETT, 1963; EMLEN, 1968; WIEWANDT, 1969). Beim europäischen Wasserfrosch *(Rana esculenta)*, der in Kolonien an Ufern oder in Laichkraut- und Seerosenteppichen lebt, sind Alte und Junge wie nach Größe sortiert auf das besetzte Areal verteilt (HEUSSER, 1956), was bei dieser wahllos gefräßigen Art (vgl. FROMMHOLD, 1954 p. 53 und Abb. 23, 24; STEMMLER, 1965) zur Vermeidung von Kannibalismus durchaus angezeigt ist. MARTOF (1953) beobachtete auch bei *Rana clamitans* Kannibalismus und bei *Bombina variegata* sah ich selbst, wie in dichtbesetzten Biotopen Junge von Alten gefressen werden. *Bombina variegata, Rana esculenta, R. catesbeiana* und *R. clamitans* leben in Kolonien, wobei die Individuen während Wochen, abgesehen von kleinen Beuteexkursionen und Fluchtsprüngen buchstäblich auf dem gleichen Quadratdezimeter sitzen können (v. SANDEN-GUJA, 1961, 1963 p. 109, *Rana esculenta*).

Ein ausgeprägtes Territorialverhalten beschrieben TEST (1954, 1963) und SEXTON (1960) vom südamerikanischen Dendrobatinen *Colostethus (= Prostheravis) trinitatis*, einem in Kolonien lebenden Fluß-Uferfrosch, der markante Punkte, meistens Steine, besetzt hält und verteidigt: er hüpft Eindringlingen entgegen, zeigt eine Art von Imponierverhalten, indem er sich aufbläht und die hellgelbe Brust zeigt, springt — falls der Fremde noch nicht weicht — auf diesen hinauf und balgt sich zuletzt auf den Hinterbeinen stehend mit ihm. Dieses Verhalten ist unabhängig von der Paarung; es spielt sich außerhalb der Laichzeit an Wohn- und Lauerplätzen ab. Am ausgeprägtesten zeigen es adulte ♀♀, seltener ♂♂; aber schon Frischmetamorphosierte haben das Verhalten. DUELLMAN (1966) beobachtete ein ähnliches Verhalten bei *Colostethus inguinalis (= Prostherapis panamensis)*: die ♂♂ rufen am Fluß auf erhöhten Steinen. Kommt ein Fremder, erhebt sich das ♂ auf alle Viere, gibt einen andern Laut von sich und hüpft dem Fremden entgegen; dieser zieht sich zurück, wenn nicht, wird er mit dem Kopf weggestoßen, worauf das ansässige ♂ weiterruft. — Bei *Dendrobates pumilio (= D. galindoi)* beobachtete ebenfalls DUELLMAN (1966) aggressives Verhalten: rufen 2 ♂♂ auf benachbarten Blättern, gibt der eine einen andern Laut von sich, nimmt die Stelzstellung ein, hüpft zum andern aufs Blatt und beginnt mit ihm zu ringen — oft nur auf den Hinterbeinen stehend. Einmal geriet das eine ♂ auf dem andern ♂ in Klammerstellung.

Colostethus (= Phyllobates) subpunctatus zeigt ebenfalls Andeutungen von Territorialität, jedoch im Zusammenhang mit der Brutpflege: Nach STEBBINS und HENDRICKSON (1959) hüten hier die ♂♂ die an Land unter Steinen in kleinen Höhlen liegenden Eier, bis ihnen die geschlüpften Larven auf den Rücken kriechen, um ins nahe Wasser gebracht zu werden. Bei Behelligung hüpft das ♂ zu den Eiern und stellt sich darüber. Auch das ♂ von *Dendrobates auratus* hütet die auf Blätter gehefteten Eier bis ihm die Larven auf den Rücken kriechen. Hier springen die ♀♀ vor der Eiablage gegeneinander und versuchen, sich ringend zu fassen (SENFFT, 1936, Gefangenschaftsbeobachtungen).

LUTZ (1960) beschreibt für *Hyla faber*, deren ♂ am Gewässerrand ein Nest baut, ♀♀ anlockt und sich dann verpaart, Kämpfe, bei denen sogar Verletzungen entstehen können. Männchen von *Phyllomedusa callidryas* treten sich auf Blättern — ähnlich wie *Dendrobates pumilio* — stelzend entgegen und streiten um ein ♀ (PYBURN, 1964).

Unter den Schaumnester bauenden Leptodactyliden zeigt *Leptodactylus bolivianus* (= *insularum*) ein mit Aggression verbundenes Territorialverhalten (SEXTON, 1962) und BRATTSTROM (1962) fand beim ebenfalls Schaumnester besitzenden *Eupemphix* (= *Engystomops*) *pustulosus* eine Rufordnung, bei der dominierende ♂♂ jeweils den Chor beginnen. Die ♂♂ äußern zudem einen besonderen Aggressionslaut, wenn sie miteinander konfrontiert sich anschauen, bevor sie sich beiderseits zurückziehen. Das in Vertiefungen unter dem Laub Eier hütende ♀ von *Eleutherodactylus cornutus maussi* bläht sich bei Behelligung durch den Menschen auf, nimmt mit gesenktem Kopf die Stelzstellung ein und gibt einen Laut von sich (HEATWOLE, 1962; LYNN, 1942; BARRIO, 1963).

Nach COCHRAN und WERMUTH (1961) sind die ♂♂ von *Leptopelis natalensis* (Rhacophoridae) während der Fortpflanzungszeit streitbar, stoßen einander und rufen in besonderen Tönen dazu. Bei *Chiromantis xerampelina* bewacht das ♀ ein an einem Busch hängendes Nest, indem es das Schaumgebilde mit Armen und Beinen umklammert hält.

Daß aggressives Verhalten in den verschiedensten Anuren-Familien auftreten kann, zeigen schließlich die Beobachtungen von WHITFORD (1967) an *Scaphiopus hammondi* und von RABB und RABB (1963 a, b) sowie von ÖSTERDAHL und OLSSON (1963) an *Pipa pipa* und *Hymenochirus boettgeri*.

Für die Entwicklung der verschiedenen Ausprägungsgrade territorialen Verhaltens bei Anuren scheint mir der in Abb. 1 dargestellte Sachverhalt eine wesentliche ethologische Bedingung darzustellen: Anuren sind in den Funktionskreisen der Nahrungsaufnahme, der Paarung und des Fluchtverhaltens ausgesprochene Bewegungsseher. Dabei hängt es in einer gegebenen Stimmungslage maßgeblich von der Größe des bewegten Objektes ab, ob ein Froschlurch flüchten, Paarungs- oder Beuteappetenz zeigen wird (vgl. SCHNEIDER, 1954). EWERT (1966, 1968) fand bei elektrischen Mittelhirnreizungen der Erdkröte (*Bufo bufo*), daß kleinflächige Elektroden häufig das Beute-, großflächige dagegen das Fluchtverhalten auslösen. Bei teilweiser Durchtrennung der optischen Bahnen reagieren die Kröten auf alle Objekte nur noch mit Beutereaktionen, was dafür spricht, daß die Art der Reaktion von der Anzahl der gereizten Bahnen abhängt (vgl. EWERT und REHN, 1968). Umgekehrt können durch eine Schwellenerniedrigung im einen Funktionskreis (z. B. Paarung) die andern beiden Funktionskreise entsprechend der Auslösbarkeit beraubt werden.

Bei bewegten Objekten der eigenen Körpergröße sind nach diesem Modell Ambivalenzen zu erwarten, die sich bei *Bufo bufo* auch tatsächlich beobachten lassen: Am Laichplatz kann das Verhalten der ♂♂ bei einer gegebenen Schwellenhöhe für Anschwimmen des Partners bei einer bestimmten Objektgröße zwischen Flucht und Anschwimmen pendeln. Im Sommer (außerhalb der Paarungszeit) ist mit Objekten der eigenen Körpergröße eine Ambivalenz zwischen Beute- und Feindkreis auslösbar: EIBL-EIBESFELDT (1951) beschreibt das Schwanken zwischen Beuteappetenz und Flucht gegenüber Mäusen bei *Bufo bufo*, was ich aus eigener Anschauung bestätigen kann. Wenn die Kröten im Beutekreis schwellenerniedrigt sind, schnappen sie auch nach zu großen Objekten, z. B. nach andern Kröten. Für zahme Terrarienkröten sind in der Nähe vorbeilaufende Artgenossen indifferente Objekte; bei Wildfängen tippt dagegen eine vorbeischreitende andere Kröte leicht den Feindkreis an: sie bläht sich auf und drückt sich ins Versteck. Bringt man Kröten in die unnatürliche Situation, daß viele zusammen

auf engem Raum gefüttert werden, so zeigt es sich, daß auch außerhalb der Paarungszeit die Abgrenzung zwischen Beute- und Paarungsreaktionen nicht ganz stabil ist; denn in dieser Situation gelangen auch bei nicht paarungsbereiten Kröten im Sommer übersprungartige Anspring- und Klammerreaktionen zur Beobachtung (HINSCHE, 1926; HEUSSER, 1960; vgl. SCHMIDT, 1968). Ich halte es mit ELKAN (1960) für wahrscheinlich, daß die relativ schlechte Haltbarkeit der Erdkröte in Gruppen z. T. auf einem Masseneffekt beruht, indem sich nahe zusammengehaltene Kröten gegenseitig immer leicht den Feindkreis, bei ♂♂ wohl auch den Paarungskreis aktivieren, was zu Nahrungsverweigerung und Verdauungsstörungen führt.

Beim ♂ von *Bufo bufo* schiebt sich in der Laichzeit der angeborene auslösende Mechanismus (AAM) für das Anschwimmen bzw. Anspringen weibchengroßer Objekte („Weibchenschema") so zwischen das Feind- und Beuteschema, daß dem Feindschema der untere, dem Beuteschema der obere Teil — was die Größenskala der auslösenden Objekte betrifft — gleichsam abgetrennt wird. Komplementär zur zunehmenden Schwellenerniedrigung beim Anschwimmen steigt zwangsläufig die Fluchtschwelle, so daß nun Objekte, die außerhalb der Laichzeit geflohen werden (z. B. Stiefel, menschliche Hand) das Anschwimmen und Klammern auslösen. Am unteren Ende der Größenskala lösen nun auch kleine Objekte, die sonst gefressen werden — im Extremfall bis hinunter zum Mehlwurm — die Paarungsappetenz und Klammerversuche aus. Darauf beruht das bekannte feind- und beuteblinde Verhalten des *Bufo bufo* ♂ während der Laichzeit und das Geschlechtererkennen ausschließlich nach Versuch und Irrtum, indem das ♂ wahllos jedes bewegte Objekt anschwimmt. Entsprechend ist der Lockruf wie bei einzelnen andern ähnlich organisierten Arten rudimentiert und funktionslos geworden.

Lockende, lautstarke Arten, z. B. die meisten andern Bufoniden sowie Arten, bei denen der Jahresbiotop mit dem Laichbiotop übereinstimmt wie *Bombina variegata, Rana esculenta, R. catesbeiana* und *R. clamitans* haben in der Regel eine langgezogene Laichzeit oder wenigstens Paarungsbereitschaft, während der sie sich ein feind- und beuteblindes Verhalten gewissermaßen nicht leisten können. Die Paarungsschwelle muß relativ hoch sein, der AAM für Paarungsappetenz selektiver bezüglich der Größenskala der auslösenden Objekte (P in Abb. 1 also kürzer), damit der Feind- und Beutekreis nicht eingeschränkt wird. Entsprechend schwimmen die ♂♂ solcher Arten nicht wahllos jedes bewegte Objekt an, sondern sie sitzen auf festen Posten und rufen, bis sie von einem angelockten ♀ aufgesucht werden. Damit sind sie aber Störungen durch andere Individuen der Kolonie ausgesetzt, wenn solche zu nahe kommen. Je nach Größe werden sie relativ bald den Beute- oder Feindkreis auslösen, was im ersten Fall zu Kannibalismus, im zweiten zu Flucht oder Blähen führt, oder, wenn ein anderes ♂ naht, wird das Rufen nur „irrtümlich" unterbrochen.

Weil sich bei den Anuren die angeborenen auslösenden Mechanismen für Beute-, Paarungs- und Fluchtverhalten bezüglich der Objektgröße überschneiden können, wobei Objekte im Bereich der Eigengröße polyvalent erscheinen, werden leicht Handlungen am falschen Objekt ausgelöst. Die Versionen: Anspringen des Feindes als Partner oder Beute, Fliehen des Partners oder der Beute als Feind, Anspringen des Partners als Beute, der Beute als Partner, Anspringen eines ♂ als Partner wurden bei *Bufo bufo* alle schon beobachtet. Um das Locken funktionsfähig zu erhalten, müssen deshalb die ♂♂ einen gewissen Abstand zueinander einhalten (MARTOF und THOMPSON, 1958).

Beim Entstehen von territorialen Verhaltensweisen bei Anuren dürfte die Polyvalenz bewegter Objekte der eigenen Körpergröße auf der Grundlage der allgemein verbreiteten Ortstreue mitgewirkt haben. Durch die Evolution eines Distanzverhaltens wird die bei den

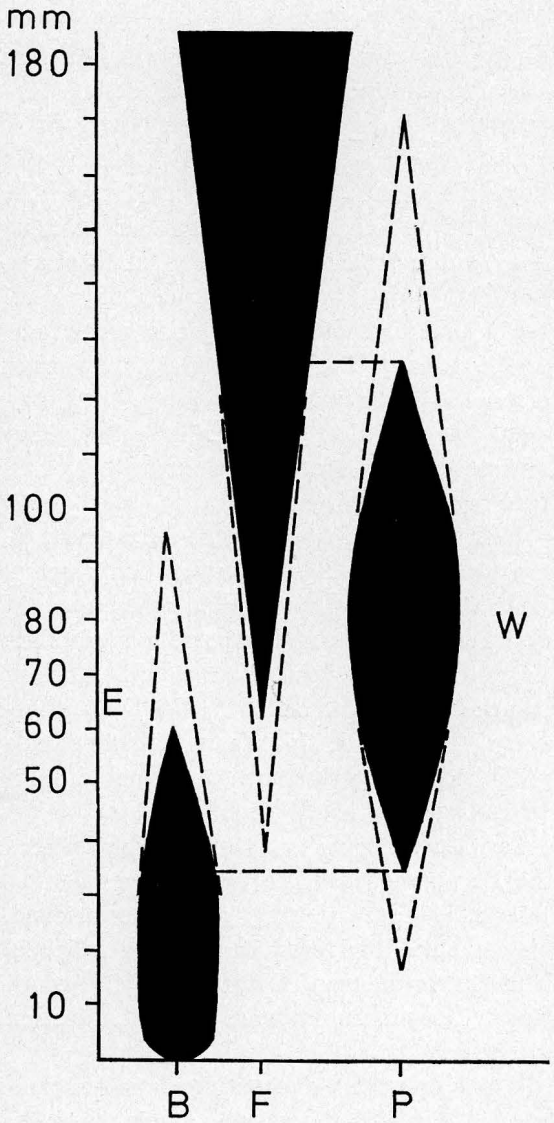

Abb. 1 Modell der Beziehungen zwischen den auslösenden Mechanismen im Funktionskreis des Beute- (B), Feind- (F) und Paarungsverhaltens (P) bezüglich der Größe der auslösenden bewegten Objekte für ein *Bufo bufo* ♂ von 65 mm Eigengröße (E) bei einer entsprechenden Weibchengröße (W) von 80 mm. Breite der schwarzen Bereiche: geschätzte Reaktionsintensität; gestrichelte Konturen: Schwellenerniedrigung im betreffenden Funktionskreis. Im Sommer sind nur B und F aktivierbar; in der Laichzeit schiebt sich P zwischen B und F und beraubt diese entsprechend der Auslösbarkeit. Objekte im Größenbereich der Eigengröße E sind polyvalent.
Model of the relations between the releasing mechanisms of feeding (B), escape (F) and mating (P) in respect to the length of the releasing moved objects, for a male of *Bufo bufo* of 65 mm (E) and a corresponding female of 80 mm (W). The width of the black areas: estimated intensity of reaction; interrupted lines: lowering of the threshold of the respective behaviour. In summer only B and F can be activated. During the breeding season P enters between B and F, depriving them to a certain extent of the possibility to react. Objects of the own length of a reacting male (E) are polyvalent.

Abbildung: Dr. H. Heusser

angeborenen auslösenden Mechanismen nicht erreichte eindeutige Trennung der Objektbezüge auf der Objektstufe erreicht, wodurch Kannibalismus und falsch motivierte Flucht vermieden werden. Das gegenseitige Sich-Meiden rufender ♂♂ wird durch den Umstand gefördert, daß beide ♂♂, die sich zu nahe sind, die geringere Paarungschance haben als Distanz haltende ♂♂, weil sie sich gegenseitig als vermeintliche ♀♀ anspringen und damit im Rufen stören. Meiden sich rufende ♂♂, so ist ein sich näherndes Individuum mit größerer Wahrscheinlichkeit ein angelocktes arteigenes ♀. — Das Distanzverhalten hilft demnach mit, Handlungen am falschen Objekt zu vermeiden. In Kolonien hat das Distanzverhalten auch eine Bedeutung bei der Beutekonkurrenz: bei *Bombina variegata* und *Rana esculenta* sah ich bei dichter Biotopbesetzung wegen Wassermangels, wie sich zwei Individuen in die Quere kommen, wenn sie sich auf die gleiche Beute stürzen. Sind die beiden Konkurrenten von sehr unterschiedlicher Größe, kann es dem kleineren passieren, daß er gleich mitgefressen wird.

Die bisher bekannt gewordenen Beispiele von Isolation bis Aggression bei Anuren stammen von Arten, deren Individuen in Kolonien leben und aus verschiedenen Gründen örtlich

fixiert sind. Am Laichplatz lockende Arten mit langer Laichzeit haben für Stunden bis Tage die gleichen Rufplätze. *Bombina variegata, Colostethus trinitatis, Rana esculenta, R. catesbeiana* und *R. clamitans* leben auch außerhalb der Laichzeit als Lauerer auf kleinem Raum, wobei alle Altersstadien in der Kolonie vertreten sind. Besonders prädestiniert für die Entwicklung territorialen Verhaltens müssen im Sinne unseres Modells Arten sein, bei denen wegen einer Bindung an fixe Objekte räumliche Ausweichmöglichkeiten zeitweise wegfallen, nämlich die Eierbrüter und Nestbesitzer.

Soll der direkte visuelle Kontakt zwischen den Individuen vermieden werden, müssen sie ihren Standort markieren. Der reiz- und verhaltensphysiologischen Organisation der Anuren liegt vor allem die Ausbildung akustischer Signale nahe. Bei manchen chorbildenden Arten, z. B. den meisten Bufoniden unter Ausschluß von *Bufo bufo*, scheint der Lockruf der ♂♂ zugleich ♀♀ anzulocken und ♂♂ in Distanz zu halten. Die gegenseitige Animierung rufender ♂♂ bei jeder Chorbildung, das Antiphonieren zweier Individuen bei *Bombina variegata* (HEUSSER, 1961), *Hyla crucifer* und *Pseudacris triseriata* (SCHMIDT, 1964) und die Bildung von Trios bei *Hyla crucifer* (GOIN, 1948), *Hyla regilla* (FOSTER, 1967) und *Pseudacris nigrita* (HARDY, 1959) zeigen, daß die rufenden ♂♂ sich gegenseitig akustisch beeinflussen.

Bei *Hyla arborea* äußert das ♂ statt des gewöhnlichen Rufs einen selten zu hörenden, einmaligen „Krächzer", wenn sich ein anderes ♂ in unmittelbarer Nähe zu rufen anschickt (Oszillogramm in SCHNEIDER, 1967). Auch *Hyla meridionalis* (SCHNEIDER, 1968), *Hyla cinerea* und *Hyla smithi* haben solche Territorialrufe (BOGERT, 1960) und die meisten der erwähnten sich aggressiv verhaltenden Arten äußern bei Konfrontationen spezifische Laute *(Colostethus inguinalis, Dendrobates pumilio, Eupemphix pustulosus, Eleutherodactylus cornutus, Leptopelis natalensis,* die Raniden und Pipiden).

Nach den Beobachtungen von JAMESON (1955) hat *Syrrhophus marnocki* neben dem Paarungsruf einen Ganzjahresruf, der als Territorialruf interpretiert werden kann (BOGERT, 1960): wenn JAMESON Tiere aus der Population entfernte, drangen bald neue ein; setzte er in einem besiedelten Gebiet neue dazu, konnten sie dagegen nicht Fuß fassen. — Die ♂♂ von *Tomodactylus nitidus petersi* rufen außerhalb der Paarungszeit von erhöhten Standorten aus, die sie in der Dämmerung ersteigen; in einem Radius von 3—4 m ruft kein weiteres Tier (BOGERT, 1960). Hier scheint die Populationsdichte durch Territorialrufe reguliert zu werden.

Wahrscheinlich spielen beim Distanzverhalten auch optische Signale an den Tieren selbst eine Rolle, z. B. die auffällig gefärbte Brust von *Acris gryllus* und *Colostethus trinitatis* oder die hellen, pulsierenden Schallblasen mancher tagaktiver Raniden; bei *Rana catesbeiana* lösen hoch im Wasser schwimmende ♂♂ leichter Aggressionen aus als solche, die Luft ablassen (EMLEN, 1968).

Im Gegensatz zu den Lautäußerungen sind die Bewegungselemente territorialen Verhaltens z. T. noch zuwenig genau beschrieben, als daß sich Homologisierungen wagen ließen. Von einigen Elementen aus lassen sich jedoch Verbindungen zu anderen Funktionskreisen ziehen.

Das aggressive Entgegentreten und Anspringen läßt sich als habituell gewordene und mehr oder weniger stark ritualisierte Handlung am falschen Objekt interpretieren: dem Eindringling wird ein ursprünglich Beute- oder Paarungsappetenz gewesenes Verhalten entgegengebracht, das beim andern die gleiche Reaktion oder aber Flucht auslöst. Wie *Colostethus trinitatis, C. inguinalis* und *Dendrobates pumilio* einem eindringenden Artgenossen entgegenhüpfen und manchmal auf ihn hinaufspringen, erinnert sehr an eine vom Fortpflanzungskreis abgelöste Paarungsappetenz, die bei *Colostethus trinitatis* nun auch von ♀♀ und Jungen bei Revierverletzungen als Komment ange-

wendet wird (vgl. WHITFORD, 1967). HARDY (1959) beobachtete bei *Pseudacris nigrita*, wie ein rufendes ♂ gegen einen Eindringling los ging und ihn umklammerte, was HARDY als „aggressive combat" interpretiert, BOGERT (1960) und BLAIR (1963) aber als banales Versuch-Irrtum-Verhalten paarungsbereiter ♂♂. Bei *Hymenochirus boettgeri* (RABB und RABB, 1963a; ÖSTERDAHL und OLSSON, 1963) und *Pipa pipa* (RABB und RABB, 1963b) ist das Aggressionsverhalten ebenfalls mit Klammerintentionen durchsetzt und auch beim eindeutig territorialen Verhalten von *Dendrobates pumilio* (DUELLMAN, 1966) kam das aggressive ♂ auf dem andern einmal in Klammerhaltung. Solche die Interpretation erschwerenden Vermischungen sprechen gerade dafür, daß das Territorialverhalten auf der Grundlage der Polyvalenz bewegter Objekte im Bereich der Eigengröße von andern Funktionskreisen Bewegungselemente übernehmen kann.

Konfrontieren und Sich-Aufblähen, Vorrücken und Zurückweichen lassen sich als fixierte Ambivalenz zwischen Feind- und Beutekreis, bzw. Feind- und Paarungskreis deuten, die dem Rivalen entgegengebracht wird. Vom Verhalten, wie es die Erdkröte gegenüber Mäusen zeigt, ist dazu ein kleiner Schritt. Beim Imponieren gegen Eindringlinge bläht sich *Colostethus trinitatis* auf, wie es Froschlurche sonst vor dem Feind tun.

Beim gestelzten Entgegentreten ist die Beziehung zu Feindreaktionen deutlich: die gegen Artgenossen soweit bekannt niemals aggressiven *Bufo bufo* und *Bufo calamita* haben bekanntlich auch eine „fossile" Kampfreaktion (HINSCHE, 1923, 1928, 1942; HEDIGER, 1937; MÜLLER, 1946/47; SMITH, 1954; LIERATH, 1966), die GALLARDO (1958) auch bei *Bufo arenarum* fand und in vergleichbarer Weise auch bei *Pelobates fuscus* vorkommt (HINSCHE, 1928). Sie ist im Terrarium gegenüber Schlangen und Schlangenattrappen gelegentlich auslösbar, wobei besondere Bewegungsformen eine Rolle zu spielen scheinen; man kann sie aber auch durch taktile Reize (Nasenstupfer) auslösen. Die Kröte bläht sich auf, stelzt auf allen Vieren, senkt den Kopf und macht dann eine überraschende Stoßbewegung mit dem Kopf nach vorn. Bei *Eleutherodactylus cornutus* ist diese Reaktion bei den eierhütenden ♀♀ besonders leicht auslösbar. Da diese Kampfreaktion ebenfalls durch Bewegungsreize ausgelöst wird, können Elemente daraus leicht in aggressive Verhaltensweisen gegenüber Rivalen eingebaut werden, was bei den Reaktionen von *Colostethus inguinalis* und *Dendrobates pumilio* der Fall zu sein scheint. Bei nicht territorialen Arten wie *Bufo bufo* ist das Verhalten gegenüber Feinden und Rivalen beim verpaarten ♂ nicht objektiv zu unterscheiden, weil die Verhaltensweisen identisch sind.

Nach dieser Interpretationsweise wäre bei Verhaltenstypen wie sie *Bufo bufo* repräsentiert, kein Isolations- und Aggressionsverhalten gegenüber Artgenossen nötig geworden, weil sie in der kurzen Laichzeit den Partner wegen einer starken Schwellenerniedrigung im Paarungskreis und gleichzeitiger Schwellenerhöhung im Feind- und Beutekreis nach Versuch und Irrtum finden, außerhalb der Laichzeit aber nicht so nahe mit Artgenossen zusammenleben, wie es bei koloniebildenden Arten der Fall ist. Obschon die Kröten im Sommer ortstreu sind, haben sie als jagende Art Jagdquartiere von 20—150 m Durchmesser, die also um etwa das Tausendfache größer sind als die Lauer- und Rufplätze der Ufer-Wasser-Formen und Steinbesitzer oder der Nester- und Eierhüter, die Gefahr laufen, einen Artgenossen ständig in irritierender Nähe zu haben. Auch wenn sich bei *Bufo bufo* Dutzende von Sommerquartieren überschneiden können, ist die Wahrscheinlichkeit, daß sich zwei Individuen zu nahe kommen, sehr klein; zudem können die sich auf der Jagd begegnenden Individuen leicht ausweichen. Wir beobachteten im erwähnten Beobachtungsgelände bei Thalwil, Zürich, auf den 2—3 m breiten Waldstraßen eine höchste

durchschnittliche gleichzeitige Besetzungsdichte von nur 1,7 Kröten je 100 m Straße. Setzten wir neue Kröten in schon besiedelte Sommerquartiere ein, so streuten die Wiederfänge im gleichen Sommer in einem Radius von ca. 50 m um den Einsetzungspunkt, also im Rahmen des Durchmessers normaler Sommerquartiere bei dieser Art. Das bedeutet, daß — anders als bei JAMESONs *Syrrhophus marnocki*-Population — die neu eingesetzten Erdkröten Fuß fassen konnten.

Die Distanzen von 2,5 m an abwärts, die wir in den Sommerquartieren unter rund 2000 beobachteten Kröten zwischen je zwei Kröten gefunden haben, sind folgende: In 2 Fällen war ein ♂ 2,5 m von einem ♀ entfernt, 2 mal ein ♂ 2 m von einem ♂, 2 mal ein ♂ weniger als 2 m von 2 andern ♂♂, einmal ein ♂ 1 m von einem andern ♂, 2 mal ein ♂ 50 cm von einem andern ♂, ein ♂ 40 cm von einem Subadulten, ein ♂ 25 cm von einem Subadulten entfernt, und einmal saß ein ♀ unmittelbar neben einer jungen Kröte. Distanzen von 50 cm und darunter, wie sie den Kröten im Terrarium ohne Ausweichmöglichkeit aufgezwungen werden, kamen also nur 5 mal vor, Distanzen zwischen 50 cm und 2,5 m, die nach Messungen an Rufplätzen von *Hyla arborea* und in *Bombina variegata*-Kolonien sowie bei *Rana esculenta* häufig vorkommen und meistens noch nicht kritisch sind, kamen nur 9 mal vor. Dabei sind bei *Bufo bufo* solche Annäherungen auf der Jagd nur vorübergehend; bei lauernden oder sonst örtlich fixierten Formen muß bei starker Annäherung einer das Verhalten ändern: entweder wird er im Rufen gestört, weil ihm ein anderes ♂ als ♀ erscheint oder sie kommen sich beim Beutemachen ins Gehege oder der Kleinere wird gefressen oder einer muß fliehen.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei Anuren überschneiden sich nach dem Modell von Abb. 1 die auslösenden Mechanismen im Beute-, Paarungs- und Feindkreis, was die Objektgröße betrifft. Deshalb kommen häufig Handlungen am falschen Objekt vor. Für Arten, die am Laichplatz feste Rufplätze haben, die als Lauerer in Kolonien leben, in denen alle Altersstadien vertreten sind, die feste Objekte besitzen wie Steine und Sträucher, besonders auch für Eier- und Nesthüter, ist es günstig, wenn sich die Individuen soweit voneinander isolieren, daß sie gegenseitig außer Sichtweite sind. Dadurch wird die in den auslösenden Mechanismen fehlende eindeutige Trennung der Objektbezüge auf der Objektstufe erreicht: das Rufverhalten ist gesichert, Irrtümer im Geschlechtererkennen werden vermieden, Beutekonkurrenz, Kannibalismus und falsche Flucht entfallen und die Populationsdichte wird begrenzt.

Das Distanzverhalten wird vorwiegend durch akustische Signale, die den Standort markieren, organisiert.

Bei den Bewegungselementen territorialen Verhaltens sind Anleihen aus dem Beute (?)-, Paarungs- und Feindkreis wahrscheinlich.

Bufo bufo braucht kein Territorialverhalten, weil die ♂♂ während der kurzen Laichzeit im Paarungskreis stark schwellenerniedrigt sind, wodurch die Auslösbarkeit von Feind- und Beutereaktionen eingeschränkt wird. Außerhalb der Laichzeit hat *Bufo bufo* als jagende Art bei relativ dünner Besiedlung so große Jagdquartiere, daß sich nur selten zwei Kröten treffen.

SUMMARY

In Anura the releasing mechanisms of feeding, escaping and mating overlap in respect of the length of releasing objects (see model in fig. 1). Therefore actions to the wrong object often occur. Species which have fixed call places, which live in colonies, which occupy restricted localities or which guard nests and eggs are favoured if individuals are isolated. By means of isolating behaviour the lacking ability to differentiation in releasing mechanisms is reached yet in relation to objects: the calling behaviour is not disturbed, errors in sex recognition, competition in feeding, cannibalism and unmotivated escape are avoided and population density is limited.

The distance between individuals is maintained by acoustical signals, marking the position of individuals.

In the territorial behaviour elements of the feeding (?), mating and defense behaviour probably are adopted.

In *Bufo bufo* territoriality is lacking because in the short breeding time the male has very low treshold for the mating behaviour. Therefore feeding and escape behaviour are restricted. In summer, the hunting *Bufo bufo* has a large home range and shows relatively low population density. Therefore only seldom two individuals meet one another.

SCHRIFTEN

Barrio, A. (1963): Considerations on the behaviour and "aggressive call" of some species of Ceratophrynidae (Anura). — Physis 24: 143—148.

Birkenmeier, E. (1952): Über die Lautäußerungen der Gattung *Bombina*. — Mitt. Natkde. Vorgesch. Magdeburg 3: 81—88.

Blair, A. P. (1963): Notes on anuran behavior, especially *Rana catesbeiana*. — Herpetologica 19: 151.

Bogert, C. M. (1960): The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In: Animal sound and communication. — Amer. Inst. Biol. Sci. 7: 137—320.

Brattstrom, B. H. (1962): Call order and social behavior in the foambuilding frog, *Engystomops pustulosus*. — Amer. Zool. 2: 50.

Brode, W. E. (1959): Territoriality in *Rana clamitans*. — Herpetologica 15: 140.

Capranica R. R. (1965): The evoced vocal response of the bullfrog. A study of communication by sound. — Res. Monogr. Cambridge Mass. No. 33.

ders. (1968): The vocal response of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). — Behaviour 31: 302—325.

Cochran, D. M. und H. Wermuth (1961): Amphibien. Knaurs Tierreich in Farben. — München/Zürich.

Dole, J. W. (1965 a): Spatial relations in natural populations of the leopard frog, *Rana pipiens* Schreber in northern Michigan. — Amer. Midl. Nat. 74: 464—478.

ders. (1965 b): Summer movements of adult leopard frogs, *Rana pipiens* Schreber in northern Michigan. — Ecology 46: 236—255.

Duellman, W. E. (1966): Aggressive behavior in dendrobatid frogs. — Herpetologica 22: 217—221.

Durham, L. und C. W. Bennett (1963): Age, growth and homing in the bullfrog. — J. Wildlife Management 27: 107—123.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1951): Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte. — Behaviour 4: 1—35.

Elkan, E. (1960): The common toad (*Bufo bufo* L.) in the laboratory. — Brit. J. Herpet. 2: 177—182.

Emlen, S. T. (1968): Territoriality in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. — Copeia 1968: 240—243.

Ewert, J. P. (1966): Auslösung des Beute- und des Fluchtverhaltens durch elektrische Mittelhirn-Reizung bei der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Naturwiss. 53: 589.

ders. (1968): Der Einfluß von Zwischenhirndefekten auf die Visuomotorik im Beute- und Fluchtverhalten der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Z. vgl. Physiol. 61: 41—70.

Ewert, J. P. und B. Rehn (1968): Wirksamkeit optischer Reizmuster beim Auslösen des Fluchtverhaltens der Wechselkröte. — Naturwiss. 55: 352.

Foster, W. A. (1967): Chorus structure and vocal response in the pacific tree frog, *Hyla regilla*. — Herpetologica 23: 100—104.

Frommhold, E. (1954): Heimische Lurche und Kriechtiere. — Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg/Lutherstadt.

Gallardo, J. M. (1958): Observaciones sobre el comportamiento de algunos anfibios argentinos. I. Referidas especialmente a la defensa retorno y alimentación en *Bufo arenarum* Hensel y *Leptodactylus ocellatus* (L.). — Ciencia e Invest. 14: 291—302.

Goin, C. J. (1948): The peep order in peepers, a swamp water serenade. — Quart. J. Florida Acad. Sci. 11: 59—61.

Hardy, D. F. (1959): Chorus structure in the striped chorus frog, *Pseudacris nigrita*. — Herpetologica 15: 14—16.

Heatwole, H. (1962): Contributions to the natural history of *Eleutherodactylus cornutus maussi*. — Stahlia 2: 1—7.

Hediger, H. (1937): Die Schlangen Mitteleuropas. — Basel.

ders. (1961): Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. — Basel.

Heusser, H. (1956): Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltveränderungen bei einheimischen Amphibien. — Vierteljahrsschr. natforsch. Ges. Zürich. 101: 189—210.

ders. (1960): Instinktverscheinungen an Kröten, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsinstinktes der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) —. Z. Tierpsychol. 17: 67—81.

ders. (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Rev. Suisse Zool. 68: 1—39.

ders. (1968): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Wanderungen und Sommerquartiere. — Rev. Suisse Zool. 75: 927—982.

Hinsche, G. (1923): Über Bewegungs- und Haltungsreaktionen bei Kröten. — Biol. Zentralbl. 43: 16—26.

ders. (1926): Über Brunst- und Kopulationsreaktionen des *Bufo vulgaris*. — Z. vgl. Physiol. 4: 564 bis 606.

ders. (1928): Kampfreaktionen bei einheimischen Anuren. — Biol. Zentralbl. 48: 577—617.

ders. (1942): Über experimentelle Paläobiologie. — Paläont. Z. 23.

Jameson, D. L. (1955): The population dynamics of the cliff frog, *Syrrhophus marnocki*. — Amer. Midl. Nat. 54: 342—381.

Jenssen, T. A. und W. B. Preston (1968): Behavioral response of the male green frog, *Rana clamitans*, to its recorded call. — Herpetologica 24: 181 bis 182.

Lierath, W. (1966): Ein Beitrag zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Aquaria 13: 25—31.

Lutz, B. (1960): Fighting and incipient notion of territory in male treefrogs. — Copeia 1960: 61—63.

Lynn, W. G. (1942): The embryology of *Eleutherodactylus nubicola*. — Carnegie Inst. Wash. Contr. Embryol. 190: 27—62.

Martof, B. S. (1953): Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. — Ecology 34: 165—174.

Martof, B. S. und E. F. Thompson (1958): Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrita*. — Behaviour 13: 243—258.

Müller, H. (1947): Eine „fossile" Reaktion bei der Erdkröte. — Leben u. Umwelt 3: 157—159.

Österdahl, L. und R. Olsson (1963): The sexual behaviour of *Hymenochirus boettgeri*. — Oikos 14: 35—43.

Pyburn, W. P. (1964): Breeding behavior of the leaf-frog, *Phyllomedusa callidryas*, in southern Veracruz. — Year Book Amer. Philos. Soc. 1964: 291—294.

Rabb G. B. and M. S. Rabb (1963 a): On the behavior and breeding biology of the African pipid frog, *Hymenochirus boettgeri*. — Z. f. Tierpsychol. 20: 215—241.

dies. (1963 b): Additional observations on breeding behavior of the surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia 1963: 636—642.

Sanden-Guja, v. W. (1961): Ortstreue eines grünen Wasserfrosches (*Rana esculenta*). — Z. f. Tierpsychol. 18: 261—264.

ders. (1963): Mein Teich und der Frosch. — Hannover.

Schmidt, R. S. (1964): Hearing and response to calls in anurans. — Behaviour 23: 280—293.

ders. (1968): Chuckle calls of the leopard frog (*Rana pipiens*). — Copeia 1968: 561—569.

Schneider, D. (1954): Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. — Biol. Zentralbl. 73: 225—282.

Schneider, H. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). — Z. vgl. Physiol. 57: 174—189.

ders. (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vgl. Physiol. 61: 369—385.

Schroeder, E. E. (1968): Aggressive behavior in *Rana clamitans*. — J. Herpet. 1: 95—96.

Senfft, W. (1936): Das Brutgeschäft des Baumsteigerfrosches (*Dendrobates auratus* Girard) in Gefangenschaft. — Zool. Garten N.F. 8: 122—131.

Sexton, O. J. (1960): Some aspects of the behavior and the territory of a dendrobatid frog, *Prostherapis trinitatis*. — Ecology 41: 107—115.

ders. (1962): Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* Barbour. — Herpetologica 18: 212 bis 214.

Smith, M. (1954): The British amphibians and reptiles. — London.

Stebbins, R. C. and J. R. Hendrickson (1959): Field studies of amphibians in Colombia, South America. — Univ. Calif. Publ. Zool. 56: 497—540.

Stemmler, O. (1965): Der Wasserfrosch (*Rana esculenta* Linnaeus) 1758. — Aquaria 3: 1—8.

Test, F. H. (1954): Social aggressiveness in an amphibian. — Science 120: 140—141.

ders. (1963): A protective behavior pattern in a Venezuelan frog of mountain streams. — Caribb. J. Sci. 1963: 125—128.

Whitford, W. G. (1967): Observations in territoriality and aggressive behavior in the western spadefoot toad, *Scaphiopus hammondii*. — Herpetologica 23: 318.

Wiewandt, T. A. (1969): Vocalization, aggressive behavior, and territoriality in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. — Copeia 1969: 276—285.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Hans Heusser, CH-8127 Forch-Zürich/Schweiz.