

Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches (*Hyla meridionalis*) der Kanarischen Inseln

(Amphibia: Salientia: Hylidae)

HANS SCHNEIDER

Mit 5 Abbildungen

Einleitung

Bei der überwiegenden Zahl der Froschlurch-Arten erfolgt die Paarung, indem das Männchen das Weibchen entweder vor den Hinterbeinen (Amplexus lumbalis) oder hinter den Vorderbeinen (Amplexus axillaris) umklammert. Das Paarungsverhalten ist ferner durch sehr stereotype Bewegungsabläufe und Körperstellungen gekennzeichnet, die dafür sorgen, daß die Befruchtung der Eier im Augenblick der Eiablage gesichert ist (Zusammenfassung bei JAMESON 1955, SALTHER & MECHAM 1974).

Bei den *Bufo*-Arten beginnt die Oviposition immer damit, daß das umklammerte Weibchen seinen Körper nach unten durchbiegt und die Hinterbeine ausstreckt. Das Männchen schmiegt sich dem Körper des Weibchens an und hält die Hinterbeine ebenfalls in charakteristischer Weise. Durch Schwimmbewegungen des Weibchens entwirren sich die austretenden Laichschnüre und bleiben an Pflanzen hängen (EIBL-EIBESFELDT 1950). Im Verlauf einer Paarung nimmt ein Erdkröten-Weibchen die Laichstellung bis zu zehnmal ein und gibt nach jeder Eier ab, bis alle abgelegt sind.

Auch von mehreren *Rana*-Arten ist das Laichverhalten bekannt. Umklammerte *Rana pipiens*-Weibchen bewegen sich unmittelbar vor der Eiablage rückwärts, nehmen die Laichstellung ein und lassen Eier austreten (NOBLE & ARONSON 1942). Das wiederholt sich mehrmals. Auch die Weibchen von *Rana nigromaculata* geben ihre Eier in mehreren Schüben ab (LIU 1931). *Rana temporaria*-Weibchen dagegen stoßen ihre Eier als ein einheitliches Paket aus. Zuerst erscheint ein kleiner Eiklumpen in der Öffnung der Kloake, danach tritt innerhalb von fünf Sekunden die gesamte Eimasse aus, und nach einigen weiteren Sekunden trennt sich das Paar bereits wieder (SAVAGE 1934).

Für die Laubfrösche ist die Laichstellung mit anschließender Eiablage ebenfalls kennzeichnend. Bei *Hyla andersonii* wiederholt sich innerhalb einer halben Stunde der Vorgang so oft, bis alle Eier abgegeben sind (ARONSON 1943). Nach EIBL-EIBESFELDT (1952) geben die Weibchen von *Hyla a. arborea* innerhalb kurzer Zeit mehrere Laichklumpen ab.

Bei der Anfertigung eines Hochschulfilmes in Zusammenarbeit mit dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, über das Fortpflanzungsverhalten von *Hyla meridionalis* auf den Kanarischen Inseln ergab sich, daß bei dieser Laubfroschart die Eiablage in sehr charakteristischer Weise und zum Teil anders verläuft als bei *Hyla a. arborea*, weshalb sie hier, gestützt auf die Filmaufnahmen, dargestellt wird.

Methoden

Die Freilandbeobachtungen wurden im Verlauf mehrerer Jahre an einem ca. 25×35 m großen Wasserspeicher gemacht, der an der Nordküste von Teneriffa gelegen und durch eine starke Population von *Hyla meridionalis* ausgezeichnet ist. Das Laichverhalten wurde im Februar 1981 gefilmt. Dazu wurden am Abend im Amplexus befindliche Pärchen im Teich gefangen und in ein Aquarium gegeben, das Wasser und Pflanzen aus dem Reservoir enthielt. Da das Abläichen in der Nacht erfolgte, blieb der Raum, in dem das Aquarium stand, von einigen kurzen Kontrollen mittels einer Taschenlampe abgesehen, bis zum Beginn des Laichaktes im Dunkeln. Die Laubfrösche ließen sich durch die starke Beleuchtung während der Filmaufnahmen nicht stören. Aus den zahlreichen Einstellungen wurden die Abbildungen für diesen Bericht am Schneidetisch ausgewählt und mit einer Spiegelreflex-Kamera angefertigt.

Ruf- und Paarungsverhalten

Auf Teneriffa beginnt die Rufperiode der Laubfrösche bereits im Dezember und dauert weit in den März hinein. Da der Temperaturgang in dieser Zeit trotz gewisser Schwankungen nicht über den Bereich hinausgeht, in dem die Laubfrösche Rufaktivität zeigen, rufen die Männchen jeden Tag. Sie halten sich dabei überwiegend in der flachen Uferregion auf und gehen in die Mitte des Gewässers, wenn Algenmatten, andere Pflanzen oder schwimmende Gegenstände die Wahl eines geeigneten Rufstandortes erlauben. Die tägliche Rufphase der Männchen beginnt nach Einbruch der Dunkelheit und endet einige Zeit nach Mitternacht. Nur zu Beginn dieser Rufphasen, wenn noch Männchen aus der Umgebung zum Rufen anwandern, kommt es zu Interaktionen und zur Abgabe von zahlreichen Revierrufen. Haben sie ihre Rufplätze gewählt, bleiben sie über Stunden an der gleichen Stelle. Für die rufenden Laubfrösche dieses Gebietes ist kennzeichnend, daß sie zwischen sich auffallend geringe Abstände wahren und vielfach nur 5 bis 10 cm voneinander entfernt sind.

Zwischen rufenden Männchen kommt es öfter zu Umklammerungsversuchen. Relativ selten treten dabei Befreiungsrufe auf, die wie die Revierrufe klingen. Das umklammerte Männchen läßt die zum Rufen aufgenommene Luft meist nicht ab, weshalb der Umklammerungsversuch bald scheitert und das umklammerte Männchen flüchten kann.

Schon bald nach Einbruch der Dunkelheit wandern auch die ersten paarungsbereiten Weibchen zum Teich. Sie halten sich tagsüber ebenso wie die Männchen in der näheren Umgebung des Gewässers auf. Weitere Weibchen wandern auch noch zu fortgeschrittener Stunde zu, denn gegen 22 und 23 Uhr lassen sich noch neue Pärchen ausmachen.

Am Ufer angekommen, verweilt ein Weibchen gewöhnlich einige Minuten und nähert sich dann gerichtet — hüpfend oder schwimmend — einem rufenden Männchen. Keineswegs entscheidet es sich immer für das nächste. Beim Männchen angelangt, stößt es dieses zumeist mit der Schnauze im Bereich der Schulter leicht an. Darauf reagiert das Männchen sofort, umklammert das Weibchen augenblicklich hinter den Vorderbeinen und läßt die zum Rufen aufgenommene Luft ab. Seltener schwimmt ein paarungsbereites Weibchen nur in die unmittelbare Nähe eines rufenden Männchens und verharrt einige Zentimeter von diesem völlig ruhig im Wasser. Das Männchen gibt noch drei bis fünf Paarungsrufe ab, bis es plötzlich wendet, auf das Weibchen zuschwimmt, es umklammert und die Luft aus den Lungen und der Schallblase abläßt. Nach erfolgter Umklammerung schwimmt das Paar schnell einige Meter in Richtung Teichmitte weg und taucht in tieferes Wasser. Die Schwimmbewegungen führt das Weibchen aus, das Männchen läßt sich weitgehend passiv mittragen. Nach einiger Zeit taucht das Paar wieder auf und hält sich in der pflanzenreichen Uferregion auf, wo die Wassertiefe zwischen 30 und 50 cm beträgt. Die Paare sind häufig sehr scheu und tauchen bei Störungen sofort weg.

Die Anzahl der an einem Tag zur Paarung anwandernden Weibchen wechselt und hängt ganz offensichtlich von den Witterungsverhältnissen ab, wenngleich die genauen Zusammenhänge noch nicht offenkundig sind.

Anfang Februar 1981 traten an sonnigen Tagen mit allerdings am Abend mäßiger Lufttemperatur um 14°C zwar regelmäßig, doch insgesamt wenige Paare auf — an einem Abend etwa sechs bis zehn. An einem Tag mit hoher Sonneneinstrahlung und einer Lufttemperatur von 20°C nach Einbruch der Dunkelheit herrschte sehr hohe Paarungsaktivität, denn mindestens 30 Paare waren im Verlauf des Abends im Teich. Trotz der an den folgenden Tagen noch anhaltenden günstigen Witterung war die Laichaktivität aber wieder geringer. Nur drei bis vier Paare stellten sich während eines Abends zur Paarung im Gewässer ein. Erst ein erneuter starker Temperaturanstieg einige Tage später war wieder von hoher Laichaktivität der Laubfrösche begleitet.

In die Fortpflanzungsperiode eines Jahres sind demnach mehrmals Tage mit erhöhter Laichbereitschaft eingeschlossen, gefolgt von Tagen mit relativer Ruhe. Dies hat zur Folge, daß gleichzeitig sehr unterschiedliche Entwicklungsstadien vorkommen. Ende Februar sind neben alten Larven aus früherer Paarungsaktivität auch junge Larven und frische Gelege im Teich.

Eiablage

Um das Laichverhalten zu beobachten und zu filmen, fingen wir am 22. Februar 1981 abends zwei Pärchen und setzten sie in das vorbereitete Aquarium. Die Weibchen waren sehr aktiv und schwammen mit den Männchen auf dem Rücken sowohl an der Wasseroberfläche als auch in der Tiefe des Beckens anhaltend umher. Da bis 2.45 Uhr keine Anzeichen beginnender Laichaktivität zu erkennen waren, wurden die Beobachtungen in der Annahme beendet, daß der Amplexus bis in den folgenden Tag hinein andauern wird. Um 6.30 Uhr hatten jedoch beide Weibchen abgelaicht.



Abb. 1. Ein *Hyla meridionalis*-Pärchen taucht zur Ablage von Eiern.

A pair of *Hyla meridionalis* dives to deposit eggs.

Am folgenden Abend wurden gegen 21 Uhr erneut zwei frisch umklammerte Paare aus dem Teich gefangen und in das Becken eingesetzt. Das erste Paar begann um 3.15 Uhr, das zweite kurz danach mit der Eiablage, die erst gegen 5 Uhr endete. Bis dahin zeigten die Weibchen wie am vorhergehenden Tag große Schwimmaktivität. Vor der Eiablage war der Körper der Weibchen aufgetrieben, und die dunklen Eier schimmerten durch die Körperwand. Auf das Verhalten des einen Paares gehe ich genauer ein — es ist auch für das des zweiten Paares typisch. Zur Eiablage tauchte das Weibchen mit kräftigen Schwimmbewegungen ab, das Männchen spreizte dabei zwar die Beine, verhielt sich aber zumeist passiv (Abb. 1). Nur wenn sich das Weibchen einen Weg durch das Pflanzengewirr suchte, bewegte sich das Männchen aktiv.

Fast immer ergriff das Weibchen am Grund mit seinen Vorderbeinen einen Pflanzenstengel und nahm gleich darauf die Laichstellung ein (Abb. 2). Es bog den Rücken weit nach unten durch, streckte die Hinterbeine nach hinten, den Kopf noch vorne oben und ließ auch das Brustbein auffällig hervortreten. Gleichzeitig streckte sich das Männchen nach hinten aus und fügte sich mit seinem Kopf und Leib dem Rücken des Weibchens dicht an und senkte die angewinkelten Hinterbeine. Seine Pupillen waren während des Laichaktes weniger geöffnet als die des Weibchens. Diese Körperhaltung dauerte ein bis zwei Sekunden. Dabei trat aus der Kloake des Weibchens ein Paket von Eiern aus, die das Männchen wahrscheinlich zu diesem Zeitpunkt besamte.

Unmittelbar danach krümmte sich das Weibchen, so daß die Bauchhaut Falten bildete, und führte mit den Fersen kräftige Wischbewegungen im Bereich der Kloake aus (Abb. 3). Dadurch löste sich das Eipaket ganz und sank langsam nach unten. Nur in wenigen Fällen trennte sich das Eipaket nach dem Auspressen sofort vollständig vom Körper, dennoch führte das Weibchen die Wischbewegungen aus, die demnach fester und regelmäßig wiederkehrender Bestandteil des Laichverhaltens sind. Während dieser Bewegungsfolge lag das Männchen ebenfalls in gekrümmter Haltung dem Weibchen dicht auf und hielt die Beine mit nach außen weisenden Füßen angewinkelt (Abb. 3).

Nach dem Abstreifen der Eier blieb das Pärchen völlig bewegungslos in der gekrümmten Stellung sitzen (Abb. 4). Das Weibchen hielt sich dabei häufig nicht nur mit den Vorderbeinen, sondern auch mit den Hinterbeinen fest oder hielt letztere mehr oder weniger ausgestreckt. Diese Ruhephase, während der beide Tiere wie erstarrt waren, dauerte 10 bis 15 Sekunden. Sie war um so auffälliger,

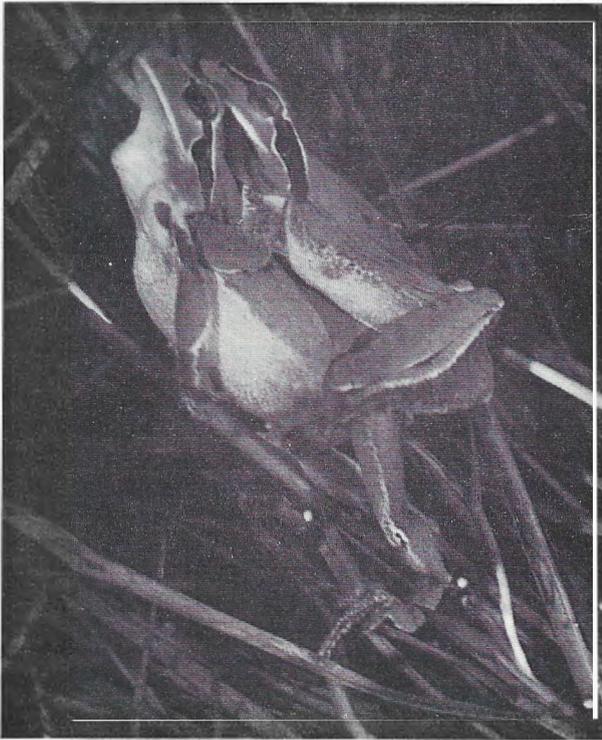


Abb. 2. Das Weibchen in der Laich- oder Signalstellung. Dabei streckt sich das Männchen und senkt die Hinterbeine.

The spawning or signal posture of the female. During this posture of the female the male is stretched out and the hind legs are directed downward.



Abb. 3. Durch kräftige Bewegungen mit den Fersen wischt das Weibchen ein Eipaket von der Kloake.

The female removes a portion of eggs from the cloaca by vigorous movements of the heels.

als ihr die Phase des Abstreifens der Eier vorausging, während der infolge der kräftigen Bewegungen des Weibchens mit den Hinterbeinen das Paar intensiv hin und her bewegt und nur deshalb nicht abgetrieben wurde, weil sich das Weibchen mit den Vorderbeinen fest an den Pflanzenstengel klammerte. Nach der Ruhephase entspannte sich das Paar, Weibchen und Männchen lösten sich aus der gekrümmten Position, und durch schnelle Schwimmbewegungen des Weibchens strebte das Paar rasch nach oben und tauchte auf.

Dort schwamm es umher oder verhielt sich ruhig an der Wasseroberfläche. Vor allem während dieser Ruhepausen liefen über den Leib des Weibchens intensive Kontraktionen, durch die offensichtlich weitere Eier für die Ablage vorbereitet wurden. Danach tauchte das Paar erneut in die Tiefe, und der Vorgang der Eiablage wiederholte sich in der geschilderten Weise. Während der eindreiviertel Stunde, die das Paar für die Ablage der Eier benötigte, tauchte es 50- bis 60mal, um Eier abzusetzen. Bis auf zwei Tauchvorgänge stieg das Paar nach der Abgabe eines Eipaketes jeweils wieder an die Wasseroberfläche.



Abb. 4. Nach dem Wegwischen der Eier verharrt das Paar bis zu 15 Sekunden in völliger Ruhe.

After the rubbing movements the pair remains motionless for up to 15 seconds.

Bei den beiden anderen legte das Weibchen zwei Pakete hintereinander ab, ehe es wieder auftauchte. Auch die Ablage des zweiten Paketes wurde durch die Laichstellung eingeleitet. Jedes abgelegte Eipaket enthielt zwischen 10 und 30, meist um 15 Eier (Abb. 5). Vor allem gegen Ende des Laichaktes wurden die Eipakete kleiner. Keines wurde von dem Weibchen direkt an Pflanzen befestigt, sondern die Pakete blieben an den Pflanzen hängen, wenn sie solche beim Absinken berührten. Eine Eihälfte war jeweils dunkel pigmentiert. Bald nach der Ablage waren alle Eier eines Paketes so orientiert, daß die unpigmentierte Hälfte mit dem spezifisch schwereren Dotter nach unten wies (Abb. 5). Für die Ablage der Eier bevorzugte das Weibchen keinen bestimmten Platz im Becken, so daß die Eier schließlich über das ganze Becken verteilt waren.

Diskussion

Beim Laubfrosch der Kanaren kommt es regelmäßig am Abend während der Rufphase der Männchen zum Amplexus, der bis in die Nacht hinein andauert.

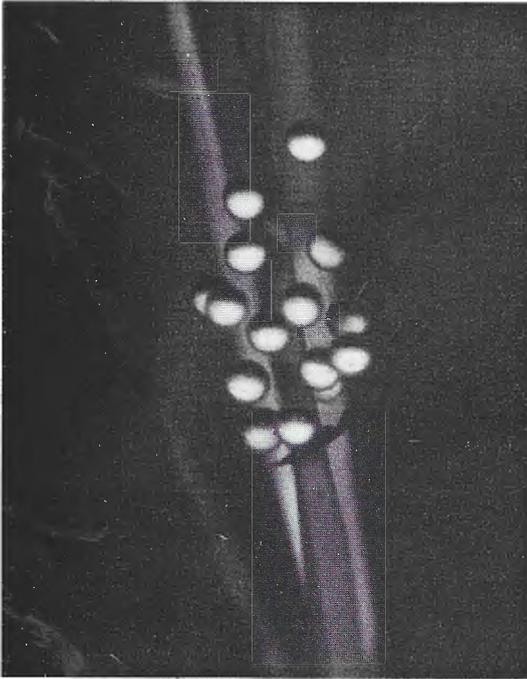


Abb. 5. Ein Eipaket einige Zeit nach der Ablage. Es haftet fest an einer Pflanze; die pigmentierten Hälften aller Eier weisen nach oben.

A portion of eggs some time after laying. The eggs are firmly attached to a plant and their pigmented parts are directed upward.

Bei den beiden ersten Paaren, deren Eiablage beobachtet werden sollte, hatte diese um 2.45 Uhr noch nicht begonnen, war aber am Morgen beendet. Bei den zwei anderen Paaren setzte sie um 3.45 Uhr ein. Auch im Teich waren jeweils morgens frische Gelege zu finden. Die Annahme ist berechtigt, daß in den meisten Fällen die Eiablage noch in der Nacht erfolgt, in der es zur Paarbildung kommt, denn nur einige Male war am Morgen ein Pärchen im Amplexus zu sehen. Höchstwahrscheinlich war es erst spät in der Nacht zum Amplexus gekommen, weshalb dieser über die Nacht hinaus andauerte.

Der Kanarische Laubfrosch gehört zu jenen Arten, bei denen der Amplexus verhältnismäßig lange dauert. Bei *Microhyla carolinensis* erfolgt die Eiablage bereits eineinhalb bis zwei Stunden nach Beginn des Amplexus (ANDERSON 1954). Nach HEINZMANN (1970) dauert bei *Alytes* eine Umklammerung bis zu 70 Minuten. *Rana temporaria* bleiben weniger als 24 Stunden im Amplexus (SAVAGE 1934). Mit höchstens zwei Minuten ist bei *Discoglossus pictus* ein Amplexus extrem kurz. Allerdings werden die Weibchen nach einer Oviposition sofort wieder von anderen Männchen umklammert. Das wiederholt sich, bis alle Eier abgelegt sind. Bis dahin vergehen gewöhnlich 24 Stunden (KNOEPFFLER 1961).

Rana temporaria-Weibchen legen ihre Eier innerhalb weniger Sekunden in Form eines einzigen, großen Eipaketes ab (SAVAGE 1934). Auch *Alytes*-Weibchen setzen nur ein Eipaket ab, das aber höchstens 70 Eier enthält (HEINZMANN

1970). Diese Art der Oviposition ist selten, denn bei den meisten anderen Species geben die Weibchen ihre Eier in mehreren Schüben ab. Bei *Rana pipiens* sind es innerhalb von zwei bis acht Minuten bis zu 23 (NOBLE & ARONSON 1942); *Bufo bufo*-Weibchen lassen bei einem Schub etwa 20 cm lange Eischnüre austreten, und nach fünf bis zehn solcher Schübe sind alle Eier abgesetzt (EIBL-EIBESFELDT 1950). Die Mittelmeer-Laubfrösche der Kanarischen Inseln übertreffen alle diese und andere Arten bei weitem, da sie pro Laichakt 50- bis 60mal Eier abgeben. Trotz dieser hohen Zahl sind die Eipakete keineswegs sehr klein, so daß das gesamte Gelege eines Weibchens stattlichen Umfang hat.

Bei den meisten Arten leitet das Weibchen die Oviposition ein, indem es seine kennzeichnende Körperstellung einnimmt und den Rücken auffallend stark durchbiegt. EIBL-EIBESFELDT (1952) wählte für diese Position die Bezeichnung Laich- oder Signalstellung. Beide sind sehr treffend, da das Weibchen in dieser Position Eier abgibt, dies gleichzeitig dem Männchen signalisiert und so die Abgabe der Spermien einleitet. Bei *Discoglossus pictus* eröffnet das Männchen die Eiablage. Mit seinen Hinterfüßen trommelt es etwa zehn Sekunden lang auf den Rücken des Weibchens und veranlaßt dieses dadurch zur Abgabe von Eiern (KNOEPPFLER 1961). Bei dieser Art ist auch der Austritt der Samenflüssigkeit genau zu beobachten, da sie trüb ist. Das ist bei den Mittelmeer-Laubfröschen nicht der Fall.

Jede Oviposition ist durch einige, regelmäßig wiederkehrende Verhaltens-elemente ausgezeichnet. Auf die Laichstellung, die zum Austritt der Eier führt, folgen bei den *Hyla meridionalis*-Weibchen die Wischbewegungen mit den Hinterbeinen, um die Eier vom Körper abzulösen. Diese Wischbewegungen treten auch dann auf, wenn sich ein Eipaket sofort vom Körper ablöst. An diese Bewegungen schließt eine auffallend lange Ruhepause an, in der beide Tiere eine charakteristische Stellung einnehmen. Die stereotype Abfolge dieser Verhaltenskette trägt zweifellos dazu bei, die Besamung der Eier zu sichern. Solche Wischbewegungen scheinen nicht sehr verbreitet zu sein; SAVAGE (1932) erwähnt sie für *Bombina variegata*. Nehmen *Hyla andersonii*-Weibchen nach der Laichstellung wieder ihre normale Haltung ein, gleiten die Männchen nach hinten und schieben dabei die ausgetretenen Eier von der Kloake (ARONSON 1943). Bei anderen Arten sind in die Verhaltenskette, die mit der Ablage besamter Eier endet, andere, artspezifische Körperstellungen oder Bewegungen eingebaut. Ehe *Rana pipiens*-Weibchen die Laichstellung einnehmen, führen sie mit den Hinterbeinen einige Bewegungen aus, wodurch ein Paar langsam nach rückwärts gelangt. Typisch ist ferner die Haltung der Hinterbeine, die eine Art Korb bilden und die aus der Kloake austretenden Eier aufnehmen (NOBLE & ARONSON 1942). Auch *Hyla a. arborea*-Paare bewegen sich vor der Einnahme der Laichstellung rückwärts, bis sie mit den Hinterbeinen Pflanzen berühren und an ihnen den Laich anheften können (EIBL-EIBESFELDT 1952). Die Weibchen von *Bombina variegata* klammern sich bei der Eiablage mit den Vorderbeinen an einen Pflanzenstengel und schlagen nach dem Austritt der Eier mit einem Hinterbein. Dadurch wirbelt das Paar mehrmals um den Stengel und befestigt so die Eier an der Pflanze (SAVAGE 1932).

Die Einnahme der Laichstellung ist nervös kontrolliert. Auf elektrische Reizung im Nucleus praeropticus anterior des Zwischenhirns gehen Weibchen

von *Hyla arborea savignyi* in die Laichstellung. Bemerkenswert ist, daß auch die Männchen dieser Art bei Reizung im gleichen Kerngebiet mit nur wenig höherer Reizspannung als bei den Weibchen die Laichposition einnehmen (KNORR 1976).

Dank

Ich danke den Herren Dr. H.-K. GALLE, Dr. D. HAARHAUS und R. DRÖSCHER, Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, für die Genehmigung, diesen Aufsatz mit Aufnahmen aus einem wissenschaftlichen Film auszustatten, ferner für die vorbildliche Zusammenarbeit bei der Anfertigung der Filmaufnahmen. Herrn Dipl.-Biol. B. SCHNEIDER-LOWITZ danke ich für wertvolle Hilfe.

Zusammenfassung

Beim Mittelmeer-Laubfrosch auf Teneriffa kommt es in den Abendstunden während der Rufphase der Männchen zur Bildung von Paaren. Bei zwei Paaren wurde die Eiablage beobachtet. Sie begann um 3.15 Uhr und endete gegen 5 Uhr morgens. Während dieser Zeit tauchte jedes Paar 50- bis 60mal und setzte jeweils Eier in sehr stereotyper Weise ab: Die Weibchen nahmen die Laichstellung ein und ließen Eier austreten. Danach führten sie mit den Fersen Wischbewegungen aus, streiften dadurch die Eier von der Kloake ab, die sanken und an Pflanzen hängenblieben. Im Anschluß daran folgte eine Ruhepause von 10 bis 15 Sekunden, ehe die Paare wieder für einige Zeit auftauchten.

Summary

In *Hyla meridionalis* of the Canary Islands amplexus takes place in the evening while the males are calling vigorously. The egg laying behavior was observed in detail in two pairs. Oviposition started at 3:15 a. m. and lasted till about 5 a. m. During this period each pair dived up to 60 times, each time depositing a portion of eggs in a very stereotyped fashion: The females adopted the spawning posture and ejected eggs which they removed by rubbing their heels against the cloaca. Afterwards the pair remained motionless for 10 to 15 seconds and surfaced again for some time. The eggs sank slowly and adhered to plants.

Schriften

- ANDERSON, P. K. (1954): Studies in the ecology of the narrow-mouthed toad, *Microhyla carolinensis carolinensis*. — Tulane Stud. Zool., 2: 15-46. New Orleans.
- ARONSON, L. R. (1943): The "release" mechanism and sex recognition in *Hyla anderssonii*. — Copeia, 1943: 246-249.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1950): Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Behaviour, 2: 217-236. Leiden.
- — — (1952): Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren; I. Zur Paarungsbiologie des Laubfrosches, *Hyla arborea* L. — Z. Tierpsychol., 9: 383-395. Berlin.

- HEINZMANN, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (LAUR.) — *Oecologia*, 5: 19-55. Berlin.
- JAMESON, D. L. (1955): Evolutionary trends in the courtship and mating behavior of Salientia. — *Syst. Zool.*, 4: 105-119. Lawrence, Kansas.
- KNOEFFLER, L.-PH. (1961): Contribution à l'étude du genre *Discoglossus* (Amphibia, Anura). — Thèses présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris., Sér. A, No. 932: 1-96.
- KNORR, A. (1976): Central control of mating call production and spawning in the tree frog *Hyla arborea savignyi* (AUDOUIN): results of electrical stimulation of the brain. — *Behav. Processes*, 1: 295-317. Amsterdam.
- LIU, C. C. (1931): Sexual behaviour in the Siberian toad, *Bufo raddei* and the pond-frog *Rana nigromaculata*. — *Peking nat. Hist. Bull.*, 6: 43-60.
- NOBLE, G. K. & ARONSON, L. R. (1942): The sexual behavior of Anura. I. The normal mating pattern of *Rana pipiens*. — *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 80: 127-142. New York.
- SALTHER, S. N. & MECHAM, J. S. (1974): Reproductive and courtship patterns. — In: I. OETS, B. (ed.): *Physiology of the Amphibia*, 2: 309-321. New York (Academic Press).
- SAVAGE, R. M. (1932): The spawning, voice and sexual behaviour of *Bombina variegata variegata*. — *Proc. zool. Soc. London*, 1932: 889-898.
- — — (1934): The breeding behaviour of the common frog, *Rana temporaria temporaria* and the common toad, *Bufo bufo bufo*. — *Proc. zool. Soc. London*, 1934: 55-70.