

Beobachtungen zum Paarungsverhalten der Gelbbauchunke (*Bombina variegata variegata*)

RUEDI ABBÜHL & HEINZ DURRER

Observations on mating behaviour of the yellow-bellied toad (*Bombina variegata variegata*)

To study the mating behaviour of *Bombina variegata* two randomly selected males (I and II) and females (I and II) were resettled into the aqua-terrarium after a two week dry period. With the help of a video surveillance system, which recorded a period of over 750 min, the relevant biological mating behaviour could be evaluated. During the entire observation period female I laid her eggs in five different intervals of 13 to 115 min. After every egg laying a behaviour was observed, which we called »Circle Dance«: The pair, led by the female, swims two to eight small circles around the area where the eggs have been laid. The egg laying and the »Circle Dance« takes between 30–45 s. The number of laid eggs decreased from 72 to 2. Everytime eggs were laid, new water plants were selected. With female II only mating attempts were observed. The male which was ready to mate would clasp himself onto female II, the female, however, freed herself successfully from his clasp with very slow motions, thereafter escaping on land or submerging. The entire action from the female's clasping until her release took anything from a few seconds up to a few minutes and never led to egg laying. We observed by which the male tried to conquer already occupied females:

- The attacking male clasped himself to the ventral side of the female, turned the couple over and squeezed himself, with sliding motions, onto the back of the female, thereby displacing the clasping male (38 % success rate, n = 42).
- The attacking male attached himself to the hindlegs of his competitor turned himself sideways thereby twisting the hind extremities until the clasping male released (30 % success rate, n = 36).
- The attacking male approached the mating pair laterally and tried to place his front legs between the couple (8 % success rate, n = 13).

During two of five times at which the female laid eggs, male II dove under and swam with powerful strokes toward the couple and attached himself exactly at the moment the eggs were laid to the ventral side of the female. During this way, the eggs were probably fertilised by the attacking male.

Key words: Amphibia, Anura, Discoglossidae, *Bombina variegata variegata*, mating, sexual behaviour, competition.

Zusammenfassung

Um das Paarungsverhalten von *Bombina variegata* zu studieren, wurden zwei zufällig ausgewählte Männchen (I und II) und Weibchen (I und II) nach einer zweiwöchigen Trockenperiode in ein Aquaterrarium umgesiedelt. Mit Hilfe einer Videoüberwachungsanlage, die während 750 min Bild und Ton aufzeichnete, konnten die paarungsbiologisch relevanten Verhaltensweisen ausgewertet werden. Während der gesamten Beobachtungszeit laichte das Weibchen I in Intervallen von 13 bis 115 min fünfmal ab. Nach jeder Eiablage folgte ein Verhalten, welches wir als »Kreistanz« beschreiben: Angetrieben durch das Weibchen, schwamm das Paar im Wasser zwei bis

acht enge Kreise um den Laichablageort. Die Laichabgabe und der vom Weibchen ausgelöste »Kreistanz« dauerten 30 bis 45 s. Die Eizahlen nahmen von anfänglich 72 auf 2 ab. Bei jedem Laichausstoß wurden neue Wasserpflanzen als Ablai chstellen aufgesucht. Beim Weibchen II konnten nur Paarungsversuche beobachtet werden. Dabei umklammerte das paarungsbereite Männchen das Weibchen II, welches sich jeweils mit sehr langsamen Bewegungen erfolgreich aus der Umklammerung befreite und danach an Land flüchtete oder untertauchte. Der gesamte Ablauf von der Umklammerung bis zur Befreiung dauerte nur einige Sekunden bis wenige Minuten und führte nie zur Laichabgabe.

Es konnten besondere Verhaltensweisen beobachtet werden, mit Hilfe derer die Männchen versuchten, ein bereits besetztes Weibchen zu erobern:

- Das angreifende Männchen klammerte sich ventral an das Weibchen, drehte das Paar auf den Rücken und schob sich mit seitlichen Rutschbewegungen auf den Rücken des Weibchens. Dadurch wurde das klammernde Männchen seitlich weggeschoben (Erfolgsrate 38 %, n = 42).

- Das angreifende Männchen heftete sich an eine Hinterextremität und drehte sich um die Längsachse, bis das klammernde Männchen losließ (Erfolgsrate 30 %, n = 36).

- Das angreifende Männchen schwamm das Paar seitlich an und versuchte, mit den Vorderextremitäten zwischen das Paar zu gelangen (Erfolgsrate 8 %, n = 13).

Bei zwei von fünf Ablai chzeitpunkten tauchte das Männchen II unter, schwamm mit heftigen Ruderschlägen auf das Paar zu und klammerte sich genau im Zeitpunkt des Eiausstoßes ventral an das Weibchen I. Vermutlich wurden die Eier dadurch vom angreifenden Männchen befruchtet.

Schlüsselbegriffe: Amphibia, Anura, Discoglossidae, *Bombina variegata variegata*, Paarung, Sexualverhalten, Konkurrenz.

1 Einleitung

Bisher sind das Paarungsverhalten und die Fortpflanzungsstrategie der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) kaum beschrieben worden, da präzise Beobachtungen aufgrund des Fluchtverhaltens und der Dämmerungs- und Nachtaktivität schwierig sind. Eine Fortpflanzungsstrategie kann als eine Kombination aus physiologischen, morphologischen und verhaltensbiologischen Merkmalen angesehen werden (DUELLMANN & TRUEB 1994).

In unserer Untersuchung wurden zwei weibliche und zwei männliche Unken in einem kleinflächigen Aquaterrarium gehalten, um mit Hilfe einer Videoüberwachungsanlage Verhaltensweisen im Zusammenhang mit dem Paarungsverhalten näher zu studieren. Für die Männchen stellen die Weibchen eine knappe Ressource dar, um die ein Wettbewerb zwischen den Männchen stattfindet (KREBS & DAVIES 1984). So beanspruchen beispielsweise Ochsenfrösche (*Rana catesbeiana*) Reviere in Tümpeln, in die die Weibchen einwandern. Die bevorzugten Reviere werden von den Männchen heftig umkämpft, und die größten und stärksten Frösche erobern die besten Plätze. Kleine junge Männchen sind nicht stark genug und verhalten sich deshalb als Satelliten, die schweigend in der Nähe eines quakenden Männchens sitzen (HOWARD 1978). Dort versuchen sie, die von den Rufem herbeigelockten Weibchen abzufangen und sich mit ihnen zu paaren (KREBS & DAVIES 1984).

In unserer Versuchsanlage wurden viele Interaktionen zwischen den vier Individuen beobachtet, von denen nachfolgend einige dargestellt werden.

2 Material und Methode

Wir halten seit fünf Jahren eine Gruppe von ca. 25 Gelbbauchunken in einem Wintergarten. Für die Aufnahme des Paarungs- und Konkurrenzverhaltens auf Video, musste der geeignete Zeitpunkt abgewartet werden. Nach unserer Erfahrung kann das Fortpflanzungsverhalten am besten durch einen zweiwöchigen trockenen Landaufenthalt und ein anschließendes künstliches »Regenereignis« ausgelöst werden. Die Weibchen laichten bis zu viermal innerhalb einer Saison in Abständen von ein bis zwei Wochen (ABBÜHL & DURRER 1998).

Nach einer zweiwöchigen Trockenperiode siedelten wir im Juni 1995 vier zufällig ausgewählte Unken, zwei Weibchen und zwei Männchen, in ein Aquaterrarium mit den Maßen 40 x 40 x 30 cm um. Der Wasserstand betrug 15 cm. Als Laichstruktur boten wir Hornblatt an. Ein Ziegelstein bildete den Landteil. Auf diesem befand sich eine mit Fliegenmaden gefüllte Petrischale. Eine Videoüberwachungsanlage der Marke Panasonic, Time Lapse Video Cassette Recorder, zeichnete während 12,5 h (750 min) kontinuierlich Bild und Ton auf. Die dämmerungssensitive Kamera garantierte eine störungsfreie Beobachtung des Verhaltens. Nachdem die Männchen angefangen hatten zu rufen, wurde mit den Aufzeichnungen begonnen.

Das Weibchen I maß 42,0 mm und wog 7,4 g, das Weibchen II 40,8 mm und 6,3 g, das Männchen I 41,0 mm und 7,9 g und das Männchen II 39,2 mm und 6,4 g.

In der Folge werden die in dieser Arbeit verwendeten ethologischen Begriffe und Auswertungskategorien definiert:

Amplexus: Das Männchen umklammert das Weibchen.

Angriff: Ein Zweitmännchen ist bestrebt, das sich im Amplexus befindende Männchen zu verdrängen (siehe Resultatteil).

Schwimmen: Synchrone Bewegung der Hinterextremitäten, die einen Vorschub erzeugen. Die Vorderextremitäten werden an den Rumpf gepresst.

Suchschwimmen: Das Männchen streckt seine Vorderextremitäten aus, spreizt die Phalangen und schwimmt gegenüber dem *Schwimmen* (siehe Begriffsdefinition oben) mit erhöhter Frequenz. Wenn es mit den Phalangen einen Gegenstand berührt, umklammert es diesen sofort.

Tauchen: Die Unke taucht ab und hält sich am Boden unter Wasser auf.

Wasserwellen: Die Unke liegt flach auf dem Wasser und erzeugt mit den Hinterbeinen Wasserwellen. Diese synchronen Beinbewegungen unterscheiden sich deutlich von Schwimmstößen, da die Schwimmhäute während der Vor- und Rückwärtsbewegungen gespreizt sind und kein Vorschub erzeugt wird.

Fressen: Nahrungsaufnahme an Land (Fliegenmaden).

Landaufenthalt: Die Unke hält sich an Land auf.

Verharren: Die Unke bleibt im Wasser an Ort und Stelle und nimmt eine charakteristische Stellung ein, indem sie ganz flach auf der Wasseroberfläche liegt. In dieser Position ragen nicht nur Teile des Rumpfes aus dem Wasser, sondern auch die weit gespreizten Schwimmhäute.

Rufen: 1. Paarungsruf: Rhythmische »uh-uh-uh«-Rufe. Nach LÖRCHER (1969) beträgt die Grundfrequenz der Paarungsrufe, gemessen bei einer Wassertemperatur von

18 °C, 500 Hz bei 74 Rufen pro min und einer Rufdauer von 230 ms. 2. Abwehrruf: Von SCHNEIDER et al. (1986) beschriebene gackernde Laute.

Die Auswertung der Verhaltenselemente erfolgte in Minutenintervallen. Das vorherrschende Verhaltenselement, welches während mindestens 30 s zu beobachten war, wurde tabellarisch erfasst und für jede Unke einzeln ausgewertet.

3 Ergebnisse

3.1 Anteile der verschiedenen, definierten Verhaltenselemente während der Beobachtungsdauer

Die vier Unken zeigten in bezug auf die Quantität der Verhaltenselemente starke Unterschiede (Abb. 1). Das Männchen I verbrachte die meiste Zeit im Amplexus (92 %); die übrigen Verhaltensweisen waren anteilmäßig gering. Das Weibchen I befand sich während 95 % der Beobachtungszeit im Amplexus (694 min von Männchen I und 15 min von Männchen II umklammert) und zeigte den beiden Männchen gegenüber kein Abwehrverhalten. Fünfmal kam es während des Amplexus mit Männchen I zur Eiablage (siehe Kap. 3.3).

Anders verhielt sich das Weibchen II. Es hielt sich lange Zeit an Land auf (64 %), verharrte regungslos auf dem Wasser (18 %) oder tauchte unter (5 %). Als einziges der Unken fraß es während der Untersuchungszeit (5 %). Kam es während des Aufenthaltes im Wasser zu einer Umklammerung, befreite sich das Weibchen mit einer charakteristischen Verhaltensweise (siehe unter Ziffer 2). Aufgrund des unterschiedlichen Verhaltens von Weibchen I und Weibchen II muss der Schluss gezogen werden, dass das Weibchen II keine Paarungsbereitschaft zeigte.

Mit einem Anteil von 38 % bestand die Hauptaktivität des Männchens II im Schwimmen (29 % Schwimmen, 9 % Suchschwimmen), gefolgt vom Verharren auf dem Wasser (24,5 %). Die Rufaktivität (8 %) sowie das Erzeugen von Wasserwellen mit den Hinterextremitäten (5 %) wurden alternierend beobachtet. Das Männchen II befand sich immer nur für sehr kurze Zeit im Amplexus: 15 min mit Weibchen I und 39 min mit Weibchen II. Zudem wurden 76 Angriffe auf das Paar (Männchen I und Weibchen I) registriert. Davon wehrte das Männchen 161 Angriffe erfolgreich ab.

3.2 Verhalten der beiden Weibchen gegenüber den Männchen

Das Verhalten des Weibchens gibt den Ausschlag, ob es zu einer Paarung kommt oder nicht. Beide Männchen versuchten, zum Amplexus zu gelangen. Das Männchen I war erfolgreicher. Mit Beteiligung des Weibchens II konnten wir lediglich Paarungsversuche beobachten. Diese dauerten einige Sekunden bis wenige Minuten und führten nie zur Eiablage. Ein Beispiel dazu zeigt Abbildung 2. Das paarungsbereite Männchen umklammerte das Weibchen II (Abb. 2.1). Das Weibchen löste sich mit sehr langsamen Bewegungen aus der Umklammerung. Dabei waren seine Hinterextremitäten

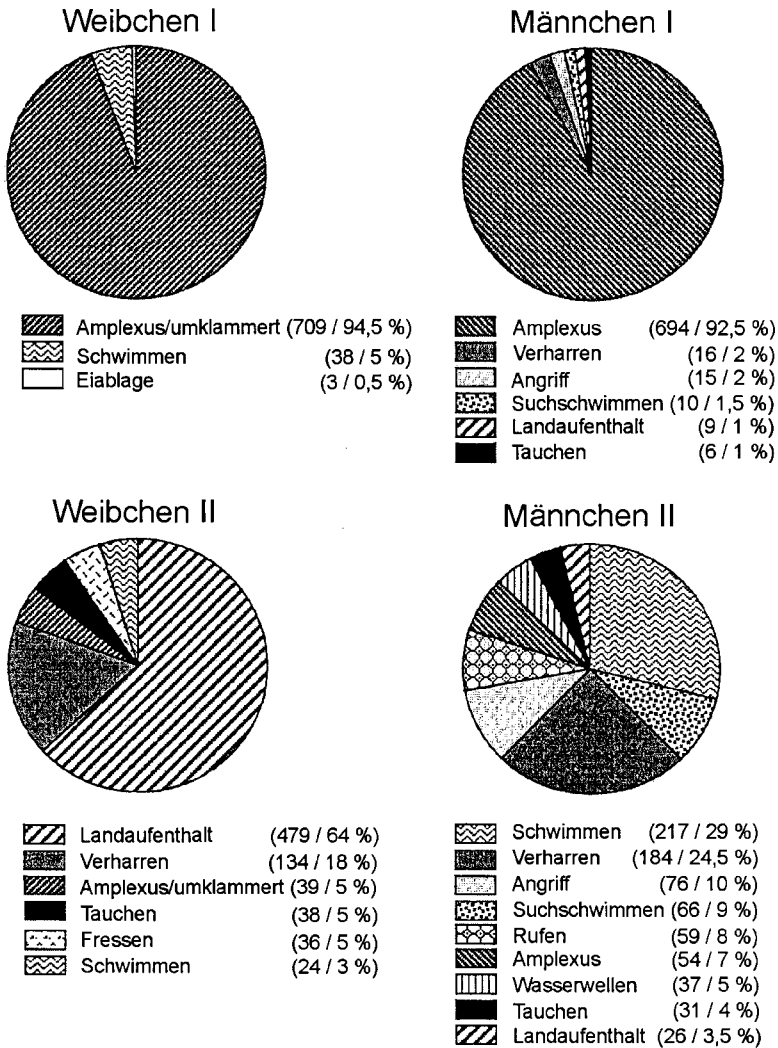


Abb. 1: Prozentuale Häufigkeit einzelner Verhaltenselemente im Verlauf der Beobachtungszeit von 750 min. Die Zahlenwerte in Klammern entsprechen den Absolutwerten in Minuten.

Frequency in percent off different behavioural elements during the course of 750 min. The numbers in parenthesis are equivalent to absolute numbers in minutes.

ausgestreckt. Mit seinen Vorderextremitäten versuchte es den Wasserpflanzen oder anderen Strukturen entlangzukriechen (Abb. 2.2). Das Männchen rutschte dorsal immer weiter nach hinten (Abb. 2.3). Das Weibchen schwamm über die Wasserpflanzen zum Ziegelstein und versuchte, das Männchen daran abzustreifen.

Bei der »echten Paarung« wurde das Weibchen I mehrere Stunden umklammert und laichte mehrmals ab.

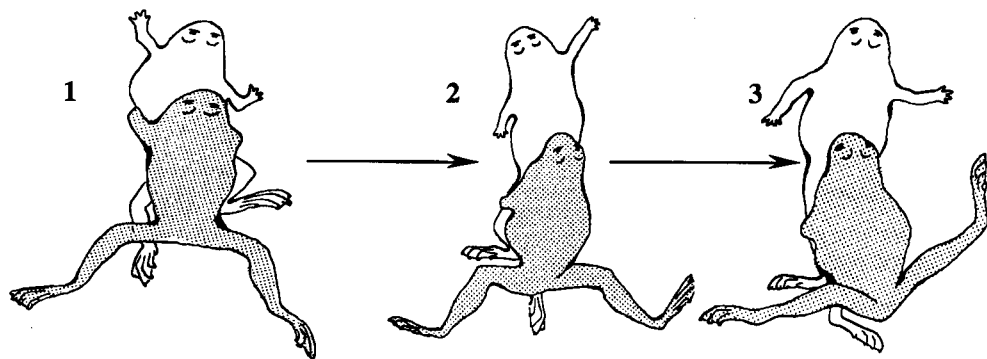


Abb. 2: Paarungsversuch (1–3): Das nicht paarungsbereite Weibchen (weiß) befreit sich mit langsamen Bewegungen aus der Umklammerung eines Männchens (grau).
Coupling attempt (1–3). The female (white) was not ready to mate and freed herself from the clasp-
ing of the male (grey) with slow movements.

3.3 Laichabgabe

Vor der Laichabgabe streckte das Weibchen I seine Vorderextremitäten aus, bis es auf eine Wasserpflanze stieß, die sich knapp unter der Wasseroberfläche befand (Abb. 3.1). In der Folge schob es die Wasserpflanze unter die Kloake (Abb. 3.1). Anschließend spreizte es die Hinterextremitäten und der Laich wurde ausgestoßen (Abb. 3.2).

Tab. 1: Zeitliche Abfolge und Anzahl Eier des Weibchens I während einer Paarung.

Chronological sequence of egg delivery and quantity of female I during one mating.

Uhrzeit	Anzahl Eier
20:20	72
21:02	28
21:15	15
00:10	06
00:40	02

Das Männchen krümmte seine hintere Körperpartie und besamte so vermutlich die Eier. (Abb. 3.3). Danach begann das Paar mit einem »Kreistanz« (Abb. 3.4, 3.5, 3.6). Die Initiative ging vom Weibchen aus, indem es sich nur mit der rechten Hinterextremität fortbewegte. Das Männchen machte diese Kreisbewegungen passiv mit. Das Paar drehte sich zwei- bis achtmal horizontal um die eigene Achse (Radius von ca. 3 cm). Die Laichabgabe und der »Kreistanz« dauerten 30–45 s. Auf jede Laichabgabe folgte ein »Kreistanz«. Während der gesamten Beobachtungszeit wurde der Laich in Intervallen von 13–115 min fünfmal abgesetzt (siehe Tab. 1), ohne dass der Amplexus gelöst wurde. Bei jedem Laichausstoß wurden neue Wasserpflanzen als Ab-
laichstellen aufgesucht. Die Eizahlmenge nahm von anfänglich 72 auf 2 ab.

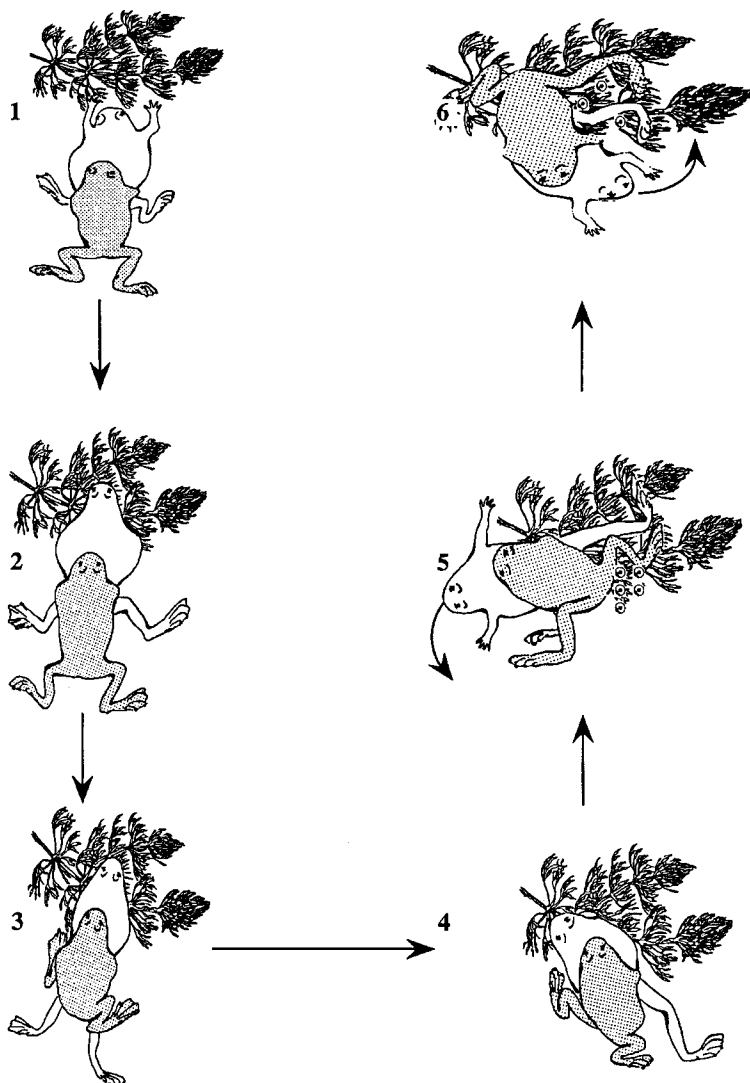
3.4 »Angriffsverhalten« der Männchen auf das klammernde Paar

Wir konnten drei Angriffstaktiken unterscheiden:

a) Das angreifende Männchen schwamm von hinten auf das Paar zu, tauchte unter und klammerte sich an den Bauch des bereits verpaarten Weibchens. In der Folge wurde das Paar auf den Rücken gedreht. Mit seitlichen Rutschbewegungen schob sich

Abb. 3: »Kreistanz« mit Eiablage: Erklärungen siehe Text.

»Circle Dance« with egg delivery: for explanations see text.



der Angreifer in Richtung Rücken des Weibchens, wobei das klammernde Männchen zur Seite gestoßen wurde. Die Erfolgsrate dieses Verhaltens lag bei 38 % ($n = 42$).

b) Das angreifende Männchen schwamm von hinten auf das Paar zu. Das klammernde Männchen reagierte mit Fußritten, stieß gackernde Abwehrlaute aus und presste seinen Kopf an das Weibchen. Das angreifende Männchen heftete sich an die rechte Hinterextremität des klammernden Männchens (Abb. 4.1) und drehte diese um ein paar Grad (Abb. 4.2, 4.3, 4.4). Mit einem kurzen Sprung gelangte der Angreifer auf den Rücken des klammernden Männchens (Abb. 4.5). Das klammernde Männchen streckte ruckartig seinen Rücken durch, und der Angreifer löste die Umklammerung (Abb. 4.6). Die Erfolgsrate dieses Verhaltens lag bei 30 % ($n = 36$).

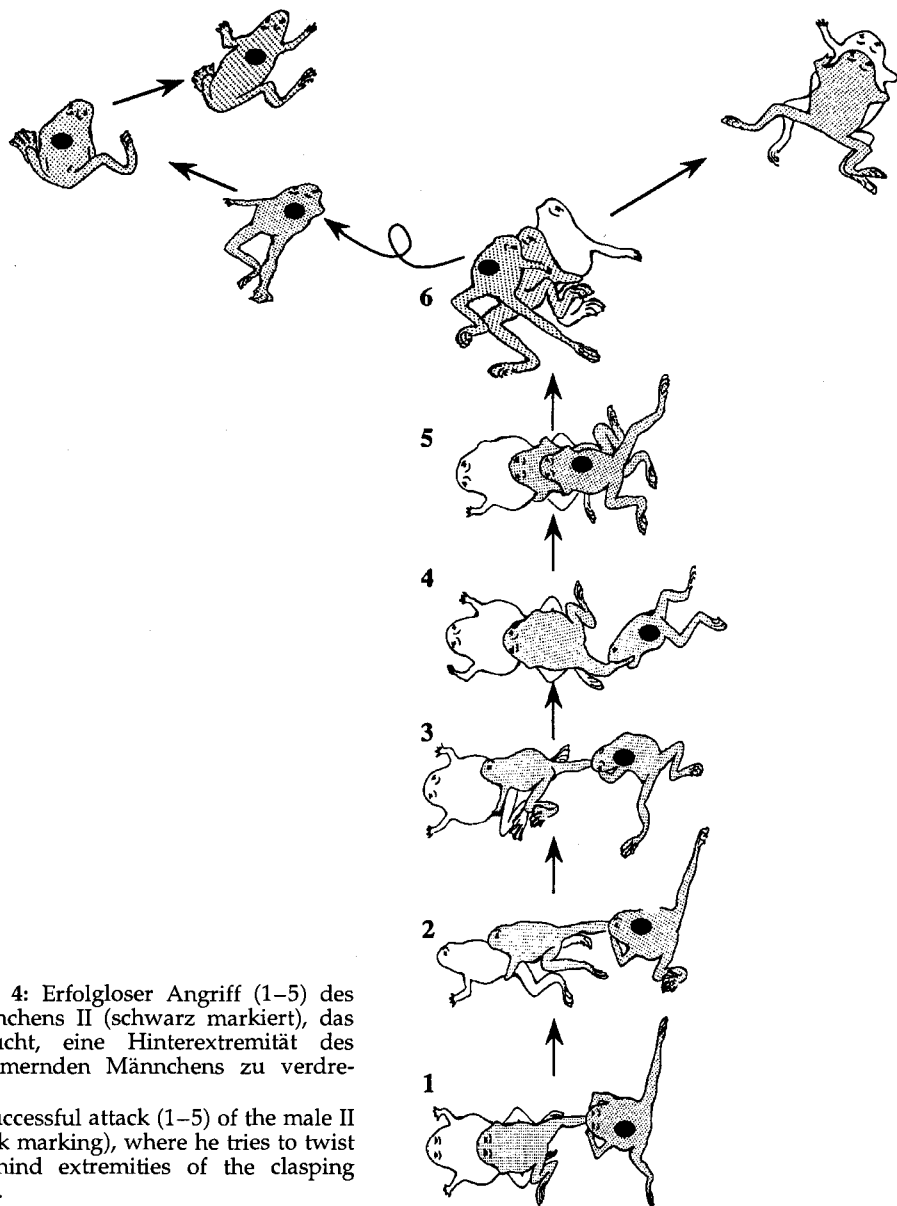


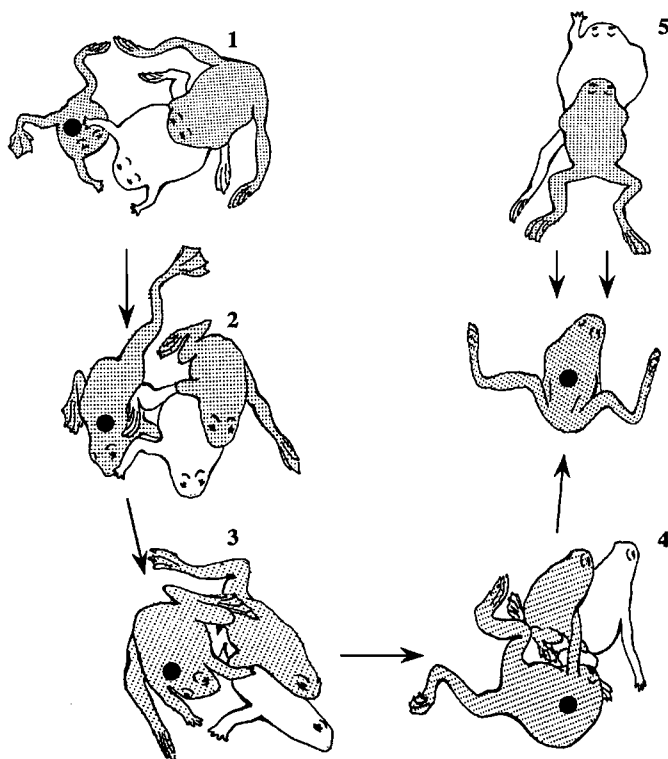
Abb. 4: Erfolgreicher Angriff (1–5) des Männchens II (schwarz markiert), das versucht, eine Hinterextremität des klammernden Männchens zu verdrehen.

Unsuccessful attack (1–5) of the male II (black marking), where he tries to twist the hind extremities of the clasping male.

c) Das angreifende Männchen schwamm das Paar seitlich an. In dieser Position konnten die Fußtritte des klammernden Männchens das angreifende Männchen nicht erreichen. (Abb. 5.1). Das klammernde Männchen stieß gackernde Abwehrlaute aus. Das angreifende Männchen versuchte, mit einer Vorderextremität seitlich zwischen das Paar zu gelangen (Abb. 5.2, 5.3, 5.4, 5.5). Die Erfolgsrate dieses Verhaltens lag bei 8 % ($n = 13$).

Abb. 5: Angriffstaktik (1–4) bei der das angreifende Männchen versucht, seitlich zwischen das Paar zu gelangen. Angreifer mit schwarzer Markierung wird durch Fußtritte abgewehrt.

Attacking strategies (1–4) where the attacking male tries to pry laterally between the coupling pair. The attacker with a black marking was fended off with kicks.



3.5 Verhalten des Männchens II bei der Laichablage

Dem Männchen II gelang es nur vereinzelt, das Männchen I vollständig zu verdrängen. Spätestens nach der ersten Laichabgabe blieb es erfolglos. Die Videoauswertungen zeigten, dass sich das Männchen II möglicherweise dennoch am Laichgeschäft beteiligen konnte. So störte das Männchen II zwei von insgesamt fünf Ablaichereignissen. Kurz vor der Laichabgabe verharrte das Männchen II jeweils in einem Abstand von 10 cm zum Paar. Im Zeitpunkt des Laichausstoßes tauchte das Männchen II unter, schwamm mit heftigen Ruderschlägen auf das Paar zu und klammerte sich ventral an das ablaichende Weibchen I.

4 Diskussion

Aus dem unterschiedlichen quantitativen und qualitativen Verhalten der Unken kann geschlossen werden, dass die Männchen paarungsbereit waren, wohingegen die Weibchen Unterschiede in der Paarungsbereitschaft zeigten. Das Weibchen II wehrte alle Umklammerungen ab. Bei der Abwehr zeigte es eine besondere Verhaltensweise, die MERTENS (1928) als »Chamäleonreaktion« und SAVAGE (1932) als »a slow crawling movement« bezeichneten. Nach jeder Befreiung hielt es sich entweder an Land auf

und nahm als einzige Unke Nahrung zu sich oder tauchte unter. Nach SAVAGE (1932) meiden nicht paarungsbereite Weibchen die Nähe der Männchen. Nach NÖLLERT & GÜNTHER (1996) existieren in der Natur mehrere »zeitliche Populationen«, was wir auch an der unterschiedlichen Paarungsbereitschaft der Weibchen beobachten konnten. Das Weibchen I akzeptierte den Amplexus und laichte innerhalb von vier Stunden fünfmal ab. Unmittelbar nach der Laichabgabe folgte ein Verhalten, welches wir als »Kreistanz« beschrieben haben, bei dem das Paar, angetrieben durch das Weibchen, zwei bis acht enge horizontale Kreise um die Ablaiestelle beschrieb. Anhand von 26 weiteren — noch unveröffentlichten — Paarungsbeobachtungen erhärtet sich die Beobachtung, dass nach jeder Laichabgabe ein »Kreistanz« folgt. Die genaue Funktion des »Kreistanzes« ist noch unbekannt. Möglicherweise werden die Eier bei den Drehbewegungen an einer Struktur befestigt. Denkbar wäre auch, dass die Spermien dadurch besser über den gesamten Laich verteilt werden.

Wie wir feststellen konnten, wird der Laich bevorzugterweise an Substrat — in unserem Fall handelt es sich um Hornblatt — im Wasser angeheftet. FELLEBERG (1974) fand in einer Wasserstelle 144 Laichballen. Davon waren acht nicht an einem Substrat befestigt. Die Unke verhält sich hinsichtlich der Strukturen, an denen sie den Laich befestigt, weitgehend unspezifisch. MEY (1988) gab verschiedene Pflanzenarten an, an denen er Laich der Gelbbauchunke fand: Flatterbinse (*Juncus effusus*), Breitblättriger Rohrkolben (*Typha latifolia*), Hundsquecke (*Agropyron caninum*) sowie Blaugrüne Binse (*Juncus inflexus*). Nach NIEKISCH (1995) hat das Ablaihen an Substrat den Vorteil, dass die Laichballen dadurch deutlich besser getarnt sind. Die Eier an Substrat im Wasser zu befestigen, schützt vor Fraßschäden durch Larven der Kreuzkröte (*Bufo calamita*), mit der *B. variegata* oft das Laichgewässer teilt. Diese Kaulquappen halten sich fast ausschließlich am Gewässerboden auf und schwimmen kaum im freien Wasserkörper (NIEKISCH 1979, SACHER 1986).

Der Laich wurde immer an einem anderen Ort im Aquaterrarium an den Wasserpflanzen deponiert, wobei die Eizahl von 72 auf 2 abnahm. In der Natur könnte das gleiche Paar an verschiedenen Stellen im selben Gewässer oder in mehreren Kleinstgewässern ablaihen. Dies kann eine Methode zur Risikoverteilung darstellen und die Überlebenschancen der Larven erhöhen. BARANDUN (1995) hat zwar nie eine Verteilung des Laichs auf verschiedene Tümpel beobachtet, dennoch schließen wir diese Möglichkeit nicht aus.

Die beiden Männchen konkurrierten um das paarungsbereite Weibchen I. Das Männchen II zeigte bei zwei von fünf Ablaihereignissen eine auffällige Verhaltensweise, indem es sich im Zeitpunkt des Eiausstoßes ventral an das bereits verpaarte Weibchen I heftete. In einem weiteren durchgeführten Versuch mit unterschiedlich großen Männchen konnten wir die gleiche Verhaltensweise wiederholt beim kleineren Männchen feststellen. Dies legt die interessante Vermutung nahe, dass das im Amplexus weniger erfolgreiche Männchen auf diese Weise versucht, dennoch zur Besamung zumindest eines Teils der Eier und damit zur Fortpflanzung zu kommen. Ein Beleg dieser Hypothese könnte durch genetische Vergleiche der Geschwister oder Halbgeschwister erreicht werden.

5 Danksagung

Wir bedanken uns bei Herrn A. OCHSENBEIN (Oberwil/BL) für die wertvollen Kommentare zum Manuskript und bei Herrn A. BERTRAM (Basel-Stadt) für die Zeichnungen.

6 Literatur

- ABBÜHL, R. & H. DURRER (1998): Modell zur Überlebensstrategie der Gelbbauchunke (*Bombina variegata vanegata*). — *Salamandra*, Rheinbach 34: 273–277.
- BARANDUN, J. (1995): Reproductive ecology of *Bombina variegata* (Amphibia). — Dissertation, Universität Zürich.
- DUELLMANN, W. E. & L. Trueb (1994): Biology of Amphibians. — New York (Mc Graw Hill).
- FELLENBERG, W. O. (1974): Zwei große Vorkommen der Gelbbauchunke, *Bombina variegata variegata*, im Kreis Altenkirchen. — *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaftliche Mitteilungen* 7: 37–46.
- HOWARD, R. D. (1978): The evolution of mating strategies in bullfrogs. — *Ecology* 59: 850–871.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (1984): Einführung in die Verhaltensökologie. — Stuttgart (Thieme).
- LÖRCHER, K. (1969): Vergleichende bioakustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina variegata* (L.). — *Oecologia*, Berlin 3: 84–124.
- MERTENS, R. (1928): Zur Naturgeschichte der europäischen Unken (*Bombina*). — *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, Berlin 2: 613–623.
- MEY, D. (1988): Zum Vorkommen der Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) bei Eisenach (Westthüringen). — *Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt*: 3–11.
- NIEKISCH, M. (1979): Untersuchungen zur Biologie der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und der Erdkröte (*Bufo bufo*) als Grundlage für gezielte Schutzmaßnahmen. — Diplomarbeit, Universität Köln, unveröff.
- NIEKISCH, M. (1995): Die Gelbbauchunke: Biologie, Gefährdung, Schutz. — Weikersheim (Margaraf).
- NÖLLERT, A. & R. GÜNTHER (1996): Gelbbauchunke – *Bombina variegata*. In: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands: 232–252. — Jena (G. Fischer).
- SACHER, P. (1986): Zur Entwicklung und Lebensweise von Kreuzkrötenlarven (*Bufo calamita*). — *Zoologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden* 42: 107–124.
- SAVAGE, R. M. (1932): The spawning, voice, and sexual behaviour of *Bombina variegata variegata*. — *Proceedings of the Zoological Society London* 1932: 889–898.
- SCHNEIDER, H., F. HUSSEIN & M. S. A. AKEF (1986): Comparative bioacoustic studies in the yellow-bellied toad *Bombina variegata* (L.), and relationships of European and Asian species and subspecies of the genus *Bombina* (Anura, Amphibia). — *Bonner Zoologische Beiträge* 37: 49–67.

Eingangsdatum: 12.7.2000

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. Dr. RUEDI ABBÜHL und Prof. Dr. HEINZ DURRER, Universität Basel, Medizinische Biologie, Schönbeinstr. 40, CH-4003 Basel, E-Mail: priskaruedi@freesurf.ch