

Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme und Paarungsbiologie der Gattung *Bombina*.

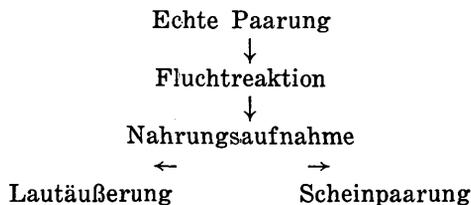
Von Elmar Birkenmeier, Wien.

Über das Verhalten bei der Nahrungsaufnahme und der Paarung unserer beiden Unkenarten (*Bombina bombina* Linné und *Bombina variegata* Linné) liegen in der Literatur (s. Verzeichnis am Ende der Arbeit) bislang nur wenige und sich zum Teil widersprechende Mitteilungen vor, so daß es lohnend erschien, diese Angaben zu vervollständigen, zu berichtigen und vor allem auch durch neue Beobachtungen zu ergänzen.

Genauere und zusammenhängende Untersuchungen über das Verhalten der beiden Unkenarten konnten aus begreiflichen Gründen nur im Terrarium durchgeführt werden. Die erste Bedingung war dabei die Schaffung von Behältern, deren Einrichtung weitgehend den Lebensbedingungen in freier Natur entsprach. Nur bei einer solchen Unterbringung konnte mit einiger Sicherheit vom Verhalten der Tiere in Gefangenschaft auf ihr Verhalten in freier Natur geschlossen werden. Es versteht sich von selbst, daß Freilandbeobachtungen zu Vergleichs- und Ergänzungszwecken so weit als möglich herangezogen wurden.

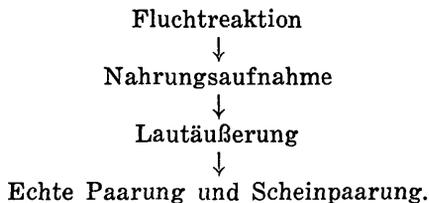
Aus dem allgemeinen Verhalten, insbesondere aber aus der in Gefangenschaft bei Unken seltenen Fortpflanzungswilligkeit konnte geschlossen werden, daß die Tiere in den geräumigen, 1 m langen Aqua-Terrarien ähnlichen Verhältnissen ausgesetzt waren wie in freier Natur. Gefüttert wurde im Frühjahr mit Regenwürmern, Fliegen, Spinnen und Mehlwürmern, später zusätzlich noch mit Heuschrecken.

Wenn wir bei den für die Arterhaltung wichtigsten Funktionen (es handelt sich hier genauer gesprochen um Reaktionsketten, deren einzelne Glieder noch genauer analysiert werden müßten), ihrer Dominanz zufolge eine Rangordnung aufstellen wollen, so ergibt sich das folgende Bild:



Mit anderen Worten: die echte Paarung (über die Begriffe „echte Paarung“ und „Scheinpaarung“ s. Abschnitt über Paarungsbiologie) ist durchaus dominant und unterdrückt, in Aktion getreten, die übrigen Funktionen. Das heißt, daß ein paarungswilliges, in Kopulation befindliches Paar nicht flieht, nicht frißt und bei ihm der bekannte laute Unkenruf (nicht gemeint sind hier die anderen Lautäußerungen, wie „meckern“ usw., die auch und gerade während der Paarung auftreten) nicht geäußert wird. Die Fluchtreaktion wieder schaltet Nahrungsaufnahme, Lautäußerungen und Scheinpaarung aus. Die Nahrungsaufnahme dominiert über Lautäußerungen und Scheinpaarung. Wird also während des Rufens ein Beuteobjekt in die Sichtweite der Unke kommen, so bricht sie das Rufen ab oder löst die Scheinpaarung. Lautäußerungen und Scheinpaarung endlich sind sich etwa gleichwertig, d. h. sie schließen sich gegenseitig aus (auch hier ist wieder der laute Unkenruf gemeint).

Interessant ist, daß sich die obige Anordnung, wenn man die genannten Funktionen ihrer Temperaturabhängigkeit zufolge einordnet, völlig verschiebt. Es ergibt sich dann folgendes Bild:



Das Bild hat sich also geändert, denn die Fluchtreaktion steht jetzt an erster Stelle, da sie bereits bei der niedrigsten Temperatur einsetzt. Zum Auslösen der Schnappreaktion ist schon eine höhere Temperatur Voraussetzung und Lautäußerungen beginnen erst bei etwa 16 Grad (bei so niedriger Temperatur allerdings nur vereinzelt). Für die Paarung schließlich ist die höchste Temperatur Voraussetzung (etwa 18 Grad Celsius).

1. Die N a h r u n g s a u f n a h m e.

Als Nahrung wird alles Bewegliche, das eine gewisse Größe nicht überschreitet, angenommen. Ebensovienig wie die Farbe spielt hierbei die Form eine Rolle. Selbst kleine Blätter, Wassertropfen, Papierstreifen usw. werden gepackt, wenn sie sich bewegen.

Erst nach Aufnahme in die Mundhöhle oder, was seltener vorkommt, nach Anstoßen mit dem Maul, können als Nahrung unbrauchbare Stoffe als solche erkannt werden. In diesem Falle kann offensichtlich gewonnene Erfahrung erst nach Wiederholungen (meist nach zahlreichen) verwertet werden. Einmal als unbrauchbar ausgespuckte Wollfäden, Papierstreifen usw. werden zumindest 6—7 mal hintereinander neuerlich wieder angenommen, wenn sie bewegt dargeboten werden. Nur der auch bei fast allen Amphibien und Reptilien unbeliebte Regenwurm *Eisenia foetida* wird schon nach 2—3maligem Anpacken und Wiederausspucken nicht mehr beachtet. Doch kann durch zwischenzeitliches Anbieten einer genießbaren Beute die

Unke neuerlich zum Zuschnappen gebracht werden. Häufig wird auch die Ungenießbarkeit dieser Regenwurmart schon bei bloßer Berührung mit dem Maul festgestellt, worauf sich die Unke unter Andrücken des Kopfes an die Unterlage und wischenden Bewegungen der Vorderextremitäten über das Maul zurückzieht.

Erkennen der Beute durch optische Reize.

Die Nahrungsaufnahme der beiden *Bombina*-Arten erfolgt in erster Linie auf einen optischen Reiz hin, wobei, wie bereits erwähnt, nur lebende d. h. sich bewegende Beuteobjekte als solche erkannt und gefressen werden.

Zunächst tritt nach Setzung eines optischen Reizes eine erhöhte Aufmerksamkeit des Individuums ein, d. h. der Kopf oder der ganze Körper werden in Richtung der Beute so eingestellt, daß beidäugig fixiert werden kann. Oft sind dann weitere Bewegungsreize notwendig, um ein weiteres Annähern an die Beute zu gewährleisten. Erst dann erfolgt die Schnappreaktion. Häufig genügt jedoch schon ein einfacher Bewegungsreiz, um die Schnappreaktion sofort auszulösen. Voraussetzung dafür ist ein genügend starker Anfangsreiz.

Im Wasser befindliche Unken schwimmen ihre Beute bei größerer Entfernung zunächst an, um diese erst nach einer Annäherung auf etwa 3—4 cm anzuspringen. An Land erfolgt dagegen die Annäherung bis auf etwa 7—12 cm hüpfend. Dann geht die rasche Bewegung in ein kriechendes Anschleichen über und erst nach einer weiteren Annäherung auf etwa 3 cm wird die Beute angesprochen.

Es kommt also dem Auge beim Erkennen der Beute, mit einem Wort beim Nahrungserwerb, primäre Bedeutung zu. Die Linse des Auges metamorphosierter Anuren ist flacher als die der Kaulquappen, welche mit mehr gewölbter Linse auf ein Sehen im Wasser eingestellt sind. Ebenso sind ja auch die Linsen rein aquatiler Urodelen und Anuren (z. B. *Xenopus*) stark gewölbt. Der histologischen Beschaffenheit und dem ganzen Bau des Anurenauges nach zu schließen, muß dieses bereits einigermaßen scharfe Bilder der Umgebung liefern. Hierfür spricht auch der Umstand, daß es Zoologen der Schule *Minkiewicz* (zitiert nach *Pache*, 1932) gelungen ist nachzuweisen, daß Unken eine ganze Reihe von Figuren in ruhendem Zustand zu unterscheiden vermögen. Abgesehen davon, daß die erwähnten Dressurversuche im Hinblick auf das Sehvermögen von *Bombina* sehr interessant erscheinen, zeigen sie auch, daß Unken imstande sind, gemachte Erfahrungen festzuhalten und bis zu einem gewissen Grade zu verwerten.

Aus größerer Entfernung werden bewegte Objekte, auf welche bei geringerer Entfernung infolge ihrer Größe mit Flucht reagiert wird, noch als Beute angesprochen. Das mag mit dem Umstand in Zusammenhang stehen, daß dem Auge von *Bombina* (ebenso wie *Pelobates* und *Hyla*) eine Akkomodationsfähigkeit völlig fehlt. Es ist konstant auf Fernsicht eingestellt.

Aus einer Reihe von Versuchen ergab sich, daß optimal auf schmale Beuteobjekte von einer Länge zwischen 1 und 3½ cm angesprochen wird.

Die Farbe ist dabei, wie schon früher gesagt wurde, völlig belanglos. Ein Regenwurmstückchen von dieser Größe wird noch auf eine Entfernung von 30 cm ohne weiteres erkannt.

Die Reaktionen auf Nahrungsobjekte sind, wenn einmal die zur Nahrungsaufnahme erforderliche Mindesttemperatur von 12—13 Grad überschritten ist, weitgehend temperaturunabhängig. So erfolgen z. B. bei 15 Grad C die Reaktionen auf Nahrungsobjekte ebenso unmittelbar auf den dargebotenen Reiz wie bei höheren Temperaturen.

Interessant ist, daß auch unter Wasser auf optische Reize reagiert wird. Unken, die im Aquarium untergetaucht sind und denen außerhalb der Glastrennscheibe Beuteobjekte vorgehalten werden, versuchen in vielen Fällen diese zu packen. Doch scheint dies nur bei sehr kleinen Entfernungen von wenigen Zentimetern der Fall zu sein.

Das „T-Phänomen“.

Bei einem entfernten Nahrungsobjekt erfolgt zunächst, wie bereits beschrieben, ein Hinwenden zur Beute. Bleibt es von dem Moment an bewegungslos, so wird es in der Regel nicht weiter als Beute erkannt und für das betreffende Tier bedeutungslos. In einzelnen Fällen jedoch wird die Beute dennoch weiter angeschwommen und schließlich gepackt, obwohl sie infolge ihrer Bewegungslosigkeit ihre Spezifität als Beute verloren haben sollte.

Einige Kontrollversuche mit Futterattrappen hinter der Glasscheibe des Behälters bestätigten diese Beobachtungen und erweiterten sie. Es wurde eine bewegte Nahrungsattrappe angeboten, diese sofort nach Erregung der Aufmerksamkeit des Individuums entfernt, worauf dann in manchen Fällen dennoch ein Anschwimmen erfolgte und selbst ein Zuschnappen nach genau derselben Stelle, an welcher die Attrappe kurz vorher bewegt worden war. Diese Beobachtung konnte nur bei *Bombina bombina* gemacht werden.

Es taucht nun die Frage auf, ob diese Erscheinung mit Beobachtungen gleichzusetzen sind, die von *Hinsche* (1935) bei *Bufo bufo* und *Bufo calamita* gemacht wurden und die er als „T-Phänomen“ (im Anklang an „tardus“ = Reflex-Verspätung) bezeichnet hat. *Hinsche* gibt folgende Elemente des T-Phänomens an: Längere Fixation eines adäquat bewegten Objektes — steil abfallende Reizkurve — Akinesie in Aufmerksamkeitsstellung — Schnappreflex nach normal langer Reaktionszeit. Die sich bewegende Beute wurde dabei plötzlich entfernt, wenn sich das Tier bereits in Aufmerksamkeitsstellung, also kurz vor dem Zuschnappen, befand, worauf Akinesie eintrat.

Die Beobachtungen bei *Bombina bombina* unterscheiden sich dadurch, daß die Tiere nicht langdauernd in gespannter, regungsloser Aufmerksamkeit verharrten, sondern ein einmal fixiertes, bewegtes Objekt weiter anschwammen, auch wenn dieses entfernt wurde und schließlich das nicht mehr vorhandene Objekt zu fressen versuchten. Eine Ähnlichkeit mit dem T-Phänomen läßt sich jedenfalls nicht leugnen. Vielleicht sind die bei Bom-

bina beobachteten Fälle mit jenen Beobachtungen H i n s c h e s zu vergleichen, bei denen Kröten nach sich nicht mehr bewegenden Beuteobjekten schnappten und die damit erklärt werden, daß die Empfindung den Reiz überdauerte. Ein wesentlicher Unterschied scheint mir jedenfalls darin zu bestehen, daß bei den Unken die den Reiz überdauernde Empfindung viel langanhaltender war, da durch den einmal gesetzten und später ausfallenden Reiz auch erst nach seinem Ausfallen noch ein Anschwimmen und Zupacken nach „Nichts“ erfolgte.

In diesem Zusammenhang ist ein anderer Fall einer Schnappreaktion nach „Nichts“ zu erwähnen: es tritt bei einer Ansammlung zahlreicher Unken, die gefüttert werden, eine Stimulation durch die Bewegung der anderen Individuen ein. Es fehlen dabei alle Zwischenstadien, die sonst zwischen Erkennen der Beute und Schnappreaktion zwischengeschaltet sind, d. h. die Beute wird erkannt und sofort gepackt. Dabei wird die Unterscheidungsfähigkeit zwischen brauchbarer und unbrauchbarer Beute auf ein Minimum herabgemindert oder fällt schließlich ganz weg. Köpfe, Vorder- und Hinterextremitäten anderer Individuen werden wahllos gepackt, was sonst selten vorkommt. Bewegte Beute wird zu kurz, zu lang oder in falscher Richtung angesprungen. Dies kann so weit gehen, daß nach Beute geschnappt wird, die gar nicht vorhanden ist. Das heißt die Tiere springen aus dem Wasser und schnappen nach rein imaginären Beuteobjekten. Diese Beobachtung gilt für beide Arten. Es ist also offenbar durch die ständigen Bewegungen der auf verhältnismäßig engem Raum angesammelten Tiere die Reizschwelle so weit erniedrigt, daß die Schnappreaktion ausgelöst wird, selbst wenn kein adäquater Reiz geboten wurde.

Bei beiden beschriebenen Fällen handelt es sich offensichtlich nicht um die von Lorenz (1935) beschriebene Leerlaufreaktion, da die Reaktionen nicht selbständig ablaufen, sondern tatsächlich erst durch einen äußeren Reiz ausgelöst werden. Im ersten Falle hatte ein einmaliger Reiz genügt, um die ganze Kette (vom Anfixieren bis zum Zuschnappen) zum Ablauf zu bringen. Im zweiten Falle wäre die Bewegung der Artgenossen (Bewegung als wichtigstes Merkmal der Beute!) als Auslöser anzusehen, wobei dann allerdings das letzte Glied der Kette, nämlich das Zuschnappen, sich nicht auf den Auslöser (Bewegung der Artgenossen) richtete, sondern willkürlich in die Luft. Bierens de Haan (1940) erleichtert uns das Verständnis für diese Schwellenerniedrigung, wenn er sagt, daß bei einem starken Drang auch ohne äußere adäquate Wahrnehmung schon eine wenig differenzierte äußere Wahrnehmung genügen kann, um den ganzen Instinktablauf in Gang setzen zu können.

Erkennen der Beute durch taktile Reize.

Beim Nahrungserwerb spielen bei Bombina neben optischen auch taktile Reize eine Rolle. Diesem Umstand kommt besondere Bedeutung zu, da auf diese Weise auch unter Wasser befindliche Beuteobjekte perzipiert werden können, während die Tiere auf der Wasseroberfläche schwimmend auf optischem Wege ein gewisses Beutefeld beherrschen. So erfolgt z. B. bei

einer ruhig auf der Wasseroberfläche liegenden Unke auf einen Berührungszreiz von unten hin sofort ein Zuschnappen nach diesem unter Wasser befindlichen Beuteobjekt, also ohne vorheriges Hinwenden zur Beute. Interessant ist dabei, daß mit den Vorderextremitäten suchende Bewegungen ausgeführt werden können, wenn die Beute beim ersten Zuschnappen nicht gefaßt wurde. Eine Erscheinung, die unter den Anuren bei *Xenopus*, wahrscheinlich auch bei *Pipa* und nach eigenen Beobachtungen bei *Discoglossus pictus* vorkommt. Andere Fälle sind mir nicht bekannt. In 90% der beobachteten Fälle verlief diese Jagd erfolgreich. Bei einem Berührungszreiz an den Hinterextremitäten erfolgt eine Umdrehung zu dieser Stelle und sofortiges Zupacken ohne weitere Reizung.

2. Paarungsbiologie.

Die Laichzeit.

Die Laichzeiten der beiden *Bombina*-Arten überschneiden sich. *Bombina bombina* beginnt früher abzulaichen als *Bombina variegata*, was in der Hauptsache ursprünglich durch klimatische Einflüsse hervorgerufen worden sein dürfte, da die Bergunke ja gewöhnlich der kalten Jahreszeit länger ausgesetzt ist als die Tieflandunke. Im allgemeinen kann für *Bombina bombina* die Laichzeit vom 20. April bis 1. Juni, für *Bombina variegata* vom 1. Mai bis 28. Juni angegeben werden, wobei sich je nach den klimatischen Verhältnissen Verschiebungen ergeben können.

Die in der Literatur wiederholt auftauchenden Vermutungen über mehrmaliges Ablaiichen, das sich bis in den Sommer hinein erstrecken soll, sind meines Wissens bis jetzt noch nicht belegt worden und stellen, selbst wenn dies unter gewissen Umständen vorkommen sollte, sicherlich eine Ausnahme dar. Die Angaben dürften wohl auf Grund der sich über den ganzen Sommer bis in den Herbst hinein erstreckenden Kopulationsversuche gemacht worden sein, die jedoch durchwegs Scheinpaarungen darstellen, die niemals zum Ablaiichen führen (s. nächster Abschnitt).

Echte Paarung und Scheinpaarung.

Die echte Paarung bleibt bei Unken, wie eben erörtert wurde, höchstwahrscheinlich auf die Fortpflanzungszeit im Frühjahr beschränkt, während Scheinpaarungen die ganze Aktivitätsperiode über zu beobachten sind.

Die Umklammerung ist bei beiden Arten ein *Amplexus lumbaris*, ebenso wie bei ihrem Verwandten *Discoglossus pictus*.

Im Gegensatz zu den meisten heimischen Anuren, die nach Verlassen der Winterquartiere sofort ihrem Laichgeschäft nachgehen, ist dies bei *Bombina* nicht der Fall. Beide Arten kommen der Witterung entsprechend bereits im zeitigen Frühjahr aus ihren offenbar immer an Land in der Nähe des Wassers befindlichen Winterquartieren hervor, um aber erst frühestens Ende April abzulaichen.

Die Paarungsversuche sind, wie schon gesagt wurde, in hohem Maße von der Temperatur abhängig. Unter 16 Grad C finden im allgemeinen

keine solchen statt. Die optimale Temperatur hierfür scheint zwischen 22 und 26 Grad zu liegen. (Diese Angaben beziehen sich auf Gefangenschaftsbeobachtungen). Bei Sinken der Temperatur wird die Paarungsperiode sofort unterbrochen.

Bei beiden Arten ist das Verhalten der nicht laichwilligen Weibchen während der Paarungszeit, wenn diese von Männchen umklammert werden, also mit diesen Scheinpaarungen eingehen, außerordentlich bezeichnend. Es wurde für *Bombina variegata* erstmalig von Savage (1932) als "a slow crawling movement" beschrieben. So weit mir bekannt ist, liegen ähnliche Beobachtungen von anderen Anuren nicht vor.

Die nicht laichwilligen Weibchen zeigen also eine eigenartige Reaktion, eine Verlangsamung der Bewegungen, die am anschaulichsten mit den Bewegungen eines Chamäleons verglichen werden können und die ich aus diesem Grunde auch als „Chamäleonreaktion“ bezeichnen möchte. Diese Reaktion zeigt sich sowohl im Wasser als auch an Land (Savage beobachtete sie nur unter Wasser). In zeitlupenhafte langsamer Bewegung steigt das Weibchen, wenn es sich im Wasser befindet, mit dem Männchen auf dem Rücken an Land und versucht dieses zwischen Steinen und Pflanzen abzustreifen. Diese Chamäleonreaktion kann schließlich auch durch Berührungsreize ausgelöst werden. Hinzugefügt werden muß, daß die Männchen durch die beschriebene Reaktion in den beobachteten Fällen nicht früher zum loslassen veranlaßt wurden als durch die weiter unten beschriebenen Befreiungsversuche der Weibchen.

Sind die Weibchen jedoch laichwillig, so ändert sich ihr Verhalten grundlegend. Allerdings laichte bei mir nur *Bombina variegata* ab, so daß sich die folgenden Angaben nur auf diese Art beziehen, wobei jedoch angenommen werden kann, daß sich auch *Bombina bombina* hierin nicht wesentlich anders verhält.

Die umklammerten laichwilligen Weibchen schwimmen unruhig und rasch umher und zeigen niemals die Tendenz, an Land zu steigen oder ihren Partner abzustreifen. Das Männchen ist dabei durchaus passiv, während es bei nicht laichwilligen Weibchen häufig kurz hintereinander leise Rufe ausstößt, mit Hilfe der weit ausgespreizten Hinterextremitäten an Land kletternde Weibchen zurückzuhalten versucht und im Wasser mit den hinteren Extremitäten heftig nach rückwärts rudert. Vom Augenblick der ersten Umklammerung an bis zum Eintritt des Laichaktes vergehen meist mehrere Stunden. Das Ablaihen wurde in den von mir beobachteten Fällen stets kurz vor oder nach Mitternacht begonnen.

Gegen neu hinzukommende Männchen wehrt sich das umklammernde Männchen durch seitlich schlagende Bewegungen der Hinterextremitäten und stößt dabei leise meckernde Rufe aus.

Ein typisches Kennzeichen für laichwillige Weibchen ist ferner die völlige Unwirksamkeit von Nahrungsreizen, während nicht laichwillige Weibchen trotz der Umklammerung durch ein Männchen ungestört fressen. Dagegen nimmt das kopulierende Männchen während der Paarungszeit in keinem Falle von Beuteobjekten Notiz. Pärchen in Kopula vor dem Ab-

laichen verlieren die Fluchtreaktion und lassen sich in die Hand nehmen, ohne die Umklammerung zu lösen.

Brünstige Männchen konnte ich nur während der Fortpflanzungszeit beobachten. Außerhalb dieser sprechen umklammernde Männchen durchwegs auf bewegte Objekte als Beute durch Zuschnappen an. Auch sind die Kopulationen dann nur von kurzer Dauer (maximal 2—3 Minuten), während brünstige Männchen die Umklammerung wesentlich länger beibehalten und sich von nicht laichwilligen Weibchen schwerer abdrängen lassen als nicht brünstige. Ferner reagieren die nichtbrünstigen Männchen auf jede Störung mit Flucht.

Kennzeichen der echten Paarung (d. h. beide Partner in Brunst) sind also: Unwirksamkeit von Reizen, die normalerweise die Schnappreaktion und die Fluchtreaktion auslösen.

Kennzeichen der Scheinpaarung (d. h. keiner der beiden oder nur ein Individuum in Brunst): Chamäleonreaktion beim Weibchen, Annahme von Beute und Fluchtreaktion (jeweils vom nichtbrünstigen Individuum).

Erkennen der Weibchen.

Wichtig schien es, zunächst die Frage zu klären, ob bei *Bombina* prä- oder postkopulatorisches Erkennen der Weibchen stattfindet. Es liegt nahe, im Ruf der Männchen ein Lockmittel für die Weibchen anzunehmen, zumal ja auch für andere Anuren nachgewiesen werden konnte, daß Weibchen durch Lautäußerungen der Männchen angelockt werden können. Es ist mir jedoch nicht gelungen (und zwar wurden diesbezügliche Beobachtungen in Freiheit wie im Terrarium angestellt) bei *Bombina* einen Anhaltspunkt dafür zu finden, daß die Rufe der Männchen irgendwelche Reaktionen bei den Weibchen hervorrufen. Grundsätzlich muß in diesem Zusammenhang festgestellt werden, daß den Unken eine äußere Öffnung des Gehörorgans überhaupt fehlt, womit über ihr Hörvermögen allerdings noch nichts Definitives ausgesagt werden kann. *Savage* nimmt auf Grund seiner Beobachtungen an, daß Weibchen durch den Ruf des Männchens tatsächlich angelockt würden, ohne daß die zur Unterstreichung dieser Theorie angeführten Beobachtungen sehr beweiskräftig erscheinen. So beobachtete er ein- oder zweimal Weibchen, die an Land sprangen, als ein Männchen zu rufen begann. Er sagt jedoch selbst, daß ein solches Verhalten auch sonst oft zu beobachten ist, so daß das Zusammentreffen mit dem Rufen des Männchens auf einem Zufall beruhen kann.

Der Anlaß zur Auslösung des Klammerreflexes ist die Bewegung des Partners, welche hauptsächlich optisch, manchmal aber auch taktil perzipiert wird. Es steht damit in Zusammenhang, daß im Terrarium bei Fütterung zahlreicher Individuen und damit verbundener allgemeiner Bewegung häufig Paarungsversuche vorkommen.

Die Weibchen sind beim Zustandekommen der Kopula offenbar nicht beteiligt; sie verhalten sich vollkommen passiv (allerdings sei in diesem Zusammenhang nochmals auf die eben erwähnte Arbeit von *Savage* hingewiesen). Nach meinen Beobachtungen ist beim Zustandekommen der

Kopula alleine das Männchen der aktive Teil. Dabei zeigte sich, daß in nahezu 48% der registrierten Fälle Männchen umklammert wurden. Es liegt demnach nahe, nicht ein prä-, sondern ein postkopulatorisches Erkennen der Weibchen anzunehmen. Offensichtlich liegen die Verhältnisse so, daß ein beliebiges Individuum umklammert und erst nach anhaltenden Befreiungsversuchen wieder losgelassen wird. Unterbleiben die Befreiungsversuche, so handelt es sich bei dem umklammerten Partner um ein brünstiges Weibchen und es kommt eine echte Paarung zustande.

In diesem Zusammenhang Versuche (z. B. Attrappenversuche) anzustellen, scheint den bisherigen Erfahrungen zufolge nicht möglich zu sein, da der Klammerreflex bei weitem nicht so starr abläuft wie z. B. bei der Erdkröte und da auf Attrappen überhaupt nicht reagiert wird.

Kopulation und Laichakt*).

Abgeleicht wurde von *Bombina variegata* in meinen Behältern am 17. Mai, 25. Mai und 15. Juni von drei verschiedenen Paaren.

Das im folgenden beschriebene Paar war am 17. Mai um 22 Uhr bei 20 Grad C erstmalig in Kopula. Das Weibchen zeigte seine Laichwilligkeit durch Wirkungslosigkeit von Nahrungsreizen, Ausbleiben der Chamäleonreaktion, unruhiges Umherschwimmen und Ausbleiben der Bemühungen, das Männchen abzustreifen. Fluchtreaktionen waren weitgehend ausgeschaltet. Bei plötzlichem Ein- und Ausschalten der Beleuchtung zeigten sich beim Weibchen lediglich leichte Reaktionen durch Einziehen der Bauchhaut. Das Männchen verhielt sich während der ganzen Zeit vollkommen passiv.

Die erste Eiablage erfolgte um 3.30 Uhr mit zirka 50 bis 60 Eiern. Kurz vor dem Ablachen schwamm das Weibchen einige Zentimeter unter der Wasseroberfläche umher, wobei die Vorderextremitäten ständig suchende Bewegungen ausführten. Bei Berührung von Wasserpflanzen wurden diese umklammert, doch erst nach längerem Suchen eine geeignete Stelle festgehalten. Sodann wurde die Haltung dahingehend korrigiert, daß das Pärchen nahezu senkrecht im Wasser hing. Das Weibchen streckte sodann die Hinterextremitäten nach unten aus. (Bei dieser Bewegung reibt, wie *Savage* angibt, das Weibchen mit dem Bein die Kloakengegend des Männchens.) Dies löste beim Männchen ein Aufkrümmen der hinteren Körperpartie aus, so daß seine Kloake nahe über die des Weibchens zu liegen kam. Unter Zuckungen des Hinterleibes des Weibchens traten die Eier aus, während das Männchen unter ähnlichen, aber mehr vibrierenden Zuckungen die Samenmasse abgab. Dann begann sich das Weibchen unter lebhaften Ruderbewegungen des äußeren Beines kreisförmig um die Pflanze zu drehen, während die Vorderextremitäten immer noch den Stengel umklammerten. Auf diese Weise wurden die durch eine gallertige Masse lose

*) Z. T. noch ergänzungsbedürftige Beschreibungen des Laichaktes finden sich bei *Rösel* von *Rosenhof* (1758), *Héron-Royer* (1891) und *Savage* (1932).

verbundenen Eier rund um die Pflanze gewickelt, wo sie kleben blieben. Dieser eigentliche Vorgang des Laichaktes nimmt nur wenige Sekunden in Anspruch. Es wurden insgesamt 13mal Eier abgestoßen, wobei die Eimenge fast mit jeder Eiabgabe abnahm.

Eiabgabe um	3,30	Uhr,	Eimenge	50—60
„	„	4,00	„	30
„	„	4,15	„	20—25
„	„	7,30	„	11
„	„	7,37	„	11
„	„	7,50	„	10
„	„	7,52	„	6
„	„	8,00	„	6
„	„	8,04	„	4
„	„	8,10	„	3
„	„	8,16	„	3
„	„	8,25	„	1
„	„	8,30	„	1

Wie aus dieser Aufstellung hervorgeht, wurden also gegen Ende des Ablachens schließlich nur noch einzelne Eier abgestoßen. Um 9,32 Uhr erfolgte wiederum ein Ausstrecken der Hinterextremitäten des Weibchens und, durch die Reibung ausgelöst, das Aufkrümmen des Hinterleibes des Männchens. Da jedoch kein weiterer Eiaustritt erfolgte, wurde das Männchen zum sofortigen Ablassen veranlaßt (welcher Reiz für das Ablassen auslösend wirkte, konnte ich nicht feststellen). Es löste die Umklammerung und überkroch das Weibchen.

Sehr interessant scheint mir die Beobachtung zu sein, daß ein Ausstrecken der Hinterextremitäten eines umklammerten Weibchens und die damit verbundene taktile Reizung der männlichen Kloakengegend auch außerhalb des Laichvorganges, ja selbst außerhalb der Paarungszeit während der schon beschriebenen Scheinpaarungen, als Auslöser für die typische Reaktion des Männchens: Aufkrümmen des Hinterleibes wirkt. Es konnte häufig beobachtet werden, wie umklammerte Weibchen bei Versuchen an Land zu steigen, die Hinterextremitäten ausstreckten und damit jedes Mal die Männchen zum Aufkrümmen der hinteren Körperpartie veranlaßten. (Ob hiermit auch eine Samenabgabe verbunden war, ließ sich leider nicht feststellen.) Es ist in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß auch bei Erdkröten das Ausstrecken der Hinterextremitäten des umklammerten Weibchens während der Kopulation den Samenerguß des Männchens auslöst. Roesel von Rosenhof hat schon 1758 diesen Vorgang erstaunlich genau beobachtet und beschrieben, sowie die typische Haltung während des Ablachens (Auffangen des Laiches durch die Hinterextremitäten des Männchens) in einer auch noch heutigen Ansprüchen genügenden, ausgezeichneten Abbildung festgehalten (s. hierzu auch Eibl-Eibesfeldt, 1950).

Z u s a m m e n f a s s u n g.

Die Nahrungsaufnahme erfolgt in erster Linie auf optische Reize hin, daneben spielen auch taktile Reize eine gewisse Rolle. Zur Nahrungsaufnahme ist im allgemeinen eine Summation von Bewegungsreizen Voraussetzung, doch kann diese ausfallen, wenn der Anfangsreiz stark genug war. Manchmal kann ein genügend starker einmaliger Bewegungsreiz einer entfernten Beute genügen, um *Bombina bombina* zum Anschwimmen und Erfassen dieser zu veranlassen. In einigen Fällen kommt es sogar zu einem Zuspinnen nach nicht vorhandener Beute.

Bei den Paarungen muß zwischen echten Paarungen, die nur zur Fortpflanzungszeit und dann auch nur zwischen zwei brünstigen Geschlechtspartnern stattfinden und den Scheinpaarungen, die während der ganzen Aktivitätsperiode vorkommen und bei denen zumindest einer der beiden Partner nicht brünstig ist, unterschieden werden.

Nicht laichwillige Weibchen zeigen zur Fortpflanzungszeit, wenn sie von Männchen umklammert werden, die „Chamäleonreaktion“, d. h. eine stark zeitlupenhafte Verlangsamung aller Bewegungen. Laichwillige Weibchen dagegen sind sofort am unruhigen Umherschwimmen, Unwirksamkeit von Nahrungsreizen und normal rasch ablaufenden Bewegungen zu erkennen. Das Weibchen verhält sich beim Zustandekommen der Kopula passiv. Das Ausstrecken der Hinterextremitäten des Weibchens veranlaßt das Männchen zum Samenerguß.

Literaturverzeichnis.

- Bedriaga, J. v. (1891): Die Lurchfauna Europas, I. Anura, Moskau.
Bierens de Haan (1940): Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung. Leiden.
Boulenger, G. A. (1898): The tailless batrachians of Europe, London.
Bruch, C. (1863): Neue Beobachtungen zur Naturgeschichte der einheimischen Batrachier, Würzburg.
Courtis, S. A. (1907): Response of toads to sound stimuli, The American Naturalist 41.
Diebschlag, E. (1935): Zur Kenntnis der Großhirnfunktion einiger Urodelen und Anuren, Z. vergl. Phys. 21.
Dürigen, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien, Magdeburg.
Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte, Behaviour II.
Erber, J. (1864): Die Amphibien der österreichischen Monarchie. Verh. zool.-bot. Ges. Wien.
Franz, V. (1928): Zur tierpsychologischen Stellung von *Rana temporaria* und *Bufo calamita*, Biol. Ztbl. 48.
Freisling, J. (1948): Studien zur Biologie und Psychologie der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.), Österr. Zool. Z. 1.
Héron-Royer (1891): Notices sur les Moeurs des Batraciens, Bull. Soc. d'Et. Scientif. d'Angers.
Hinsche, G. (1926): Über Brunst- und Kopulationsreaktionen des *Bufo vulgaris*, Z. vergl. Phys. 4.
Ders. (1935): Ein Schnappreflex nach „Nichts“ bei Anuren, Zool. Anz. 111.
Jungfer, W. (1943): Beiträge zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern, Z. Morph. Ök. 40.

- Klingelhöffer, W. (1931): Terrarienkunde, Braunschweig.
- Knauer, F. (1875): Die Reptilien und Amphibien Niederösterreichs, Ber. Wr. Kom.-Oberrealsch. 14.
- Ders. (1878): Naturgeschichte der Lurche, Wien.
- Leydig, F. (1877): Die anuren Batrachier der deutschen Fauna, Bonn.
- Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, J. Ornith. 83.
- Mehely, L. v. (1892): Beiträge zur Kenntnis der Bombinator-Arten, sowie deren Standorte und Verbreitung in Ungarn, Mathem.-naturw. Ber.
- Mertens, R. (1928): Zur Naturgeschichte der europäischen Unken, Z. Morph. Ök. 11.
- Pache, J. (1932): Formensehen bei Fröschen, Z. vergl. Phys. 17.
- Rösel von Rosenhof, (1758): Historia naturalis ranarum nostratium, Nürnberg.
- Savage, R. M. (1932): The spawning, voice and sexual behaviour of *Bombina variegata variegata*, Proc. Zool. Soc. London.
- Nach Fertigstellung des Manuskriptes sind die beiden folgenden Arbeiten erschienen, die leider nicht mehr berücksichtigt werden konnten.
- Schneider, D. (1954): Das Gesichtsfeld und der Fixiervorgang bei einheimischen Anuren, Z. vgl. Phys. 36.
- Ders. (1954): Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren, Biol. Ztbl. 73.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: [94](#)

Autor(en)/Author(s): Birkenmeier Elmar

Artikel/Article: [Beobachtungen zur Nahrungsaufnahme und Paarungsbiologie der Gattung Bombina. 70-81](#)