Soziale Thermoregulation bei Larven des Grasfrosches (Rana temporaria L.)

Von Rudolf Malkmus

Unter unseren heimischen Froschlurchen gibt es solche, die ihren Laich in ihrem Wohngewässer in weit gestreuter Dispersion verteilen (z.B. *Bombina variegata, Bufo calamita, Rana esculenta*), während andere an einigen wenigen, oft nur an einer einzigen Stelle Laichkolonien bilden und das Reproduktionsgut kumuliert absetzen. Selbst wenn ein Witterungsumschwung für kurze Zeit, manchmal aber auch über Wochen hinweg (z.B. März 1984) das Fortpflanzungsgeschehen zum Erliegen bringt, „bauen" die nachfolgenden Ablaichgruppen und verspätete Einzellaicher gerne an die bereits abgesetzten Eiballen an. Diese Ablaichstrategie verfolgt vor allem der Grasfrosch.

Langjährige Beobachtungen in den als Laichgewässer dienenden wassergefüllten Grabensystemen der ehemaligen Wiesenbewässerung im Lohrbachtal zwischen Heigenbrücken und Neuhütten im Zentralspessart (250 m ü. NN) weisen den Grasfrosch als ausgesprochenen Frühlaicher aus, der vor allen übrigen Amphibienarten seine Eier in die um diese Zeit noch sehr kalten, häufig zufrierenden Gewässer absetzt. Der durchschnittliche Ablaichtermin des ersten Hauptlaichschubs einer zwischen 1965 und 1984 beobachteten Population war der 4. März mit einer wetterbedingten Toleranz von 12 Tagen vor (1967), bzw. nach (1965) diesem Datum. Eine ähnliche Konstanz des Ablaich-Zeitschemas mit einer Toleranz von ca. 10 Tagen vor, bzw. nach dem durchschnittlichen Ablaichtermin wies auch Blab (1982) bei rheinischen Populationen bei Bonn nach.

Die Konstanz des Datums der Paarungsbereitschaft beruht vermutlich auf einem feinen Zusammenspiel endogener und exogener Faktoren, wobei die für den Ablauf des Vorgangs nötige Hormonproduktion von den aktuellen Temperaturbedingungen (vgl. Obert 1976) und der Zunahme der Tageslänge beeinflußt wird. Besonders letztere dürfte von großer Bedeutung sein, da günstige Temperaturbedingungen nicht selten bereits im Januar zu beobachten sind, ohne daß jemals zu dieser Zeit paarungsbereite Tiere gefunden wurden.

Blab (1982) registrierte in allen Jahren regelmäßig 2 große Laichschübe, sowie eine Vielzahl unkoordinierter Einzelabgaben der Laichballen, wobei sich am ersten Schub 60–80 %, beim zweiten 10–20 % aller Weibchen beteiligten. Dieses Verhältnis ist allerdings sehr witterungsabhängig: so lag es z.B. im klimatisch ungünstigen Frühjahr 1984 umgekehrt. Zahlreiche Beobachtungen weisen ferner darauf hin, daß bei verschiedenen Populationen spezifische Mengenanteile während der beiden Laichschübe charakteristisch sind. Der erste Laichschub erweist sich jedoch in der Regel als der quantitativ stärkere. Er findet auch regelmäßig am gleichen Kalendertag mit relativ hohen Temperaturen und starker Isolation statt, wodurch die Bildung von Laichkolonien besonders begünstigt wird. Die sonnenexponierten, von *Juncus*- und *Carex*bulten oder ufernahen Büscheln von *Glyceria fluitans* und *Callitriche* durchsetzten Flachwasserzonen von Teichen und Wiesengräben mit langsam fließendem oder stehendem Wasser sind dann mit einer sich über und durch die Laichballen wälzenden Froschmasse erfüllt, die sich durch ein waberndes Gurren auch akustisch bemerkbar macht. In manchen Gräben werden die Laichballen in solchen Mengen abgesetzt, daß sie über die Wasseroberfläche hinausragen. Die jährlich gewählten Laichplätze sind auch kleinlokal innerhalb des Gewässers von großer Konstanz.

Die aufquellende Gallerte hält das Laichgut an der Wasseroberfläche, begünstigt den Treibhauseffekt, die Eier selbst absorbieren dank ihrer Schwarzpigmentierung Wärme. Zwar ist die Dauer der Eientwicklung vererbt, wird aber nicht unerheblich durch die Wassertemperatur beeinflußt. Die schlüpfenden Larven finden zunächst mit Hilfe eines Haftorgans an der Gallerte, bzw. benachbarten Pflanzenteilen Halt und verharren in der einmal eingenommenen Stellung längere Zeit. Geringe Ortsveränderungen bewerkstelligen Flimmerhärchen der Hautoberfläche. Die Quappen heften sich allerdings nicht wahllos an den Gallerterändern an, sondern streben – besonders unter dem Einfluß einstrahlenden Sonnenlichtes – dem nach oben gerichteten Zentrum des Gallerteklumpens zu. Dort bilden sie eine dichte, nesthafte Konglobation (Massenansammlung) in Gestalt einer scharf umgrenzten, einheitlich wirkenden schwarzen Fläche. Wie differenziert die thermale Situation bei ca. eintägigen Quappen sein kann, verdeutlicht Skizze 1. Bei stark reliefierten Gallerteoberflächen kommt es sogar auf den den schräg einfallenden Sonnenstrahlen zugewandten Wülsten zu sehr deutlichen Konzentrationszunahmen der Larven.

Der auffallend enge Zusammenhalt der schwarzen bzw. schwarzbraunen Larven in der thermal vom Umgebungsmilieu erheblich abweichenden Mini-Ökonische der Wassertasche zwischen Wasseroberfläche und Gal-

lerte, läßt vermuten, daß hier eine Form der kollektiven Thermoregulation vorliegt, wobei die Gallerte offenbar in wirkungsvoller Weise ein Abstrahlen der von den Quappen gespeicherten Wärme verhindert.
In den ersten Tagen bleiben die Larven mit einer Dichte von 30 und mehr Individuen pro cm^2 tags und nachts in ihren „Nestern". Da nachts die „Nest"temperatur auf die des umgebenden Wassers absinkt, kann das Verhalten der Tiere nur eingeschränkt als aktive kollektive Thermoregulation bezeichnet werden. Anders verhält es sich, wenn die unverändert dunkelfarbigen Quappen ihre äußeren Kiemen verlieren und sich frei schwimmend bewegen. Die Gallerte sinkt in dieser Phase bereits häufig auf den Gewässergrund, wodurch sich der thermisch zu beeinflussende Raum beträchtlich vergrößert. Die starke Tendenz der Tiere, dann in die äußersten Randbezirke der Flachwasserzonen vorzudringen, ja gelegentlich sich fast ans Land zu schieben, darf wohl als Kompensationsverhalten für eine thermal verschlechterte Situation gedeutet werden. Der markante Verhaltensunterschied der frei schwimmenden Quappen gegenüber den sehr jungen Tieren ist darin zu sehen, daß bei jenen ein kollektivbildender Reiz als Voraussetzung für das Zustandekommen einer flächendeckenden Massenansammlung nötig ist. Nimmt dieser Reiz ab, bzw. verliert er seine Wirkung ganz, dann kommt es zu einer entsprechenden Lockerung bzw. Auflösung des Sozialverbandes.

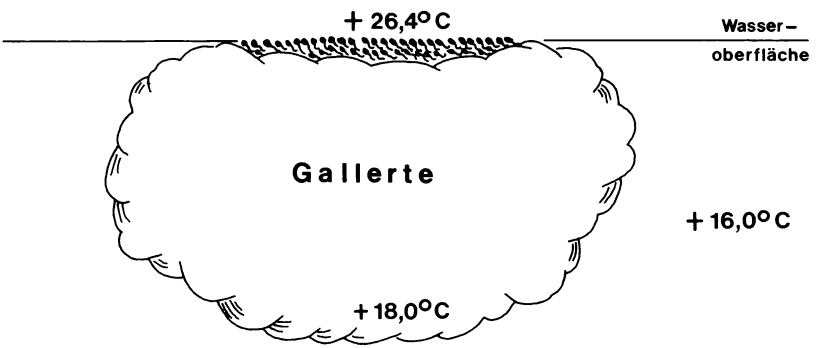


Abb. 1: Hohe thermale Differenz zwischen Quappenkollektiv und freiem Wasser (21. 4. 1984, 11 Uhr, bei starker Insolation).

Gruppenbildung

Die hier beschriebenen Tiergruppen treten grundsätzlich als homotypische Kollektive auf, unter die sich nach bisherigen Beobachtungen keine anderen Arten mischen. Wesensmerkmale einer Gruppe sind ihr zeitlich-räumlicher Zusammenhalt und die Organisation des Sozialverhaltens, d. h. die Interaktionen zwischen den Individuen.

Der Zusammenhalt des Kaulquappenkollektivs ist in den ersten Tagen eingeschränkter Beweglichkeit der Tiere meist permanent und an den Gallerteklumpen, dem sie entschlüpften, gebunden. Mit zunehmender Fähigkeit, sich frei schwimmend zu bewegen, kommt unter dem Einfluß unterschiedlicher Umweltbedingungen (Tag-Nacht, Sonneneinstrahlung, Windbewegung, Regenfälle usw.) ein beständig in Menge, Konzentration, Flächenausdehnung und Ortswahl variables Gruppengebilde zustande, wobei Insolation die Gruppenbildung entscheidend fördert, einsetzende Dämmerung zur Auflösung der Gruppe führt. Zahlreiche aufwendige quantitative Untersuchungen sind hier noch nötig, um diese Abhängigkeit der Gruppenbildung von den einzelnen physikalischen Faktoren detailliert zu klären.

Nach 2–3 Wochen, wenn die Schwarzfärbung der Larven immer mehr einem aufgehellten Grau weicht, wird diese Form der bisher beschriebenen Gruppenbildung zugunsten einer allgemeinen Dispersion der Quappen im Laichgewässer aufgegeben. Dabei sind zwar in gewissen Präferenzbereichen (Uferzone, Mulden des Gewässergrundes, Räume mit reichem Nahrungsangebot) und besonders bei sehr massiertem Vorkommen der Tiere infolge räumlicher Begrenztheit des Gewässers, Verdichtungen anzutreffen, doch handelt es sich hier nicht um Kollektive, die mit denen der ersten Wochen der Entwicklung der Grasfroschlarven vergleichbar wären. Auch die für die älteren Larven der Erdkröte (*Bufo bufo*) so charakteristische Schwarmbildung ist nicht zu beobachten.

Die Einzeltiere der flächenbildenden Quappenkollektive bewegen sich so lange die Sonne scheint ruhelos in einem sehr begrenzten Raum in völlig irregulären Schlangen- und Kreisfiguren in beständigem Berührungskontakt mit anderen Mitgliedern der Gruppe und streben so lange zur Wasseroberfläche, bis eine bestimmte Temperatur erreicht ist. Erst dann kommt es zu einer Lockerung der Verbandsdichte und zu einer vertikalen Schichtung der Kollektivstruktur. In dieser Phase bewegen sich dann auch Einzeltiere 20 und mehr Zentimeter weit aus dem Verband heraus, kehren in der Regel meist schon nach 10 cm, offensichtlich durch die niedrigere Temperatur veranlaßt, wieder zur Gruppe zurück.

Daß Interaktionen bei großer Individuendichte im Dauerkontakt bei Anurenquappen, wohl in Verbindung mit der Abgabe bestimmter, noch nicht näher bekannter Substanzen, zu intra- und interspezifischen Crowding-Effekten (Pferchschäden) in Form von Wachstumshemmung und erhöhter Mortalität führen können (vgl. HEUSSER 1972), ist bekannt. Vermutlich wird dieser Effekt aber in erster Linie durch Raumenge, die zu einer solchen Pferchsituation zwingt, erzeugt. Im spontanen, zielgerichteten Zusammenschluß der Quappen zu Kollektiven, ist es wenig wahrscheinlich, daß solche Effekte zur Wirkung kommmen könnten.
Die nachfolgende Tabelle zeigt, daß die Sonneneinstrahlung und die damit verbundenen Temperaturveränderungen das Bestreben der Quappen, Kolonien zu bilden, entscheidend beeinflussen.

Kolonienbildung und -auflösung im Tagesrhythmus

Die Nacht vom 19. zum 20. April 1984 war völlig klar mit Temperaturen von –3 °C. Das Beobachtungsgewässer war von einer 2 mm dicken Eisschicht überzogen, die sich erst gegen 9.45 völlig auflöste. Die ersten Sonnenstrahlen erreichten gegen 8.00 die Wasseroberfläche und beschienen sie ungehindert bis zum Aufzug einer sich langsam verdichtenden Wolkendecke zwischen 16 und 18 Uhr. Die Wassertemperatur unter der Eisschicht betrug um 8 Uhr +2,5 °C. Die Kaulquappen lagen zu diesem Zeitpunkt völlig unbeweglich und ohne Anzeichen einer bestimmten Anordnung auf dem Bodengrund. Obwohl die Wassertemperatur noch unverändert +2,5 °C aufwies, zeigten die Quappen, wohl angeregt durch die wachsende Beleuchtungsintensität, gegen 8.30 erste spontane Bewegungen. Zwischen 9.00 und 9.15 stieg die Wassertemperatur von +3,2 °C auf +4,2 °C, das Eis war stark in Auflösung begriffen, nahezu alle Quappen beteiligten sich inzwischen an einer allgemein einsetzenden Schwimmbewegung, die bodennah und zunächst noch ungerichtet verlief. Nach Auflösung des Resteises zwischen 9.30 und 10.00 erfolgte bei einer Wassertemperatur von +6,8 °C eine den Rändern der Flachwasserzone zu gerichtete Schwimmbewegung mit ersten Quappenkonzentrationen, die sich immer mehr zu einer geschlossenen Fläche zusammenfanden. Zu diesem Zeitpunkt traten auch erstmals deutlich meßbare Temperaturdifferenzen zwischen dem von den Quappen nicht besetzten Wasser (gemessen in einem Gewässerbereich, der etwa die gleiche Tiefe aufwies, wie der, in dem sich die Quappen befanden) und im Kollektiv selbst auf. Die Abhängigkeit des steigenden und sinkenden Differenzbetrages von der Energieeinstrahlung der Sonne im halbstündig registrierten Tagesrhythmus wird aus Tabelle 1

ersichtlich. Daß der Differenzbetrag zunächst rasch zunimmt und nach Erreichen eines Maximalwertes (Differenz: + 4,6 °C, bzw. + 8,5 °C beim größeren Kollektiv) zwischen 14 und 15 Uhr – was dem tatsächlichen Sonnenstand zwischen 13 und 14 Uhr entspricht – nur langsam absinkt, hängt mit dem hohen Wärmespeichervermögen des Wassers zusammen. Zwischen 10 und 11 Uhr wird bereits eine maximale Konzentration von 800 bis 1000 qcm beim größeren Kollektiv erreicht, was zu einer um + 4,8 °C erhöhten Temperatur gegenüber dem freien Wasser führte. Zwischen 12 und 13 Uhr kam es bei + 21 °C zur Lockerung des dichten Flächengefüges und zur Auflösung scharfer Marginalgrenzen, zwischen 13 und 14 Uhr bei + 23 °C zu einer Schichtung und deutlichen Vertikalgruppierung (Temperatur in 6 cm Wassertiefe noch + 21 °C!). Aber auch bei dieser tieferen Durchwärmung des Gewässers blieb das Licht der entscheidende Faktor für die Aufenthaltswahl. Das Anbringen einer schattenwerfenden Fläche bewirkte, daß innerhalb von 10 Minuten ca. 70 % der Quappen in die besonnten Bereiche abwanderten.

Zwischen 15 und 16 Uhr zog eine zunächst sehr lockere Wolkendecke auf, die sich bis gegen 18 Uhr zunehmend verdichtete. Gegen 16 Uhr war eine zunehmende Verdünnung der Oberflächenkonzentration der Kollektive zu beobachten, wobei der gesamte von den Tieren bewohnte Wasserraum zwischen + 19 und + 21 °C aufwies. Die kaum noch zusätzliche Energie liefernde Sonneneinstrahlung schwächte wohl das Bestreben, eine gemeinsame Fläche noch weiter zu erhalten, ab. Zwischen 18 und 19 Uhr lösten sich die Kolonien völlig auf, obwohl auch eine lebhafte unkoordinierte Schwimmbewegung der meisten Individuen zu registrieren war. Zwischen 19 und 20 Uhr setzte ein weitgehender Zerfall des von den Tieren erzeugten thermalen Vorzugsraumes ein. Die Temperatur vereinheitlichte sich im Gesamtgewässer. Bis zum Einbruch der Dunkelheit gegen 21 Uhr kamen die meisten Quappen auf dem schlammigen Bodengrund, bzw. auf der Gallerte wieder zur Ruhe.

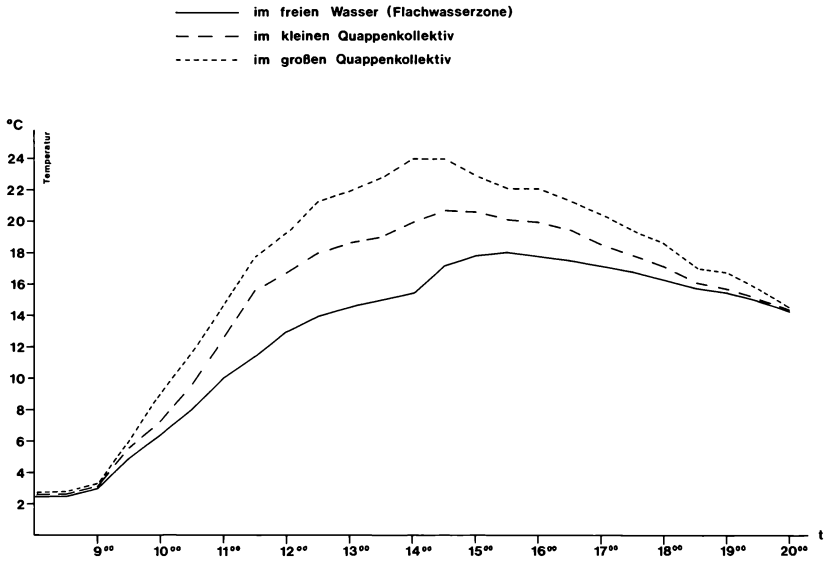
Die Quappengruppe ist zweifellos kein komplexes Gebilde, wie es uns etwa bei hochorganisierten staatenbildenden Insekten begegnet. Es ist aber auch kein Kollektiv, in dem die Individuen auf Grund günstiger Umweltbedingungen rein zufällig zusammenfanden, wie etwa Wechselwarme in ihren Winterquartieren. Ob einfach physikalische Parameter (z.B. Licht) oder soziale Stimulation (Dauerondulation mit dem Schwanz; Berührungskontakt) die Quappen anregt, solche Verbände zu bilden, sicher ist, daß durch die gleichgeschaltete Tätigkeit der Einzeltiere der Zusammenhalt der Gruppe und dadurch eine gemeinsame Leistung erreicht wird (vgl. Schwerdtfeger 1977), die das Individuum für sich wieder nutzt. Diese ge-

meinsame Leistung besteht darin, daß durch die Herstellung einer großen schwarzen Oberfläche unter Aufsuchen eines darunter liegenden möglichst kleinvolumigen Wasserraumes mit Hilfe der einstrahlenden Wärmeenergie der Sonne eine, wie später noch zu zeigen sein wird, für die Entwicklung der Quappen optimale Temperatur in den meist noch sehr kalten Gewässern im März erzeugt wird.
Eine Lockerungstendenz der Gruppendichte ist bei Temperaturen zwischen +21 °C und +23 °C zu beobachten. Daß die Dauerbewegung der Quappen ebenfalls minimal zur Temperaturerhöhung beiträgt, steht zwar außer Zweifel; doch ist sie sehr schwer exakt meßbar und hat nur geringe Bedeutung (Temperaturen in Kollektiven lagen bei dichter Bewölkung nur zwischen 0,3 und 0,5 °C über der umgebenden Wassertemperatur). Zudem müßte man erwarten, daß bei erreichtem Temperaturoptimum zumindest eine starke Einschränkung der Bewegungen zu erwarten wäre. Dies ist nicht der Fall.
Die Bewegungen scheinen vielmehr dazu beizutragen, daß ein Teil der erzeugten hohen Temperatur in den sich unter den Tieren befindlichen Wasserkörper abgeleitet wird, wie Messungen belegen. Bei sehr jungen Quappen im Gallertenest ist eine solche Wärmeableitung kaum möglich, so daß z.B. bereits um 11 Uhr die Temperatur um 12 bis 14 °C (!) über der der freischwimmenden Verbände lag und deren Temperaturmaximum bereits um 2 °C überschritten war (vgl. Abb. 1).
Eine zunehmende Bewegungsträgheit der Tiere, die dann zum Zerfall der Gruppe führt, erfolgt mit aufziehender Bewölkung oder Einbruch der Dämmerung. Immer mehr Quappen lösen sich aus dem Verband, um sich irgendwo auf dem Schlammgrund absinken zu lassen. Die thermale Ökonische zerfällt dann rasch.
Der Drang zur Gruppenbildung ist bei den Quappen sehr ausgeprägt. Fängt man beispielsweise einen Quappenverband und schüttet ihn in ein Gewässer, sodaß die Einzeltiere in alle Richtungen verdriftet werden, findet sich ein Großteil des Verbandes bereits nach 30–60 Minuten wieder an einer günstigen Stelle.
Die oben erwähnte Laichplatzwahl der Adulti, die gesamte Ablaichorganisation und die physikalischen Eigenschaften der Gallerte unterstützen in optimaler Weise den Aufbau der hier dargestellten Kaulquappenkollektive.

Die Bedeutung der Thermoregulation für die Kaulquappen

Faßt man all diese Beobachtungen zusammen, so erhebt sich die Frage: Welche Bedeutung kommt dieser Form der temporären Thermoregulation für die Biologie der Kaulquappen zu?
Unter Thermoregulation versteht man den Versuch eines Tieres, bzw. einer Tiergruppe durch ein bestimmtes Verhalten (z.B. Ortswechsel, Vergrößerung der Körperoberfläche) oder Ausnutzung seines Farbkleides (dunkle Farbtöne absorbieren stärker Wärme) seine Körpertemperatur auf einen optimalen Zustand hin zu verändern. In der Regel begegnet uns jedoch die Erscheinung der Thermoregulation bei Einzeltieren, also auf individueller Ebene, so bei den meisten Reptilien und vielen Insekten. Daß eine ganze Tiergemeinschaft die thermale Situation ihres unmittelbaren Wohnraumes helioregulatorisch ändert, tritt hingegen – zumal in so ausgeprägter Form wie bei den jungen Quappen von Rana temporaria – selten auf, etwa bei hochorganisierten staatenbildenden Insekten.

Abb. 2: Tagesrhythmus des Temperaturablaufs (Wiesengrund bei Neuhütten, 20.4.1984)



Bereits 1884 wies VANT'T HOFF nach, daß chemische Reaktionen mit steigenden Temperaturen rascher ablaufen und zwar um das Doppelte bis Dreifache bei einer Temperaturerhöhung von + 10 °C. Inzwischen ist bekannt, daß auf den weitaus größten Teil aller biochemischen Prozesse in den Organismen diese sog. VAN'T HOFFsche Regel, kurz RGT-Regel (Reaktion-Geschwindigkeit-Temperatur-Regel), zutrifft, wobei natürlich der thermale Toleranzbereich relativ eng begrenzt bleibt.
Vergleichen wir den Verlauf der Temperaturkurve des Laichgewässers mit der des Quappenkollektivs und bringen die sichtbar werdende Differenz (Abb. 2) in Zusammenhang mit der RGT-Regel, so darf das thermoregulatorische Verhalten der Larven vermutlich darin liegen, daß ihre Entwicklung dadurch bei günstiger Witterung nicht unerheblich beschleunigt wird. Insbesondere bei länger anhaltendem Hochdruckeinfluß kommt es im März regelmäßig zu Nachtfrösten mit sehr tiefen Wassertemperaturen und damit zu einem nächtlichen Entwicklungsstillstand der Quappen. Dieser wird offensichtlich durch das kollektive Auffangen der Sonnenenergie tagsüber wieder kompensiert. Diese naheliegende Annahme müßte allerdings durch eine exakte Gewichtsbestimmungsreihe überprüft werden, bzw. durch Vergleich der Entwicklungsdauer einiger isolierter Tiere mit Großgruppen im gleichen Gewässer und damit unter identischen Umweltbedingungen.
Die hier dargestellten Beobachtungen und deren Diskussion wollen in keiner Weise in Anspruch nehmen, das Phänomen der Thermoregulation bei den Larven des Grasfrosches geklärt zu haben. Zahlreiche Andeutungen im Text weisen bereits auf Fragestellungen hin, deren Klärung nur in Form von Langzeitbeobachtungen im Zusammenhang mit dem gesamten larvalen Entwicklungsablauf unter verschiedenen Witterungsbedingungen im gleichen Gewässer, sowie vergleichende Untersuchungen an Laichplätzen mit sehr unterschiedlichen klimatischen Voraussetzungen angegangen werden können; ferner fehlen noch jegliche entsprechende Beobachtungen bezüglich des Verhaltens der Quappen nahe verwandter Arten. Da es sich dabei um angeborene Verhaltensstrukturen handelt, könnte ihre detaillierte Kenntnis zur Klärung der taxonomischen Stellung der europäischen Braunfrösche beitragen; denn der Vergleich vererbter ethologischer Merkmale steht gleichberechtigt neben den morphologischen Kriterien als Beurteilungsgrundlage für die systematische Stellung einer Art (vgl. EIBL-EIBESFELDT 1974).

Zusammenfassung

1. Die Larven des Grasfrosches (*Rana temporaria*) schließen sich in den ersten 2–3 Wochen ihrer Entwicklung zu Verbänden zusammen, die die oberste Wasserschicht möglichst großflächig und geschlossen besiedeln.
2. Präferenzräume liegen über Gallertenestern und in Flachwasserzonen.
3. Durch die Schwarzfärbung der Quappen entstehen einheitlich schwarze Flächen, die die eingestrahlte Sonnenenergie als Wärme speichern und die gesamte von ihnen bewohnte Ökonische „aufheizen". Je größer die Fläche des Kollektivs, umso rascher ist eine Temperaturzunahme bei Insolation zu verzeichnen und umso höhere Temperaturen werden erreicht.
4. Durch diese Form der Thermoregulation beeinflussen die Quappen vermutlich ihre Entwicklungsgeschwindigkeit, die in den kalten Märzgewässern nur sehr langsam abliefe, positiv.
5. Die Ablaichstrategie und Laichplatzwahl der Adulti (kolonienweises Ablaichen in Flachgewässern an sonnigen Tagen) ist eine wichtige Voraussetzung für die Möglichkeit des oben geschilderten Kollektivverhaltens der Larven.
6. Die Untersuchung zeigt auch, daß Laborversuche zur Ermittlung der Entwicklungsdauer von Lurchlarven mit ihren weitgehend konstanten Temperaturen wenig Bezug zu den Freilandverhältnissen zeigen.

Literatur

BLAB, J. (1982): Zur Wanderdynamik der Frösche des Kottenfrostes bei Bonn-Bilanzen der jahreszeitlichen Einbindung. – Salamandra 18 (1/2): 9–28. Frankfurt/Main.

EIBL-EIBESFELDT, I. (1974): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. – 629 S. München, Zürich (K. Piper).

HEUSSER, H. (1972): Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen einheimischer Anuren-Arten. – Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, 117 (2): 121–128. Zürich.

OBERT, H.-J. (1976): Some effects of external factors upon the reproductive behaviour of the Grassfrog *Rana temporaria* L. (Ranidae, Anura). – Oecologia, 24: 43–55. Berlin.

SCHWERDTFEGER, F. (1977): Autökologie. – 457 S. Hamburg, Berlin (Parey-Verlag).

Rudolf MALKMUS
Gartenstr. 21
8751 Heigenbrücken

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg

Jahr/Year: 1982-1983

Band/Volume: 23-24

Autor(en)/Author(s): Malkmus Rudolf

Artikel/Article: Soziale Thermoregulation bei Larven des Grasfrosches (Rana temporaria L.) 109-118