

# Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen einheimischer Anuren-Arten<sup>1</sup>

Von

H. HEUSSER

Crowding-Effekte (Pferchschäden) sind vor allem bei Kaulquappen verschiedener nordamerikanischer Anuren-Arten untersucht worden (AKIN, 1966, LICHT, 1967, RICHARDS, 1958, 1962, ROSE, 1960, WEST, 1960). HODLER (1958, Ms.) fand Crowding-Effekte auch beim einheimischen Grasfrosch, *Rana temporaria* und BERGER (1968) beim Kleinen Grünfrosch, *Rana lessonae* in Polen. Die Effekte treten meistens als Wachstumshemmung verbunden mit einer erhöhten Mortalität in Erscheinung; bei *Rana lessonae* beobachtete BERGER Schäden, die während der Metamorphose auftreten: die Vorderbeine können missgestaltet sein oder fehlen. *Bufo woodhousei* wird dagegen durch die für andere Arten schädlichen Bedingungen im Wachstum gefördert (LICHT, 1967). Das Auftreten oder Fehlen von interspezifischen Crowding-Effekten ist weitgehend unabhängig von der systematischen Verwandtschaft der Arten. Als Ursache der Crowding-Effekte kommen verschiedene Faktoren in Frage. Nach HODLER (Ms.) und POURBAGHER (1967, 1969) hemmen sich die Kaulquappen durch direkte Interaktionen. Der Crowding-Effekt tritt aber auch ein, wenn die Test-Kaulquappen lediglich durch andere Kaulquappen «konditioniertes Medium» erhalten, wobei im Wasser gelöste, noch nicht näher bekannte Substanzen, algenähnliche, farblose Zellen im Kot, die durch Koprophagie weitergegeben werden (RICHARDS, 1958, 1962) und der Oberflächenfilm des Wassers (WEST, 1960) eine Rolle spielen können.

## Material und Methode

Die in den vorliegenden, im Sommer 1971 durchgeführten Versuchen verwendeten Kaulquappen stammen aus Biotopen der Umgebung von Zürich: die Geburtshelferkröten (*Alytes obstetricans*), Gelbbauchunken (*Bombina variegata*), Kreuzkröten (*Bufo calamita*) und Laubfrösche (*Hyla arborea*) aus den Kiesgruben bei Gossau ZH, Lochrüti bei Wangen, Kindhusen bei Volketswil und Süessblätz bei Maur; die Seefrösche, *Rana ridibunda* aus der Kiesgrube bei Weiningen; die Erdkröten (*Bufo bufo*)

<sup>1</sup> Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

aus der Kiesgrube bei Gossau ZH und die Grasfrösche, *Rana temporaria* aus meinem Gartenweiher auf der Forch.

Die meisten Versuche führte ich nach folgendem Schema durch: die Test-Kaulquappen leben einzeln in durchsichtigen Joghurtbechern zu 2 dl (vgl. AEBLI, 1966) um direkte Interaktionen zwischen den Kaulquappen auszuschliessen. Die das Wasser konditionierenden Kaulquappen (=«Donatoren») leben je nach Art zu 2–6 Stück in gleichen Bechern, so dass das Totalgewicht der Donatoren pro 2 dl ca. 0,5–0,6 g beträgt (z. B. 6 Kaulquappen von *Bufo calamita* zu ca. 0,1 g oder 2 Kaulquappen von *Alytes obstetricans* zu ca. 0,3 g). Die Test-Tiere erhalten alle 2 Tage konditioniertes Medium: den gesamten Inhalt (Wasser + Kot + Futterreste) eines Donatoren-Behers. Die Donatoren erhalten wieder frisches, unchloriertes Quellwasser. Als Kontrolle dienen einzeln in 2 dl Wasser gehaltene Kaulquappen aus dem gleichen Gelege, aus dem die Test-Tiere stammen; sie erhalten alle 4 Tage frisches Wasser. Ein Versuch dauert in der Regel 14 Tage. Abweichungen von diesem Schema sind im Text und in den Tabellen erwähnt. Alle Kaulquappen leben in einem hellen Innenraum; die Temperatur ist nicht konstant gehalten, aber alle miteinander verglichenen Gruppen sind den gleichen Temperaturschwankungen ausgesetzt.

Futter: alle Kaulquappen erhalten ausschliesslich einen Brennesselpulver-Pudding nach HODLER (1958: 100 g Folium urticae pulv. alc., 10 g Agar ad 1 l Wasser, gekocht), und zwar so reichlich, dass von Wasserwechsel zu Wasserwechsel Futterreste übrig bleiben.

Die Gewichtsbestimmung der Kaulquappen erfolgte mit einer Analysenwaage (Mettler, Typ H 10, Gewichtsanzeige: 0,1 mg) in einem tarierten Wasserbecher auf das mg gerundet. Vor dem Wägen legte ich die Kaulquappe kurz auf ein Filterpapier um den grössten Teil des anhaftenden Wassers abzusaugen. Frisch geschlüpfte Kaulquappen (mit Ausnahme jener von *Alytes obstetricans*) sind für dieses Vorgehen zu empfindlich. An Stelle der Test-Tiere wog ich einige Larven aus dem gleichen Gelege. Die frischgeschlüpfte Kaulquappen der betreffenden Arten haben folgende Gewichte:

<i>Bombina variegata</i> :	0,0087–0,0113 g
<i>Bufo calamita</i> :	0,0020–0,0027 g
<i>Hyla arborea</i> :	0,0067–0,0076 g

«Frischgeschlüpft» heisst: die Larven haben vor 2–3 Tagen die Eihüllen verlassen, heften sich an den Wänden des Gefässes fest und können über kurze Strecken freischwimmen.

Wo grössere Kaulquappen verwendet wurden, verteilte ich beim Start auf 1 mg gerundet gleichschwere Paare auf die Kontroll- und Testgruppe, so dass die verglichenen Gruppen beim Start die gleichen Total- und Durchschnittsgewichte sowie die gleiche Streuung der Gewichte hatten.

Die Gewichtsbestimmung von Kaulquappen, die über ca. 0,2 g schwer sind, lässt sich nur auf ca. 10 mg genau reproduzieren (Wasserresten, Kotabgabe). Grosse Kaulquappen wog ich deshalb auf 0,01 g gerundet.

Statistik: Die Gewichte der Test-Tiere und der Kontrollen wurden mit dem Wilcoxon Rang Test für 2 Stichproben (GEIGY, 1968) auf die statistische Signifikanz der Unterschiede geprüft.

**Resultate und Interpretation**

In den Tabellen 1-7 sind die Effekte der 7 verwendeten Donatoren Arten dargestellt, in Tabelle 8 sind alle Versuche zusammengefasst.

Intraspezifische Effekte machen sich – soweit getestet – hauptsächlich bei *Alytes obstetricans* (Tab. 1), *Bufo bufo* (Tab. 3) und *Rana temporaria* (Tab. 7) bemerkbar. Dabei ist zu berücksichtigen, dass einzeln gehaltene Kaulquappen sich selbst hemmen können. Kaulquappen von *Rana temporaria* bleiben in den Versuchen 1 und 2 (Tab. 7) einzeln und ohne Wasserwechsel gehalten leichter als die Kontrollen, die alle 3 Tage frisches Wasser erhalten. Wahrscheinlich träten die Crowding-Effekte relativ stärker in Erscheinung, wenn die Kontrollen bei jedem Wasserwechsel der Test-Tiere frisches Wasser erhielten, statt wie in den meisten Versuchen nur jedes zweite Mal. Bei *Bufo bufo* (Tab. 3) bleiben in Versuch 1 die Test-Tiere, die beim Start durch die eigene Art konditioniertes Wasser erhalten, leichter als die beim Start frisches Wasser erhaltenden Kontrollen ohne weiteren Wasserwechsel, d. h. bei den Test-Tieren addiert sich der intraspezifische Effekt mit der Selbsthemmung. Dicht gehaltene Kaulquappen bleiben leichter als einzeln gehaltene (Versuche 2 und 3). *Bombina variegata* (Tab. 2) und *Hyla arborea* (Tab. 5) scheinen auf intraspezifisch konditioniertes Medium wenig sensibel zu sein.

Bei der Beurteilung der Crowding-Effekte ist zu berücksichtigen, dass das Gewichtsverhältnis zwischen den Donatoren und den Test-Tieren ausschlaggebend sein kann:

Tabelle 1. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Alytes obstetricans* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasserwechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Alytes obstetricans</i>	K 6	14	K 4	K 0,360	K 1,653		<0,01
	T 6		T 2	T 0,360	T 0,981		
<i>Bombina variegata</i>	K 12	14	K 4	K J	K 3,584	1	>0,10
	T 12		T 2	T J	T 2,708		
<i>Hyla arborea</i>	K 12	14	K 4	K J	K 0,948	5	<0,01
	T 12		T 2	T J	T 0,449		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Tabelle 2. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Bombina variegata* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasserwechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Bombina variegata</i>	K 12	14	K 4	K J	K 3,584		>0,10
	T 12		T 2	T J	T 2,929		
<i>Alytes obstetricans</i>	K 6	14	K 4	K 0,360	K 1,653		=0,05
	T 6		T 2	T 0,360	T 1,319		
<i>Hyla arborea</i>	K 12	14	K 4	K J	K 0,948	4	>0,10
	T 12		T 2	T J	T 0,844		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Tabelle 3. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Bufo bufo* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasser- wechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Bufo bufo</i> (1)	K 15	19	K -	K 0,731	K 1,538	3	<0,01
	T 15		T -	T 0,731	T 0,996		
<i>Bufo bufo</i> (2)	K 10	19	K -	K 0,546	K 1,004		<0,01
	(T 10)		T -	T 0,546	T 0,658		
<i>Bufo bufo</i> (3)	K 8	19	K -	K 0,383	K 0,767	1	=0,01
	(T 8)		T -	T 0,383	T 0,458		
<i>Bombina variegata</i>	K 12	14	K 4	K J	K 2,632	2	>0,10
	T 12		T 2	T J	T 2,415		
<i>Hyla arborea</i> (1)	K 6	15	K 4	K J	K 0,537	1	=0,01
	T 6		T 2	T J	T 0,222		
<i>Hyla arborea</i> (2)	K 6	10	K 4	K 0,565	K 1,401	1	>0,10
	T 6		T 2	T 0,565	T 1,076		
<i>Rana ridibunda</i>	K 8	14	K -	K 0,246	K 0,522	2	>0,10
	T 8		T 3	T 0,246	T 0,362		
<i>Rana temporaria</i>	K 8	13	K -	K 4,02	K 4,47 <sub>1</sub>		>0,01
	T 8		T 3	T 4,02	T 5,60 <sub>1</sub>		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Klammern bei den Versuchen 2 und 3 mit *Bufo bufo*: die 10 resp. 8 T leben zusammen in 2 dl Wasser. ! T sind signifikant schwerer als K

Tabelle 4. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Bufo calamita* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasser- wechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Alytes obstetricans</i>	K 6	14	K 4	K 0,360	K 1,653		=0,01
	T 6		T 2	T 0,360	T 1,153		
<i>Bombina variegata</i>	K 12	14	K 4	K J	K 3,309		>0,10
	T 12		T 2	T J	T 3,089		
<i>Bufo bufo</i>	K 8	14	K -	K 0,485	K 1,495	1	<0,02
	T 8		T 3	T 0,485	T 1,133		
<i>Hyla arborea</i>	K 18	14	K 4	K J	K 1,444	3	>0,10
	T 18		T 2	T J	T 1,105		
<i>Rana ridibunda</i>	K 8	14	K -	K 0,275	K 0,603		>0,10
	T 8		T 3	T 0,275	T 0,603		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Donatoren, die sich in der steilen Partie ihrer Wachstumskurve befinden, haben in der Regel den grössten Effekt auf frischgeschlüpfte Test-Larven. Die Hemmung nimmt oft ab, sobald die Test-Tiere ihrerseits in die Phase schneller Gewichtszunahme gelangen (ROSE, 1960, LICHT, 1967, HEUSSER, 1972). Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet sind die intraspezifischen Crowding-Effekte bei *Bufo bufo* und *Rana temporaria* als besonders stark zu beurteilen, weil die Test-Tiere beim Start bereits mehrere Wochen alt waren.

Interspezifische Effekte: auffallend stark schädigend wirkt das durch *Rana temporaria* konditionierte Medium auf beim Start bereits grössere Larven von *Bufo bufo* und *Rana ridibunda* (Tab. 7). Es starben relativ viele Test-Tiere und die Hautstruktur der Überlebenden veränderte sich in nicht näher untersuchter Weise im Vergleich zu den Kontrollen. Dass die Crowding-Effekte nicht auf einem unspezifischen «Verbrauchen» (z. B. O<sub>2</sub>) oder «Vergiften» des Wassers beruhen, zeigen die beim Start frischgeschlüpften Larven von *Bombina variegata*, auf die das durch *Rana temporaria* konditionierte Medium ohne Wirkung ist. Bei den Test-Tieren von *Hyla arborea* unter dem Einfluss des Donators *Bufo bufo* (Tab. 3) hängt die Stärke des Effektes deutlich von der Grösse der Empfänger ab: die in Versuch 1 verwendeten Frischgeschlüpften werden relativ mehr gehemmt als die beim Start rund 3 Wochen alten Larven in Versuch 2. Bemerkenswert ist der Effekt von *Bufo bufo* auf *Rana temporaria* (Tab. 3): die Test-Kaulquappen werden signifikant schwerer als die Kontrollen, deren Wasser nicht gewechselt wurde. Das bedeutet, dass die Selbsthemmung von 1 *Rana temporaria* Larve / 2 dl mehr ins Gewicht fällt als die interspezifische Hemmung durch *Bufo bufo*. Eine (nicht signifikant) fördernde Wirkung scheint auch das durch *Rana ridibunda* konditionierte Wasser auf *Bombina variegata* zu haben (Tab. 6, besonders Versuch 1).

Tabelle 5. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Hyla arborea* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasser- wechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Hyla arborea</i>	K 12	14	K 4	K J	K 0,948	2	>0,10
	T 12		T 2	T J	T 0,867		
<i>Alytes obstetricans</i>	K 6	14	K 4	K 0,360	K 1,653		>0,10
	T 6		T 2	T 0,360	T 1,563		
<i>Bombina variegata</i>	K 6	14	K 4	K J	K 2,085		>0,10
	T 6		T 2	T J	T 2,114		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Tabelle 6. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Rana ridibunda* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasser- wechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Bombina variegata</i> (1)	K 6	14	K 4	K J	K 1,660		>0,10
	T 6		T 2	T J	T 2,368		
<i>Bombina variegata</i> (2)	K 6	15	K –	K J	K 1,051		>0,10
	T 6		T 3	T J	T 1,189		
<i>Bufo bufo</i>	K 8	16	K –	K 0,392	K 1,108		>0,10
	T 8		T 3	T 0,392	T 1,140		
<i>Hyla arborea</i>	K 6	15	K 4	K J	K 0,537		>0,10
	T 6		T 2	T J	T 0,488		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Tabelle 7. Crowding-Effekte bewirkt durch Kaulquappen von *Rana temporaria* als Donator

Getestete Art	n	Dauer (Tage)	Wasserwechsel (Tage)	Totalgewicht (g)		tot	p
				Start	Schluss		
<i>Rana temporaria</i> (1)	K 10	14	K 3	K 3,00	K 5,16		< 0,01
	T 10		T -	T 3,00	T 3,66		
<i>Rana temporaria</i> (2)	K 8	14	K 3	K 3,72	K 4,94		< 0,01
	T 8		T -	T 3,72	T 3,51		
<i>Bufo bufo</i> (1)	K 12	14	K -	K 0,841	K 1,724	1	< 0,01
	T 12		T -	T 0,841	T 1,094		
<i>Bufo bufo</i> (2)	K 15	14	K -	K 0,839	K 1,593	10	< 0,01
	T 15		T -	T 0,839	T 0,328		
<i>Rana ridibunda</i> (1)	K 12	14	K -	K 0,293	K 0,683	7	< 0,01
	T 12		T 3	T 0,293	T 0,258		
<i>Rana ridibunda</i> (2)	K 6	10	K 2	K 0,610	K 0,966		< 0,01
	T 6		T 1	T 0,610	T 0,748		
<i>Alytes obstetricans</i> (1)	K 6	14	K 4	K 0,354	K 0,844		> 0,10
	T 6		T 2	T 0,354	T 0,799		
<i>Alytes obstetricans</i> (2)	K 6	14	K 6	K 1,143	K 1,927		> 0,10
	T 6		T 3	T 1,143	T 1,590		
<i>Bombina variegata</i> (1)	K 6	14	K -	K J	K 0,860		> 0,10
	T 6		T 3	T J	T 0,840		
<i>Bombina variegata</i> (2)	K 6	14	K 4	K J	K 1,660		> 0,10
	T 6		T 2	T J	T 1,808		

K = Kontrolle, T = Test-Tiere, J = Junge, frischgeschlüpfte Larven

Tabelle 8. Zusammenfassung der beobachteten intra- und interspezifischen Crowding-Effekte

Getestete Art	Wasser konditioniert durch Kaulquappen von:						
	<i>Alytes obstetricans</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Bufo calamita</i>	<i>Hyla arborea</i>	<i>Rana ridibunda</i>	<i>Rana temporaria</i>
<i>Alytes obstetricans</i>	-	-		-	o		o
<i>Bombina variegata</i>	o	o	o	o	o	o	o
<i>Bufo bufo</i>			-	-		o	-
<i>Hyla arborea</i>	-	o	-	o	o	o	
<i>Rana ridibunda</i>			o	o			-
<i>Rana temporaria</i>			+				-

- = Test-Tiere signifikant leichter als Kontrolle  
 + = Test-Tiere signifikant schwerer als Kontrolle  
 o = Test-Tiere nicht signifikant von Kontrolle verschieden  
 leer = kein Experiment

Die in Tab. 8 zusammengefassten Ergebnisse sind nicht als absolut gültig zu betrachten: es ist möglich, dass getestete Arten, die hier keine Hemmung durch eine bestimmte Donator-Art zeigen, bei grösserer Dichte der Donatoren dennoch gehemmt werden, oder dass getestete Arten, die kurz nach dem Schlüpfen durch eine Donator-Art gehemmt werden, einige Wochen später resistent sind. Unter den getesteten Arten scheint *Bombina variegata* auf Crowding-Effekte am wenigsten sensibel zu sein: obschon in allen Versuchen frischgeschlüpfte Larven verwendet wurden, konnte unter dem Einfluss von keiner der 7 Donator-Arten (inkl. die eigene Art) eine signifikante Wachstumshemmung nachgewiesen werden.

Soweit die Ergebnisse bereits ökologisch interpretierbar sind, fällt die zuungunsten von *Bufo bufo* sich auswirkende Beziehung zu *Rana temporaria* auf. Diese beiden Arten laichen häufig im gleichen Gewässer, wobei die Kaulquappen von *Rana temporaria* wegen der frühen Laichzeit einen Entwicklungsvorsprung von rund 2 Wochen haben und ein beträchtlich höheres Maximalgewicht erreichen als die Kaulquappen von *Bufo bufo*. Häufig liegen die Laichplätze von *Rana temporaria* und *Bufo bufo* in grösseren Weihern, wo Crowding-Effekte kaum wirksam werden dürften. In kleinen oder schrumpfenden Gewässern sind die Kaulquappen von *Rana temporaria* denen von *Bufo bufo* wahrscheinlich überlegen.

Besonders tolerant sind *Bombina variegata*, *Bufo calamita* und *Hyla arborea* untereinander. Die Kaulquappen dieser drei Arten kommen häufig ökologisch sympatrisch in kleinen, temporären Regenwassertümpeln in Kiesgruben vor.

### Zusammenfassung

Die Kaulquappen verschiedener einheimischer Anuren-Arten sind anfällig auf intra- und interspezifische Crowding-Effekte. Sie sind im Wachstum gehemmt und haben eine höhere Mortalitätsrate, wenn sie in Wasser gehalten werden, das vorher durch andere Kaulquappen «konditioniert» wurde. Einzelnen in 2 dl Wasser gehaltene Kaulquappen von *Rana temporaria* hemmen sich selbst. Stark schädigend wirkt das durch *Rana temporaria* konditionierte Wasser auf *Bufo bufo* und *Rana ridibunda*. Kaulquappen von *Bombina variegata* werden weder durch die eigene noch durch 6 andere Arten gehemmt. Larven von *Bombina variegata*, *Bufo calamita* und *Hyla arborea*, die häufig ökologisch sympatrisch in temporären Gewässern vorkommen, sind unter sich relativ tolerant.

### Summary

Intra- and interspecific crowding effects in tadpoles of some european Anurans. The tadpoles of some european Anura species are inhibited in growth by intra- and interspecific crowding effects when raised in water previously "conditioned" by other tadpoles. Tadpoles of *Rana temporaria* living single in 2 dl of water show inhibition by means of self-crowding. Very strong inhibition and high mortality is observed in tadpoles of *Bufo bufo* and *Rana ridibunda* living in water conditioned by *Rana temporaria*. Tadpoles of *Bombina variegata* are inhibited neither by their own species

nor by 6 other species tested. Tadpoles of three species that live often in ecological sympatry in temporary rain-water pools (*Bombina variegata*, *Bufo calamita* and *Hyla arborea*) show mutual tolerance.

### Literatur

- AEBLI, H. (1966): Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). *Rev. suisse Zool.* 73, 1–35.
- AKIN, G. C. (1966): Self-inhibition of growth in *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zool.* 39, 341–356.
- BERGER, L. (1968): The effect of inhibitory agents in the development of green-frog tadpoles. *Zool. Polon.* 18, 381–390.
- GEIGY, J. R. (1968): Wissenschaftliche Tabellen. Pharma, Basel.
- HEUSSER, H., (1972): Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen der Kreuzkröte, *Bufo calamita* LAUR. *Oecologia*.
- HODLER, F. (1958): Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L. *Rev. suisse Zool.* 65, 350–359.
- Unpubl. Ms.: Untersuchungen über den Crowding-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L.
- LICHT, L. E. (1967): Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects. *Ecology* 48, 736–745.
- POURBAGHER, N. (1967): Sur l'effet de groupe chez les têtards de divers amphibiens. *C. R. Acad. Sc. Paris* 265, 1244–1247.
- (1969): Etude expérimentale de l'effet de groupe chez les têtards de batraciens. *Rev. comport. Anim.* 3, 75–119.
- RICHARDS, C. W. (1958): The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zool.* 31, 138–151.
- (1962): The control of tadpole growth by alga-like cells. *Physiol. Zool.* 35, 285–296.
- ROSE, S. M. (1960): A feedback mechanism of growth control in tadpoles. *Ecology* 41, 188–199.
- WEST, L. B. (1960): The nature of growth inhibitory material from crowded *Rana pipiens* tadpoles. *Physiol. Zool.* 33, 232–239.

Dr. H. HEUSSER, CH-8127 Forch-Zürich (Schweiz).