

Anpassungen von Amphibien an das Leben in Trocken-gebieten

Beat Akeret

Sollen Kinder den Lebensraum von Fröschen, Kröten, Salamandern oder Molchen beschreiben, so nennen sie beinahe immer Weiher, Sümpfe oder feuchte Wälder. Kaum jemand in Mitteleuropa verbindet mit diesen Tieren jedoch Wüsten, Halbwüsten oder andere Trockenlebensräume.

Und trotzdem lebt eine beträchtliche Anzahl Amphibien in solchen Biotopen. Dies erstaunt umso mehr, als die meisten Amphibien für ihre Embryonalentwicklung auf Gewässer angewiesen sind.

Sie legen ihren Laich in den meisten Fällen ins Wasser von Seen, Tümpeln, Flüssen, Bächen oder zumindest in wassergefüllte Teile von Pflanzen wie Ananas-Gewächsen (Bromeliaceae) oder Baumhöhlen (Dendrotelmen). Aus den Eiern schlüpfen die wie Fische vollständig wasserlebenden, relativ empfindlichen Kaulquappen (Bilder oben). Bis zur Umwandlung (Metamorphose) zu einem Frosch oder Molch darf das Gewässer nicht austrocknen. Andernfalls gehen die Kaulquappen zugrunde.

Daneben sind Amphibien auch als ausgewachsene Tiere in vielen Fällen ausgesprochen emp-

findlich gegen Austrocknung. Die Oberhaut ist nur relativ wenig verhornt. Zusätzlich durchziehen ausgedehnte Blutkapillarnetze unmittelbar unter der Oberhaut die Lederhaut. Die Tiere sind dadurch in der Lage, ihre Haut als Atmungsorgan zu nutzen. Einige Arten besitzen sogar überhaupt keine Lungen mehr und decken ihren gesamten Sauerstoffbedarf mittels Hautatmung, wie z.B. die lungenlosen Salamander (Plethodontidae) aus Nordamerika und Südeuropa. Weil die Haut aber im allgemeinen ausgesprochen empfindlich für Wasserverluste ist, müssen die meisten Amphibien ihr ganzes Leben an mehr oder weniger feuchten Orten verbringen.

Überlebensstrategien von Amphibien in Trockengebieten

Wie schaffen es nun aber solch empfindliche Tiere, die für sie anscheinend so lebensfeindlichen Trockenlebensräume unserer Erde zu besiedeln?

Man muss hier zwischen unterschiedlichen Anpassungsgraden unterscheiden (Beispiele werden anschliessend genannt):

- Die meisten Amphibien aus Trockenzonen sind ausschliesslich nachtaktiv, um der lebensfeindlichen Hitze zu entgehen und profitieren zusätzlich vom nächtlichen Tau.
- Viele Amphibien sind innerhalb von Wüsten und Halbwüsten in zeitweise wasserführenden Flusstälern wohnhaft.
- Einige Arten sind nur während den kurzen, auch in den meisten Trockenlebensräumen auftretenden Regenperioden aktiv und verbringen den Rest des Jahres tief eingegraben im mehr oder weniger feuchten Untergrund, oft in einem besonderen Kokon als Schutz vor dem Austrocknen.

– Bei manchen Froschlurchen aus ariden Biotopen ist die Larvalphase viel kürzer als bei Arten aus feuchteren Gebieten. Dies, weil die Metamorphose abgeschlossen sein muss, bevor die Tümpel, in denen sich die Tiere entwickeln, von der Sonne wieder ausgetrocknet sind. Viele dieser Kaulquappen sind auch ausserordentlich wärmetolerant und überleben Wassertemperaturen, die für andere Froschlurven tödlich wären.

– Einige wenige Arten konnten ihre Larvalphase von offenem Wasser unabhängig machen. Die gesamte Entwicklung durchlaufen die Tiere im Ei oder in feuchten Höhlen im Untergrund.

Feuchte Habitats in Wüsten und Halbwüsten

Einer der Orte auf der Erde mit den geringsten Niederschlagsmengen ist die Küstenwüste von Peru und Nordchile. Über viele hundert Kilometer dominieren hier Sanddünen mit terrestrischen Tillandsienarten wie z.B. *Tillandsia latifolia* (Bild S. 29) oder kiesig-steinige Hänge mit verschiedenen Kakteen (Bild S. 15 und 20). Die Pflanzen leben hier vom Nebel, der mit dem Wind vom nahen Pazifik hergetragen wird. Wer durch diese Gegend fährt, würde hier kaum Amphibien erwarten. Und dennoch leben einige Krötenarten (Fam. Echte Kröten) wie z.B. die Limakröte (*Bufo limensis*) oder die Atacamakröte (*Bufo atacamensis*, Bilder S. 20) in dieser Gegend (Bauer 1991). Cei (1962) zeigt einen Standort der Atacamakröte aus Chile mit verschiedenen Säulen- und grossen Kugelkakteen sowie kleinen Sträuchern auf einem mit grobem Geröll bedeckten Abhang über dem Pazifik. Die Kröten aus der pazifischen Küstenwüste bewohnen hier hauptsächlich die etwas feuchteren Flusstäler. Durch Schmelzwasser von den Anden gespeist, führen die Flüsse zumindest während eines Teil des Jahres Wasser und bieten den Tieren ausreichend Feuchtigkeit und offene Wasserflächen für die Fortpflanzung.

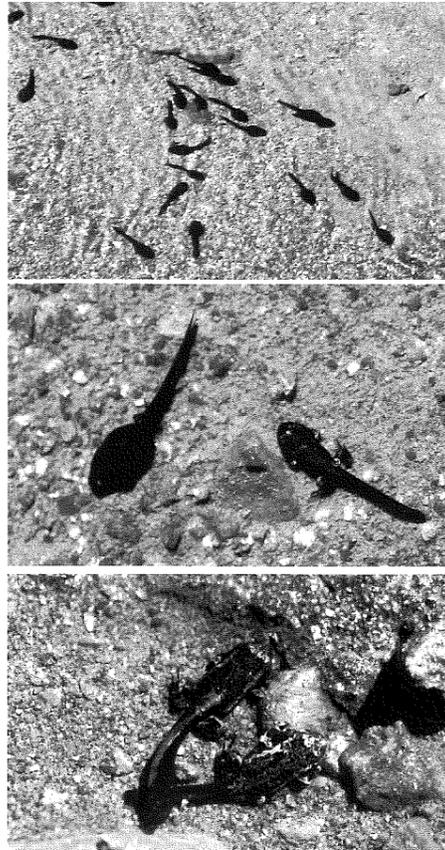
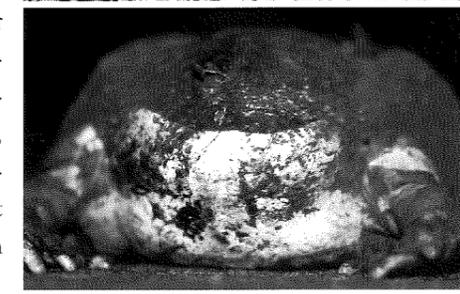
Ähnlich feuchte Standorte innerhalb eines Trockenlebensraumes bewohnt die Colorado-kröte (*Bufo alvarius*) aus der Sonora-Wüste in Arizona und Nordmexiko. Man findet die Tiere hier am häufigsten im Wasser von Flüssen und

Teichen oder zumindest in deren näheren Umgebung. Kminiak (in Hofrichter 1998) spricht hier von einer "aquatischen Wüstenform".

Überleben in Trockengebieten mittels Trockenruhe

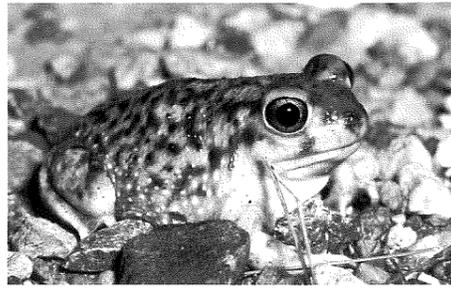
Die wohl wichtigste Anpassung der Amphibien an aride und semiaride Lebensräume ist die Kokonbildung. Der Kokon dient als Schutz vor übermässigem Austrocknen. Er hat eine pergamentartige Beschaffenheit und umgibt das Tier mit Ausnahme der Nasenlöcher. Bei einigen Arten bleibt auch die Mundöffnung frei. Der Kokon besteht nicht etwa aus abgesondertem, eingetrocknetem Schleim, sondern aus Zellschichten der Hornhaut. Die Dicke des Kokons kann dabei sehr unterschiedlich sein. Beim mexikanischen Laubfrosch *Pternohyala fodiens* zählte man bis 43 Zellschichten und beim südamerikanischen Pfeiffrosch *Lepidobatrachus llanensis* (Fam. Südfrösche) sogar 60 Zellschichten. Je dicker der Kokon ist, desto besser ist der Schutz vor Wasserverlust durch die Haut. Weitere kokonbildende Froschlurche sind z.B. der Afrikanische Ochsenfrosch (*Pyxicephalus adspersus*, Fam. Echte Frösche, Bild rechts) und zahlreiche australische Froscharten wie der Gestreifte Grablaubfrosch (*Litoria alboguttata*), verschiedene andere bodenlebende Arten Australiens aus der Laubfroschgattung *Cyclorana* (Bild rechts), der "Knoblauchkröten-ähnliche" Frosch (*Neobatrachus pelobatooides*) und *Neobatrachus pictus*, sowie Spencers Grabfrosch (*Limnodynastes spenceri*) (Fam. Australische Südfrösche). In Südamerika bilden neben dem schon erwähnten Pfeiffrosch auch zwei Hornfroscharten (*Ceratophrys cranwelli* und *C. ornata*, Fam. Südfrösche, Bilder rechts und S. 38) einen Kokon. Bei den Schwanzlurchen ist von einer der aalartigen, im Südosten der USA vorkommenden Sirenen (*Siren intermedius*, Fam. Armmolche) bekannt, dass sie sich im Schlamm austrocknender Tümpel eingräbt und sich mit einem Kokon schützt (Kminiak in Hofrichter 1998).

Verschiedene Froscharten aus Trockengebieten vergraben sich während der Trockenzeit im Boden und schützen sich hier mit einem Kokon vor dem Vertrocknen. Von oben nach unten: Ein Afrikanischer Ochsenfrosch (*Pyxicephalus adspersus*) beim Fressen des Hautsackes am Ende der Trockenruhe, ein Neuhollandfrosch (*Cyclorana novae-hollandia*) aus Australien und ein Hornfrosch (*Ceratophrys ornata*) aus Südamerika, eingehüllt in seinen Kokon. (Fotos N. Meyer, B. Akeret & R. Abbühl)



Atacamakröten (*Bufo atacamensis*) leben an der Pazifikküste von Südamerika zusammen mit verschiedenen Kakteen (*Copiapoa cinerea*, grosses Bild unten). Die Kröten legen ihre Eier in Tümpel, wo sie zu Kaulquappen (oben) heranwachsen. Die kleinen Kröten steigen an Land, noch bevor sie den Schwanz vollständig zurückgebildet haben. (Fotos U. Eggli)





Der Couch's Krötenfrosch (*Scaphiopus couchii*) aus den nordamerikanischen Wüstengebieten hat die schnellste Larvalentwicklung aller Amphibienarten. In nur 6 - 9 Tagen schlüpfen aus den in Wüstentümpeln abgelegten Eiern Kaulquappen und entwickeln sich zu fertigen Fröschen. (Foto B. Akeret)

Die beiden australischen Laubfroscharten *Litoria coplandi* (unten) und *Litoria rubella* (ganz unten) sind hervorragend an das Leben im trockenen Innern von Australien angepasst. Beide Arten besitzen sehr wärmetolerante Kaulquappen. Nach Regenfällen kann man *Litoria rubella* in Outback-Ortschaften oft auch in Schwimmbädern beim Abtauchen beobachten. (Fotos B. Akeret)



Rasante Kaulquappenentwicklung im Wettlauf gegen die Sonne

Tümpel und andere Gewässer trocknen in Wüstengebieten sehr schnell aus, wenn der Regen aufhört. Dies

stellt die Amphibien, die hier leben wollen, insbesondere für die Fortpflanzung vor grosse Probleme. Die Eier müssen sich so schnell als möglich zu Kaulquappen und diese zu Fröschen entwickeln, bevor das Wasser von der sengenden Sonne verdunstet wird. Vor diesem Problem stehen z.B. auch die Schaufelfüsse (*Scaphiopus*, Fam. Krötenfrösche, Bild oben) aus der Sonora- und Chihuahua-Wüste. Diese, mit unserer Knoblauchkröte verwandten Frösche, leben die meiste Zeit des Jahres in über 1 m Tiefe im trockenen, steinigen Wüstenboden. 11 Monate nach den letzten starken Sommerregenfällen kündigt die innere Uhr dieser Tiere die nächsten Gewitterregen an. Durch die schwachen Bodenerschütterungen der schweren Tropfen, die auf den Wüstenboden prasseln, werden die Schaufelfüsse aus ihrer Trockenruhe aufgeweckt. Sofort beginnen sie sich an die Oberfläche zu graben. Mehrere tausend schlammbedeckte Frösche kriechen dann pro Quadratkilometer aus dem Boden und versammeln sich um die neu entstandenen Regentümpel. Sie fressen alles, was sie bewältigen können. Denn es muss für weitere 11 Monate reichen. Schon wenige Stunden nach den ersten heftigen Regenfällen ertönt an den Tümpeln mitten in der Wüste ein lautes Froschkonzert. In dieser einen Nacht paaren sich die Tiere und laichen ab. Nun beginnt ein Wettlauf mit der Zeit – gegen die sengende Sonne und die Hitze in der Wüste. Beim Couch's Schaufelfuss (*Scaphiopus couchii*, Bild oben) können bei 30 °C Wassertemperatur bereits 15 Stunden nach der Eiablage die Kaulquappen schlüpfen. Und nur 6 bis maximal 9 Tage später verlässt ein junger, voll entwickelter Schaufelfuss den Wüstentümpel. Diese Art stellt damit den Entwicklungsrekord unter den Froschlurchen auf. Als Vergleich: Unser einheimischer Grasfrosch (*Ra-*

na temporaria; Fam. Echte Frösche) braucht für die gesamte Entwicklung vom Ei zum Jungfrosch 3 bis 7 Monate (Degenhardt et al. 1996, Kminiak in Hofrichter 1998, Nöllert & Nöllert 1992).

Das warme, aber schnell schwindende Wasser führt schon nach wenigen Tagen zu einem grossen Stress für alle Wüstentümpelbewohner. Bei manchen Amphibienarten führt dies zu folgenschweren Veränderungen. So werden z.B. die Kaulquappen des Flachland-Spatenfusses (*Spea bombifrons*, Fam. Krötenfrösche), einer anderen Schaufelfussart, räuberisch. Sie beginnen die Larven des Couch's Schaufelfusses aufzufressen und wachsen so erheblich schneller. Das schnelle Wachstum hat aber auch Nachteile. Pfenning (1992) fand heraus, dass Kaulquappen, die sich nicht ausschliesslich von Fleisch ernähren, sondern auch pflanzliche Nahrung fressen, mehr Fettreserven aufbauen können. Dadurch überleben mehr Tiere nach der Metamorphose, d.h. nach der Umwandlung zu Fröschen. Es scheint so, dass auch Kaulquappen, die sich morphologisch zu Fleischfressern umwandeln, bei genügend pflanzlicher Nahrung nicht ausschliesslich carnivor sind.

Der Kalifornische Hammond's Schaufelfuss (*Spea hammondi*) laicht während der Winterregenzeit. Bei dieser Art wird nur ein Teil der Kaulquappen zu Räubern. Ihre Mundwerkzeuge wandeln sich dabei von den für Froschlurven typischen feinen Lippenzähnen zu stark bezahnten Kiefern um. Die Kaulquappen beginnen nun ihre Geschwister zu verzehren. Innerhalb von 1 bis 2 Tagen wachsen sie dadurch auf das Fünffache ihrer Grösse an. Sie fallen sogar 1- bis 2-jährige Frösche an, die sich in den Tümpel verirrt haben und fressen sie auf. Durch die gesteigerte Energieaufnahme können sich die Kaulquappen auf Kosten ihrer Artgenossen schneller entwickeln. Dadurch wachsen ihre Chancen, die Metamorphose abzuschliessen, bevor der Tümpel austrocknet (Kminiak in Hofrichter 1998).

Hitzetoleranz bei Froschkaulquappen

Viele Kaulquappen aus Trockengebieten können relativ hohe Wassertemperaturen aushalten. So

fand man die Larven verschiedener Arten in Tümpeln bei über 40 °C. Tyler (1989) machte als höchste gemessene Temperaturen für Australische Laubfroscharten folgende Angaben: Kaulquappen des bodenlebenden Laubfrosches *Cyclorana australis* bei 41.2 °C, Laich des Wüstenlaubfrosches (*Litoria rubella*, Bild S. 22) bei 42.2 °C und Kaulquappen des Copland's Felsenlaubfrosches (*Litoria coplandi*, Bild S. 22) sogar bei 45 °C.

Unterirdische Kaulquappenentwicklung im Wüstensand

Eine weitere Besonderheit stellen Froschlurche dar, bei denen die Kaulquappenentwicklung vollständig im Ei abläuft. Diese Arten haben sich dadurch vollständig von offenen Gewässern emanzipiert. Das Sandhügel-Fröschchen (*Arenophryne rotunda*; Fam. Australische Südfrosche, Bild rechts oben) lebt im Südwesten von Australien in einem Dünengebiet. Im März oder April legen die Tiere 6 bis 11 grosse, cremefarbene Eier in rund 80 cm Tiefe in den feuchten Sand. Innerhalb von rund 2 Monaten entwickelt sich vollständig im Innern des Eies über ein Kaulquappenstadium ein junger Frosch (Tyler 1989).

In der afrikanischen Namib-Wüste lebt der Gesprenkelte Kurzkopffrosch (*Breviceps adspersus*, Fam. Engmaulfrösche) ebenfalls in Sanddünen. In diesem Gebiet regnet es praktisch nie und die Tiere haben keine Gelegenheit, ihre Eier in einen Tümpel zu legen. Ihren gesamten Wasserbedarf decken sie aus der Feuchtigkeit, die mit dem Nebel vom Meer her über die Dünen streift. Das kondensierte Wasser tropft von der

spärlichen Vegetation in den Sand und wird von den Fröschen durch die Haut aufgesogen.

Da Laichtümpel vollständig fehlen, legen die Kurzkopffrösche aus dem südlichen Afrika ihre Eier wie die Sandhügel-Frösche aus Westaustralien im Sand ab. Da-



bei sorgt das Kurzkopffroschweibchen für zusätzliche Feuchtigkeit, indem es eine Schicht unbefruchteter Eier auf die befruchteten ablegt. Aus letzteren schlüpfen nach einigen Wochen dann junge Frösche (Kminiak in Hofrichter 1998).

Salamander und Molche in Trockengebieten

Diese kurze Übersicht gibt einen kleinen Eindruck, wie sich Froschlurche aus Trockengebieten an ein Leben an diese für sie auf den ersten Blick lebensfeindlichen Biotope angepasst haben. Im Gegensatz zu den Fröschen und Kröten besiedeln nur ganz wenige Schwanzlurche wie der Tigersalamander (*Ambystoma tigrinum*, Fam. Querzahnmolche) aus dem Südwesten der USA und Nordmexiko auch Trockengebiete. Tigersalamander aus der Chihuahua-Wüste verbringen den grössten Teil ihres Lebens unterirdisch in feuchten Spalten oder Nagerbauten und kommen nur während der Sommerregenzeit kurz an die Oberfläche (Degenhardt et al. 1996). Und auch Blindwühlen findet man kaum in ariden Gebieten. Ein Blick auf die Blindwühlen-Verbreitungskarten von Hofrichter (1998) macht deutlich, dass diese Amphibien in den Trockenzonen der Erde weitgehend fehlen.



Sandhügel-Frösche (*Arenophryne rotunda*) verbringen nahezu ihr ganzes Leben unterirdisch und pflanzen sich in Sandhöhlen fort. Sie kommen im Südwesten von Australien in sandigen Biotopen vor (oben). Diese seltene Froschart wurde in Australien als erste unter Naturschutz gestellt. (Fotos A. Ochsenbein)

Linke Spalte und unten: Der Laubfrosch *Chiromantis xerampelina* aus den südafrikanischen Savannen sitzt selbst bei heissem Wetter oft an der prallen Sonne und ist dann nahezu weiss. Im Gegensatz zu anderen Amphibien scheidet er den Ammoniak nicht stark verdünnt mit dem Urin aus, sondern wie die Vögel als schwer lösliche Harnsäure und vermindert dadurch Wasserverluste. Ihre Eier legen diese Frösche in Schaumnestern über dem Wasser ab. (Fotos N. Meyer)

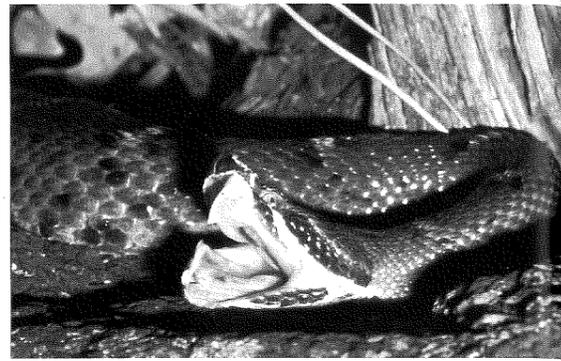
Rechte Spalte:

Deutlich ist bei dieser Klapperschlange (*Crotalus willardi*) zu erkennen, dass die Giftzähne in speziellen Zahntaschen sitzen. Beim Biss wird deren Haut zurückgezogen und die Zähne werden freigelegt. (Foto B. Akeret)

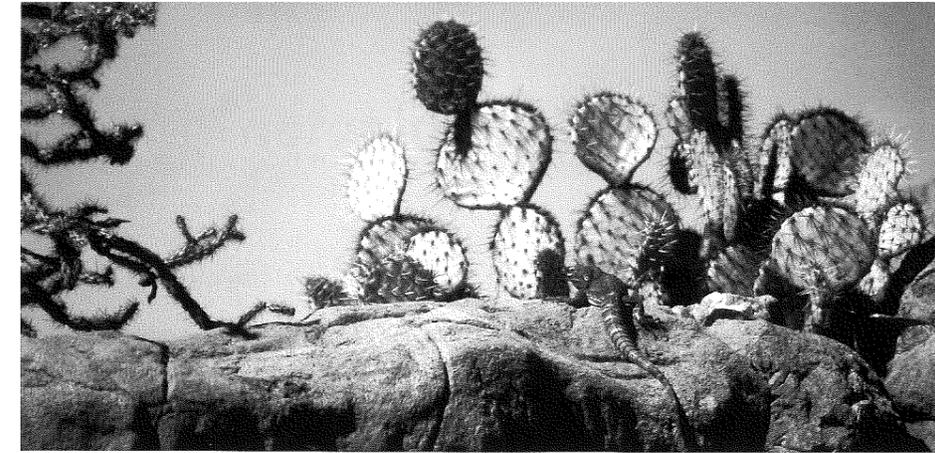
Literatur

- Anonymus. 1994a. Centers of Plant Diversity. Vol. 1. Gland (CH). IUCN / WWF.
- Anonymus. 1994b. A checklist of mammals, reptiles, amphibians and arthropods of White Sands National Monument. Tucson (US: AZ): Southwestern Parks and Monuments Association.
- Antesberger, H. 1995. Samenverbreitung bei Melokakteen. *Kakt. and Sukk.* 46(7): 171-172.
- Bauer, K. 1991. Kröten. Leipzig etc. (D): Urania-Verlag. 190 pp.
- Baur B. & Montanucci R. R. 1998. Krötenechsen. Lebensweise, Pflege, Zucht. Offenbach (D): Herpeton Verlag. 158 pp.
- Bennett, D. 1996. Warane der Welt - Welt der Warane. Frankfurt am Main (D): Edition Chimaira. 383 pp.
- Branch, B. 1988. Field guide to the snakes and other reptiles of Southern Africa. London (GB): New Holland. 328 pp.
- Brattstrom, B. H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Amer. Midland Nat.* 73(2): 376-422.
- Butz, P. & Kuenzer, P. 1956. Die blauen Faraglioni-Eidechsen. *Orion* 18: 732-736.
- Cei, M. 1962. Batracios de Chile. Santiago de Chile: Universidad de Chile. 128 pp.
- Clarke, R. F. 1965. An ethological study of the iguanid lizard genera *Callisaurus*, *Cophosaurus* and *Holbrookia*. *Emporia Stat. Res. Stud.* 13(4): 1-66.
- Dawson, W. R. & Templeton, J. R. 1963. Physiological responses to temperature in the lizard *Crotaphytus collaris*. *Physiol. Zool.* 36(3): 219-236.
- Degenhardt, W. G. et al. 1996. Amphibians and reptiles of New Mexico. Albuquerque (US): University of New Mexico Press. 431 pp.
- Duellman, W. E. 1979. The South American herpetofauna. Its origin, evolution, and dispersal. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Kansas* 7: 1-28.

Acrantophis dumerili besitzt eine Körperfärbung, die sie im Laub der madagassischen Trockenwälder hervorragend tarnt. (Foto B. Akeret)



- Ernst V. & Ruibal R. 1966. The structure and development of the digital lamellae of lizards. *J. Morph.* 120: 233-265.
- Esterla, D. A. & Scudday, J. 1996. Amphibians and reptiles checklist Big Bend National Park, Rio Grande Wild and Scenic River. Panther Junction, Big Bend NP (US: TX): Big Bend Natural History Association.
- Felger, R. & Henrickson, J. 1998. Convergent adaptive morphology of a Sonoran Desert cactus (*Peniocereus striatus*) and an African Spurge (*Euphorbia cryptospinosa*). *Haseltonia* 5: 77-85.
- Fitch, H. S. 1956. An ecological study of the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris*). *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 8(3): 213-274.
- Fitch, H. S. 1958. Natural history of the Six-Lined Race-runner (*Cnemidophorus sexlineatus*). *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 11(2): 11-62.
- Foley, N. et al. 1994. The reptiles and amphibians of Anza Borrego Desert State Park. Borrego Springs (USA: CA): Anza Borrego Desert Nat. Hist. Assoc.
- Hallmann, H. et al. 1997. Faszinierende Taggeckos. Die Gattung *Phelsuma*. Münster (D): Natur und Tier-Verlag, Terrarien-Bibliothek.
- Hansen, H. E. 1997. Todesursache unbekannt! Zur Giftigkeit von *Senecio*-Arten. *Kakt. and Sukk.* 48(7): 157-159.
- Helms, D. L. 1980. Sonoran Desert. The story behind the scenery. Las Vegas (US: NV): KC Publications. 42 pp.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1994. Ameisen. Die Entdeckung einer faszinierenden Welt. Basel (CH) etc.: Birkhäuser-Verlag. 265 pp.
- Hofrichter, R. 1998. Amphibien. Evolution, Anatomie, Physiologie, Ökologie und Verbreitung, Verhalten, Bedrohung und Gefährdung. Augsburg (D): Natur-Buch-Verlag. 264 pp.
- Houghton, P. J. & Osibogun, I. M. 1993. Flowering plants used for treatment of snakebite. *J. Ethno-Pharmacol.* 39(1): 1-29.
- Ingram, G. J. & Raven, R. J. 1991. An atlas of Queensland's frogs, reptiles, birds and mammals. Brisbane (AUS): Queensland Museum. 391 pp.
- Klauber, L. M. 1997. Rattlesnakes. Their habits, life histories and influence on mankind. Berkeley/Los Angeles/London: Zoological Society of San Diego/University of California Press. 1533 pp.
- Klemmer, K. 1994. Tierwelt der Galápagos-Inseln. In: Zizka, G. & Klemmer, K. (Hrsg.): Pflanzen und Tierwelt der Galápagos-Inseln. Entstehung, Erforschung, Gefährdung und Schutz. Frankfurt am Main (D): Palmengarten/Senckenberg (Palmengarten Sonderheft 22/Kleine Senckenbergreihe Nr. 20). 152 pp.
- Köhler, G. 1993. Schwarze Leguane. Freilandbe-



- obachtungen, Pflege und Zucht. Hanau (D): Verlag Gunter Köhler. 126 pp.
- Lodé, J. 1996. Lizards, cacti and succulents. *Cactus Adventures International* No. 31: 6-9, ills.
- Mattison, C. 1996. Rattler. A natural history of rattlesnakes. London (GB): Cassel. 144 pp.
- Mertens, R. 1972. Madagaskars Herpetofauna und die Kontinentaldriftung. *Zoolog. Meded. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden*, 46(7): 91-98.
- Necas, P. 1999. Chamäleons. Bunte Juwelen der Natur. Frankfurt a. M. (D): Ed. Chimaira. 351 pp.
- Newton, L. E. 1998. A new species of *Aloe* (Aloaceae) on Pemba, with comments on section *Lomatophyllum*. *Cact. Succ. J. (US)* 70(1): 27-31.
- Nietzke, G. 1989. Die Terrarientiere 1. Schwanzlurche und Froschlurche. Stuttgart (D): Ulmer-Verlag. 276 pp.
- Nietzke, G. 1990. Zur Durchlässigkeit von UV-Strahlen der Reptilien-Hornhaut (Ordnung Squamata). *Salamandra* 26 (1): 50-57.
- Nöllert, A. & Nöllert, C. 1992. Die Amphibien Europas. Bestimmung - Gefährdung - Schutz. Stuttgart (D): Franckh-Kosmos-Verlag. 382 pp.
- Norman, D. 1985. The illustrated encyclopedia of dinosaurs. London (GB): Salamander Books. 208 pp.
- Obst, F. J. et al. 1984. Lexikon der Terraristik und Herpetologie. Hannover (D): Landbuch-Verlag. 466 pp.
- Patterson, R. & Bannister, A. 1988. Reptilien Südafrikas. Hannover (D): Landbuch-Verlag. 128 pp.
- Paulian, R. 1950. L'île Europe, une dépendance de Madagascar. *Naturaliste Malgache* 2(2): 77-85, Karte.
- Paulissen, M. A. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia* 71(3): 495-497.
- Pfenning, D. W. 1992. Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionarily stable strategy. *Evolution* 46(5): 1408-1420.
- Pianka, E. R. 1994. Comparative ecology of *Varanus* in the Great Victoria Desert. *Austral. J. Ecol.* 10: 395-408.
- Rauh, W. 1998. Three new species of *Lomatophyllum* and one new *Aloe* from Madagascar. *Bradleya* 16: 92-100; mit Bestimmungsschlüssel zu allen *Lomatophyllum*-Arten.

- Röben, P. 1983. Systematik der Zoologie. Wiesbaden (D): Akademische Verlagsgesellschaft. 268 pp.
- Rowley, G. D. 1996. The berried aloes - *Aloe* section *Lomatophyllum*. *Excelsa* 17: 59-62.
- Rubio, M. 1998. Rattlesnake. Portrait of a predator. Washington D.C. (US) etc.: Smithsonian Institution Press. 240 pp.
- Ruibal R. & Ernst V. 1965. The structure of the digital setae of lizards. *J. Morph.* 117: 271-293.
- Russell A. P. 1976. Some comments concerning interrelationships amongst gekkoninae geckos. In: Bellairs A. & Cox C. B. (eds.). Morphology and biology of reptiles. *Linn. Soc. Symp. Ser.* 3: 217-244.
- Spawl, S. & Branch, B. 1995. The dangerous snakes of Africa. Natural history, species directory, venoms and snakebite. London (GB): Blandford Books. 192 pp.
- Speer, E. O. 1994. Blütenbesuchende Eidechsen auf El Hierro. *Salamandra* 30(1): 48-54.
- Steenbergh, W. F. & Lowe, C. H. 1977. Ecology of the Saguaro: II. Washington D.C. (US): US Government Printer. 242 pp.
- Swart, D. 1985. Sukkulente Pfeilgiftpflanzen. *Kakt. and Sukk.* 36(3): 54-58, (5): 104-105.
- Trutnau, L. 1981. Beobachtungen an der Hornvipere *Cerastes cerastes* (L., 1758). *Herpetofauna* 13: 11-16.
- Tyler, J. J. 1989. Australian frogs. Victoria (AUS): Penguin Books. 220 pp.
- Walter, H. & Breckle, S. W. 1984. Ökologie der Erde, Band 1 und 2. Jena (D): Gustav Fischer Verlag.
- Wellnhofer, P. 1991. The illustrated encyclopedia of Pterosaurs. London (GB): Salamander Books. 192 pp.
- Wilms, T. 1995. Dornschwanzagamen. Lebensweise, Pflege und Zucht. Offenbach (D): Herpeton-Verlag. 130 pp.
- Wilson, S. K. & Knowles, D. G. 1988. Australia's reptiles. A photographic reference to the terrestrial reptiles of Australia. Pymble (AUS): Cornstalk Publications. 447 pp.

Linke Spalte:

Sandläufer (*Acanthodactylus dumerili*) aus der nordwestlichen Sahara. (Foto B. Akeret)

Schwarze Leguane (*Ctenosaura hemilopha*) leben in Niederkalifornien in kaktusreichen Biotopen (hier mit *Cylindropuntia imbricata* und *Opuntia* sp.) und fressen vermutlich auch manchmal Kakteenfrüchte (Foto B. Akeret)

Dieser Kaktus (*Facheiroa pilosa*) wächst in der brasilianischen Caatinga am Fusse einer horizontal geschichteten Felswand. (Foto U. Eggli)

