

Langzeitstudien zur Dynamik von Amphibienpopulationen: ein Überblick

von
Robert Jehle

Zusammenfassung

Amphibien sind aufgrund ihrer Lebensweise in oft relativ gut voneinander getrennten Populationen charakterisiert und daher für demökologische Untersuchungen besonders gut geeignet. Für einen Einblick in die Dynamik von Populationen ist es notwendig, neben der Erfassung von Schwankungen der Populationsgröße weitere demographische Parameter zu quantifizieren. Der komplexe Lebenszyklus von Amphibien ist ein Grund dafür, daß in den einzelnen Entwicklungszuständen sehr heterogene Regulationsfaktoren Einfluß nehmen können. Über die vernetzten Ursachen von Populationsschwankungen ist noch sehr wenig bekannt. Langzeitstudien zur Dynamik von Amphibienpopulationen liegen vor allem aus Europa und Nordamerika vor. Im Vergleich zu ihrer Artenzahl wurden für Schwanzlurche bisher mehr Langzeitdaten veröffentlicht als für Frösche und Kröten.

Summary

Long-term studies on amphibian populations: an overview

Amphibians are deme-structured organisms and therefore especially suitable for population studies. For an understanding of population dynamics, apart from estimating size fluctuations, demographic traits have to be measured. The complex life cycle of amphibians complicates the assessment of regulation factors as they can affect the dynamics of populations at very different developmental stages. Thus, the multiple and interconnected causes of population fluctuations are only poorly understood.

Data sets on the dynamics of amphibian populations are mainly available from North America and Europe. So far, compared to the number of species, more studies have been published on tailed amphibians than on frogs and toads.

1. Die Dynamik von Amphibienpopulationen

Eine Population ist definiert als die Gesamtheit aller Individuen einer Art, die sich in einem kontinuierlichen Areal befinden, und räumlich mehr oder weniger scharf von anderen Populationen abgetrennt sind (nach CZIHAK et al. 1992). Die meisten europäischen Amphibienarten finden sich jährlich in bestimmten Laichgewässern zusammen, um sich darin fortzupflanzen. Dies hat zur Folge, daß Amphibien – obwohl sie oft nur relativ kurze Zeit in diesen Gewässern verbringen – sehr gut in einzelnen Fortpflanzungsgemeinschaften erfaßt werden können. Sie sind daher für populationsbiologische Studien besonders gut geeignet.

Populationsbiologische Studien an einem bestimmten Gewässer können entweder eine einzige Art oder Wechselwirkungen zwischen Populationen mehrerer Arten untersuchen. Damit

Amphibien z. B. in der Lage sind, neu entstandene Gewässer zu besiedeln, muß auch ein bestimmtes Maß an Individuenaustausch zwischen einzelnen Laichhabitaten bestehen. Die Bedeutung dieser Wanderungen für die Dynamik der Einzelpopulationen wird in Studien zur Metapopulationsbiologie untersucht (LEVIN 1968, HANSKI & GILPIN 1997). In der angewandten Amphibienökologie wird der Begriff Metapopulation derzeit sehr häufig im Rahmen von Studien zur Überlebensfähigkeit in einer gegebenen, meist vom Menschen stark zerstückelten Landschaft verwendet (VEITH & KLEIN 1996).

Der Lebenszyklus von Amphibien ist sehr komplex. Im Grundschemata folgt nach einem Ei mit gallertiger Hülle ein aquatisches Larvenstadium. Nach einer Metamorphose – einem vollständigen Umbau des gesamten Körpers als Anpassung für den Wechsel vom Wasser- zum Landlebensraum – verlassen die Amphibien das Reproduktionsgewässer. Juvenile Amphibien („Metamorphlinge“) brauchen ein oder mehrere Jahre bis zur Geschlechtsreife, um sich danach in Einzelfällen bis über 20 Jahre in periodischen Abständen zu reproduzieren.

Da Wirbeltiere im Vergleich zu anderen Tiergruppen ein relativ hohes Alter erreichen, bilden sie in der Regel Populationen, die relativ geringen Schwankungen unterworfen sind (HANSKI 1990). Amphibien unterscheiden sich durch den besonders komplexen Lebenszyklus wesentlich von den anderen Wirbeltierklassen und sind zudem wechselwarm, eine Eigenschaft, die sie vor allem mit vielen Insektengruppen gemein haben. Unterschiedliche Regulationsmechanismen können in den verschiedenen Entwicklungsstadien wirksam werden, dynamische Vorgänge von Amphibienpopulationen sind daher sehr komplex und nur schwer mit Populationschwankungen anderer Wirbeltiere vergleichbar (PECHMANN & WILBUR 1994).

Um Ursachen von Populationsschwankungen auf den Grund gehen zu können, muß neben der Größe auch die Demographie, d. h. die innere Struktur einer Population, erhoben werden. Die zeitliche Einordnung von Erreichen der Geschlechtsreife, der Zahl der in einer bestimmten Zeit produzierten Nachkommen und die Überlebensraten in den einzelnen Entwicklungszuständen sind verantwortlich für die Schwankungen einer Population. Eine Erstellung von Prognosen für die längerfristige Überlebensfähigkeit oder ein Feststellen derjenigen Faktoren, die für die Regulation einer Population limitierend bzw. hauptverantwortlich sind, wird mit einer mathematischen Erfassung der oben genannten Parameter ermöglicht (z. B. CHARLESWORTH 1980).

Eine Erhebung von demographischen Parametern freilebender Amphibienpopulationen ist in der Praxis sehr aufwendig und benötigt eine intensive Datenerhebung über einen langen Zeitraum. Jährliche Überlebensraten können in verschiedenen Entwicklungsstadien, aber auch zwischen den Geschlechtern sehr unterschiedlich sein. Das Erfassen des Alters, bei dem die Geschlechtsreife erreicht wird sowie des im Mittel erreichten Höchstalters ist für eine Berechnung der reproduktiv aktiven Zeit notwendig. Das Errechnen einer mittleren Generationszeit ist nur dann möglich, wenn Daten über Reproduktionsraten von sämtlichen Altersstufen vorhanden sind, beispielsweise als mittlere Zahl von abgelaichten Eiern pro Weibchen und Jahr.

Regulationsvorgänge für demographische Parameter können sehr vielfältig sein und in sämtlichen Entwicklungsstadien wirksam werden. Niedrige Überlebensraten von Eiern und Larven in einem Gewässer oder ein Mangel geeigneter Laichtümpel können zum Beispiel die Zahl der sich daraus entwickelnden Adulttiere sehr niedrig halten, andererseits reduziert z. B. eine hohe Dichte von ablaichenden Weibchen die Zahl der abgelegten Eier (BERVEN 1990). Man unterscheidet generell Regulationsfaktoren, die von der Individuendichte unabhängig sind (z. B. Wetter, Zustand des Gewässers), von dichteabhängigen Parametern wie Raumkonkurrenz oder

begrenztem Nahrungsangebot. Regulationsfaktoren im aquatischen Lebensraum sind sowohl für Larven von Frosch- und Schwanzlurchen (SEMLITSCH & CALDWELL 1982, STENHOUSE et al. 1983, SMITH 1983), als auch für das Adultstadium von Molchen (GRIFFITHS 1986) recht gut untersucht. Über den Landlebensraum und seinen Einfluß auf die Populationsdynamik von Amphibien ist jedoch noch sehr wenig bekannt. Ein vollständiges Erfassen sämtlicher Ursachen, die Schwankungen innerhalb einer Population bedingen, ist bei freilebenden Amphibien bisher nicht gelungen.

2. Methoden zur Erfassung von Amphibienpopulationen

Die einfachste Methode zur Erfassung von Amphibien ist das Abgehen des Ufers von Laichgewässern nach einem klar definierten Schema, verbunden mit einem Zählen aller gesichteten Individuen (KAGARISE SHERMAN & MORTON 1993). Aufschluß auf die Anzahl ablaichender Weibchen gibt die Zählung von Laichschnüren bzw. Laichballen im Gewässer (BANKS et al. 1993). Für Kaulquappen und Molche ist es möglich, durch Auskeschern von gut zugänglichen kleineren Gewässern einen erheblichen Teil der Population binnen kurzer Zeit zu fangen (BEEBEE 1990). Eine Alternative für größere, krautige Gewässer bieten Unterwasser-Reusenfallen (GRIFFITHS 1985). Mittels „Fang-Wiederfang-Berechnungen“ kann in der Folge näherungsweise die tatsächliche Populationsgröße bestimmt werden (DONNELLY & GUYER 1994).

Bei den meisten heimischen Amphibienarten führen geschlechtsreife Individuen Laichwanderungen durch, wobei sie im Frühjahr zum Gewässer zu- und nach der Laichperiode wieder abwandern. Ein Fangzaun mit Kübelfallen um ein Reproduktionsgewässer ermöglicht das Erfassen wandernder Individuen (GIBBONS & SEMLITSCH 1981, DODD & SCOTT 1994, ARNTZEN et al. 1995, JEHLÉ et al. 1997). In einer britischen Studie zur Effizienz von Erfassungsmethoden für Amphibien werden für den Grasfrosch (*Rana temporaria*) hauptsächlich Fangzäune, für Molche der Gattung *Triturus* Unterwasserfallen empfohlen (GRIFFITHS et al. 1996).

Populationsgrößen von rein terrestrischen Amphibien – diese Gruppe ist in Mitteleuropa lediglich durch den Alpensalamander (*Salamandra atra*) vertreten – können durch Zählungen von Individuen in klar definierten Flächen erhalten werden. Je nach Fragestellung kann die Datenerhebung mit Fang-Wiederfang-Berechnungen oder Populationsgrößenberechnungen mittels „removal sampling“ kombiniert werden, einer Methode, bei der jeweils ein Teil der Population von der definierten Fläche entfernt wird (BRUCE 1995). Weiters möglich ist das Abgehen von klar definierten Transekten (JAEGER 1994) oder das Installieren von in bestimmten Mustern errichteten Fangzäunen (CORN 1994).

Für „Fang-Wiederfang-Berechnungen“ und für das Zurückverfolgen von individuellen Lebensgeschichten ist neben dem Fang und der Erfassung von Amphibien in den meisten Fällen auch eine Markierung der Untersuchungstiere notwendig (siehe JEHLÉ 1997). Eine Altersbestimmung von im Freiland gefangenen Amphibien ist in vielen Fällen mittels „Skelettochronologie“ möglich, einer Methode, die sich das Vorhandensein von Wachstumsringen in Knochenquerschnitten, vergleichbar mit den Jahresringen von Bäumen, zunutze macht (erst-mals beschrieben von SENNING 1940).

3. Langzeituntersuchungen an Amphibienpopulationen: maßgebliche Studien

Um mittlere Schwankungsbreiten von Populationsgrößen erfassen zu können, muß eine Untersuchung generell mindestens für die Dauer einer gesamten Generationsperiode durchgeführt werden (CONNELL & SOUSA 1983). In diesem Überblick werden in der Folge nur Studien aufgeführt, die die obigen Kriterien erfüllen und eine kontinuierliche Datenerhebung über mehrere Jahre umfassen. Veröffentlichte Daten sind praktisch ausschließlich aus Europa und Nordamerika bekannt, über tropische Arten liegen bislang kaum detaillierte Populationsstudien vor. In den Veröffentlichungen der Vorträge des zweiten Weltkongresses für Amphibien- und Reptilienkunde („Second World Congress of Herpetology“, Adelaide, Australien) über populationsdynamische Vorgänge von Amphibien wurden jeweils drei Populationsstudien aus Nordamerika und Europa, jedoch keine einzige Studie aus Asien, Afrika oder Südamerika abgedruckt [Australian Journal of Ecology (1995) 20: 351-412].

Die ersten maßgeblichen populationsökologischen Langzeitstudien an Amphibien, die großen Einfluß auf sämtliche nachfolgenden Untersuchungen hatten, liegen aus den Siebziger- und frühen Achzigerjahren mit amerikanischen Schwanzlurchen vor. Salamander sind in Nordamerika in Individuendichten von bis zu sieben Individuen pro Quadratmeter anzutreffen (TILLEY 1980), und wurden in der Folge über amphibienspezifische Fragestellungen hinausgehend zu Modellorganismen der Populationsbiologie.

GILLS (1978) Studie über den Tüpfelmolch (*Notophthalmus viridescens*) gilt als eine wichtige Pionierarbeit zur Untersuchung der Populationsdynamik an mehreren benachbarten Gewässern. Ein geregelter Individuenaustausch sorgte für sehr stabile Einzelpopulationen, indem Teilpopulationen mit einem Überschuß an Nachwuchs umliegende Gewässer mit Reproduktionsausfällen versorgten [das „source-sink“-Modell des modernen Metapopulationskonzeptes (GILPIN & HANSKI 1997)]. Zwei Populationen blieben im Untersuchungsgebiet über sechs Jahre sehr konstant, an drei Gewässern stieg die Individuendichte kontinuierlich an. Eine sehr hohe Produktion von Nachkommen in manchen Jahren verbunden mit einer relativen Langlebigkeit dieser Tiere wurden für diesen Anstieg verantwortlich gemacht.

Eine weitere vergleichende Studie wurde mit zwei lungenlosen, rein terrestrisch lebenden Salamanderarten in Virginia durchgeführt (JAEGER 1980). Die Populationsschwankungen überschritten für den Rotrückensalamander (*Plethodon cinereus*, Abb. 1) über 13 Jahre den Faktor zwei nicht. Die Shenandoahsalamander-Population (*P. shenandoah*) blieb fünf Jahre ebenfalls sehr konstant, bis sie nach einer Dürreperiode beinahe vollständig vernichtet wurde. Die Zeitspanne für das Ersetzen einer bestimmten Generation durch die nachfolgende („Turn-over-Rate“) wurde in einem anderen Untersuchungsgebiet für eine weitere Art derselben Gattung (*P. jordani*) mit ca. 15 Jahren errechnet (HAIRSTON 1983). Salamander sind im Vergleich zu anderen Tierarten derselben Größe sehr langlebig. Für zwei Populationen des in Gewässern ablaichenden Bachsalamanders (*Desmognathus monticola*) wurde aus Daten einer fünfjährigen Populationsstudie ein mathematisches Modell erstellt, nach dem jährliche Überlebensraten der Adulttiere von 0,5-0,6 für den Fortbestand einer Population unbedingt notwendig sind (BRUCE 1995). HAIRSTON (1987) ist der einzige Autor, der die Schwankungsbreiten von Salamanderpopulationen mit anderen Tiergruppen vergleicht. Er kommt zu dem Schluß, daß Schwanzlurche in der Regel sehr stabile Populationen mit überaus langlebigen Individuen bilden, die mit der Ausnahme von Habitatzerstörungen von stochastischen Schwankungen der



Abb. 1: Die ersten maßgeblichen Langzeitstudien an Amphibienpopulationen wurden an amerikanischen Salamanderarten durchgeführt. Beispiel: Rotrückensalamander (*Plethodon cinereus*). Foto: S. Friess.

Early and important long-term studies on amphibian populations were conducted with north American salamanders. Example: Red-backed salamander (*Plethodon cinereus*).

Umweltparameter relativ unbeeinflusst sind. Diese Auffassung wurde in der Folge zwar etwas relativiert (PECHMANN et al. 1991, siehe auch JAEGER & WALLS 1989), ist jedoch trotzdem vor allem für landlebende Salamander sicherlich zutreffend.

Für europäische Molche und Salamander liegen – unter Einbeziehung von demographischen Parametern, die auf individuellen Lebensgeschichten basieren – neben der in diesem Band beschriebenen Studie am Donaukammolch (*Triturus dobrogicus*) nur wenige veröffentlichte Langzeitstudien über mehrere Jahre vor. Die Populationsentwicklung einer Kammolch-Population (*T. cristatus*) an einem neu entstandenen Gewässer wurde in Nordfrankreich dokumentiert (ARNTZEN & TEUNIS 1993); einem in den ersten Jahren starken Anstieg der Adultpopulation mit einem nachfolgenden Maximum an Juveniltieren folgte eine drastische Abnahme der Gesamtpopulation, wahrscheinlich durch dichteabhängige Populationsregulation. Über den Feuersalamander (*Salamandra salamandra*) wurde eine über 18 Jahre dauernde Populationsstudie in Israel durchgeführt (WARBURG 1994). Die Individuen der relativ kleinen, durchschnittlich 20 Adulttiere umfassenden Population wurden mit 6 Jahren geschlechtsreif und erreichten ein Alter von ca. 10 Jahren. Larven wurden zweimal pro Jahr geboren, wobei aufgrund von Trockenheit nur jedes dritte Jahr einige Individuen der erste Kohorte überlebten, die sich aber zwei Monate später kannibalistisch von der zweiten Larvenkohorte ernährten (WARBURG 1992).

Die wahrscheinlich weltweit umfangreichsten Langzeitdaten über mehrere Frosch- und Schwanzlurcharten liegen aus South Carolina (USA) vor. Im „Savannah River Ecology Laboratory“ wird seit 1951 biologische Forschung betrieben, die vor allem von der amerikanischen Energiebehörde (DOE, „Department of Ecology“) finanziert wird, und ursprünglich Untersuchungen zur Auswirkung von Nuklearreaktoren für den Atombombenbau auf deren unmittelbare Umwelt gewidmet war. 27% der fast 1900 entstandenen wissenschaftlichen Publikationen behandeln herpetologische Themen (FRAZER 1995). Eines der inhaltlich wichtigsten Projekte umfaßt ein Langzeitmonitoring von Amphibienpopulationen. Mehrere Gewässer wurden vollständig mit Amphibienfangzäunen umgeben, veröffentlichte Ergebnisse liegen für mehr als zehn Arten vor (GIBBONS & SEMLITSCH 1981, SEMLITSCH 1983, PECHMANN et al. 1989, 1991, SEMLITSCH et al. 1996). Für ein ca. 1 ha großes Gewässer („Rainbow Bay“) erfolgt seit 1978 eine täglich Kontrolle der Zäune in Kombination mit einer Individualerkennung. In einer zusammenfassenden Arbeit (PECHMANN et al. 1991) wurde drei Salamanderarten (Tiger-Querzahnmolch, *Ambystoma tigrinum*; Maulwurfs-Querzahnmolch, *A. talpoideum*; Marmor-Querzahnmolch, *A. opacum*) und eine Froschart (geschmückter Chorfrosch, *Pseudacris ornata*) herausgegriffen und Daten über einen Zeitraum von zwölf Jahren veröffentlicht. Die Populationsschwankungen von 13 Arten über 16 Jahre sind in SEMLITSCH et al. (1996) dargestellt.

Bei allen Populationen zeigte der juvenile Anteil wesentlich größere Schwankungen als die Adulttiere. Keine der untersuchten Arten produzierte jedes Jahr Nachkommen, ein „recruitment“ erfolgte nur in unregelmäßigen Abständen. Eine Regulation im Larvenstadium durch Wasserspiegelschwankungen wird als primärer Grund für Populationsschwankungen angenommen, trotzdem sind die jährlichen Fluktuationen zwischen den einzelnen Arten nicht miteinander im Einklang (PECHMANN et al. 1991, SEMLITSCH et al. 1996). Die reproduktiv aktiven Adulttiere besuchten das Gewässer nicht jedes Jahr, sondern wurden nur in unregelmäßigen Abständen am Fangzaun erfaßt (PECHMANN, pers. Mitt.). Für längerfristige Aussagen über die Entwicklung der einzelnen Populationen erscheint den Autoren die Untersuchungsperiode nach wie vor zu kurz, da sie nicht in der Lage waren, kurzzeitige Fluktuationen von Langzeittrends zu unterscheiden. Aus diesem Grund wird ein dringender Bedarf an weiteren Langzeitstudien an Amphibien postuliert (PECHMANN et al. 1991).

Obwohl Anuren mit über 4000 Arten eine wesentlich größere Artenfülle umfassen als Schwanzlurche (DUELLMAN & TRUEB 1986), sind für Froschlurche weniger detaillierte Langzeitstudien zur Demographie und Dynamik von Populationen vorhanden. Allgemein scheint zu gelten, daß Frösche und Kröten in der Regel größere Populationschwankungen über vergleichbare Zeiträume aufweisen als Schwanzlurche. Eine der ältesten Langzeitstudien an Amphibien wurde am Grasfrosch (*Rana temporaria*) in Rußland durchgeführt (BANNIKOV 1948, zitiert aus PECHMANN & WILBUR 1994). Einem Rückgang um 97% binnen drei Jahren folgte bis zum sechsten Untersuchungsjahr wiederum ein 44-facher Anstieg der Individuenzahlen. Als Ursache werden klimatische Parameter vermutet. KAGARISE SHERMAN & MORTON (1993) untersuchten Populationsschwankungen der Yosemite-Kröte (*Bufo canorus*) an mehreren Gewässern über bis zu 20 Jahren. Ein Gewässer wurde für drei Jahre mit einem Fangzaun umgeben, in weiteren Jahren wurden die Sichtungen markierter Tiere ausgewertet. Der männliche Anteil der Population ging von ursprünglich mehreren Hundert Individuen auf ca. 30 Tiere zurück, Weibchen nahmen weniger stark ab. Insgesamt konnte binnen sechs Jahren ein Rückgang auf ein neuntel nachgewiesen werden, die Ursache wurde auf eine über mehrere Jahre geringere Schneehöhe und dadurch geringe Isolation der Bodenschicht zurückgeführt.

Von den einheimischen Krötenarten ist die Populationsdynamik der Erdkröte (*B. bufo*) am besten untersucht (HEUSSER 1972, GITTINS et al. 1980). Eine neuere, vierjährige Studie wurde in Bayern durchgeführt (KUHN 1994). Die Erdkrötenweibchen erreichten ein Alter von bis zu acht Jahren bevor sie lediglich ein- oder zweimal das Reproduktionsgewässer besuchten und danach meist starben. Zusätzlich wurden beträchtliche Unterschiede bezüglich Demographie und Altersstruktur der Weibchen in nur durch wenige Kilometer voneinander getrennten Populationen ermittelt (KUHN 1994).

Langzeituntersuchungen zur Metapopulationsdynamik wurden in jüngerer Zeit mit der Kreuzkröte (*B. calamita*) durchgeführt (SINSCH 1992, SINSCH & SEIDEL 1995). Adulte Kreuzkröten scheinen ein maximales Alter von sieben Jahren nicht zu überschreiten, die jährlichen Überlebensraten liegen bei 0,5-0,6. Für die Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*), trotz ihres Namens ein Vertreter der Familie der „Krötenfrösche“ und mit den anderen einheimischen Kröten nicht näher verwandt, ist hauptsächlich die in diesem Band enthaltene Studie nennenswert (WIENER 1997).

BERVEN (1990) beschreibt in seiner Studie am nordamerikanischen Waldfrosch (*R. sylvatica*, Abb. 2) nicht nur die beobachteten Populationsschwankungen, sondern analysiert auch deren Ursachen in allen Entwicklungsstadien. Dichteabhängige Faktoren wie Nahrungskonkurrenz im Gewässer regulierten Überlebensraten bzw. Populationsgrößen im Larvenstadium, Überlebensraten im Adultstadium wurden hauptsächlich durch Wetterparameter beeinflusst. Eine große Zahl von Weibchen führte zudem zu weniger abgelegten Eiern pro Individuum. Der adulte Teil der Population ging im ersten von sechs Untersuchungsjahren auf 10% des Ausgangswerts zurück, stieg danach jedoch wieder an (BERVEN 1990). Überlebensraten von Adulttieren waren über mehrere Jahre wesentlich konstanter und unvergleichbar höher als Überlebensraten von Larven, die über mehrere Größenordnungen schwankten. Größere Tiere



Abb. 2: Der amerikanische Waldfrosch (*Rana sylvatica*) erwies sich als hervorragendes Untersuchungsobjekt für Populationsstudien. Foto: W. Hödl

The American wood frog (*Rana sylvatica*) is an excellent species for studies on population biology.

hatten generell höhere Überlebenschancen. Eine weiterführende, vergleichende Studie mit *R. sylvatica* in drei unterschiedlichen Gebieten mit insgesamt zehn verschiedenen Populationen (BERVEN 1995) zeigte, daß Populationsschwankungen um den Faktor zehn binnen weniger Jahre keine Seltenheit sind. Eine mathematische Analyse der Daten mittels „key-factor analysis“ (PODOLER & ROGERS 1975) ergab, daß in sämtlichen Populationen die Überlebensraten im Kaulquappen-

stadium die ausschlaggebenden Faktoren für die Populationsregulation waren. Die Ursachen für die larvalen Überlebensraten waren jedoch in unterschiedlichen Gewässern sehr unterschiedlich.

Bei der Planung von Langzeitstudien an Amphibien werden in der Regel möglichst große und/oder gut zugängliche Populationen ausgewählt, um die benötigten Daten möglichst effizient zu erhalten. Offen bleibt die Frage, ob diese Vorgangsweise insbesondere in Hinblick auf die Untersuchung der globalen Amphibienrückgänge (GREBLER 1996, STICHT 1997) zu repräsentativen Ergebnissen führt, da durch diese Vorgangsweise Populationen, die sich gerade in einem „Tief“ befinden, stets außer acht gelassen werden. Es ist sehr wichtig, angewandte Untersuchungen und grundlagenwissenschaftliche Studien getrennt zu behandeln, um sowohl dem äußerst wichtigen Amphibienschutz als auch der Erforschung der Populationsbiologie der einzelnen Arten gerecht zu werden.

Danksagung

Während der Vorbereitung des Manuskripts wurde der Autor vom Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (FWF Projekt Nr. P-11852 BIO, Projektleiter: W. Hödl) und von der Kommission für interdisziplinäre ökologische Studien der Österreichischen Akademie der Wissenschaften finanziell unterstützt.

Literatur

- ARNTZEN, J. W. & TEUNIS S. F. M. (1993): A six-year study on population dynamics of the crested newt (*Triturus cristatus*) following the colonisation of a newly created pond. *Herpetological Journal* **3**: 99-110.
- ARNTZEN J. W., OLDHAM R. S. & D. LATHAM (1995): Cost effective drift fences of newts and toads. *Amphibia-Reptilia* **16**: 137-146.
- BANKS B., BEEBEE T. J.C. & J. S. DENTON (1993): Long-term management of a natterjack toad (*Bufo calamita*) population in southern Britain. *Amphibia-Reptilia* **14**: 155-168.
- BANNIKOV A. G. (1948): On the fluctuation of anuran populations. *Tr. Akad. Nauk. SSR* **61**: 131-134.
- BEEBEE T. J. C. (1990): Crested newts rescues: how many can be caught? *British Herpetological Society Bulletin* **32**: 12-14.
- BERVEN K. A. (1990): Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* **71**: 1599-1608.
- BERVEN K. A. (1995): Population regulation in the wood frog, *Rana sylvatica*, from three geographic localities. *Australian Journal of Ecology* **20**: 385-392.
- BRUCE R. C. (1995): The use of temporary removal sampling in a study of population dynamics of the salamander *Desmognathus monticola*. *Australian Journal of Ecology* **20**: 403-412.
- CHARLESWORTH B. (1980): *Evolution in Age-structured Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.

- CONNELL J. H. & W. P. SOUSA (1983): On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* **121**: 789-824.
- CORN P. S. (1994): Straight-line drift fences and pitfall traps. In: HEYER W. R., DONNELLY M. A., MCDIARMID R. W., HAYEK L.-A. C. & M. S. FOSTER (Hrsg.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 109-117.
- CZIHAK G., LANGER H. & H. ZIEGLER (Hrsg., 1992): *Biologie*. Springer Verlag, Berlin.
- DODD C. K. & D. E. SCOTT (1994): Drift fences encircling breeding sites. In: HEYER W. R., DONNELLY M. A., MCDIARMID R. W., HAYEK L.-A. C. & M. S. FOSTER (Hrsg.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 125-129.
- DONNELLY M. A. & C. GUYER (1994): Mark-recapture. In: HEYER W. R., DONNELLY M. A., MCDIARMID R. W., HAYEK L.-A. C. & M. S. FOSTER (Hrsg.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 183-200.
- JEHLE R., ELLINGER N. & W. HÖDL (1997): Der Endelteich (Donauinsel bei Wien) und seine Fangzaunanlage für Amphibien: ein sekundäres Gewässer für populationsbiologische Studien. In: HÖDL W., JEHL R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): *Populationsbiologie von Amphibien: eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel*. *Stapfia* **51**: 85–102.
- FRAZER N. B. (1995): Preface: Herpetological research at a national environmental research park. *Herpetologica* **51**: 383-386.
- GIBBONS J. W. & R. D. SEMLITSCH (1981): Terrestrial drift fences with pitfall traps: an effective technique for quantitative sampling of animal populations. *Brimleyana* **7**: 1-16.
- GILL D. E. (1978): The metapopulation ecology of the red spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecological Monographs* **48**: 145-166.
- GILL D. E., BERVEN K. A. & B. A. MOCK (1983): The environmental component of evolutionary biology. In: KING C. E. & P. S. DAWSON (Hrsg.): *Population Biology*. Columbia University Press, New York, pp. 1-36.
- GILPIN M. E. & I. HANSKI (1997): *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, London.
- GITTINS, S. P., PARKER A. G. & F. M. SLATER (1980): Population characteristics of the common toad (*Bufo bufo*) visiting a breeding site in Mid-Wales. *Journal of Animal Ecology* **49**: 161-173.
- GREBLER S. (1996): Was passiert mit unseren Fröschen? *Stapfia* **47**: 133-147.
- GRIFFITHS R. A. (1985): A simple funnel trap for studying newt populations and an evaluation of trap behaviour in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *Triturus helveticus*. *Herpetological Journal* **1**: 5-10.
- GRIFFITHS R. A. (1986): Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *Triturus helveticus*, at a pond in mid-Wales. *Journal of Animal Ecology* **55**: 201-214.
- GRIFFITHS R. A., RAPER S. J. & L. D. BRADY (1996): Evaluation of a standard method for surveying common frogs (*Rana temporaria*) and newts (*Triturus cristatus*, *T. helveticus* and *T. vulgaris*). Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. Report Number 259.
- HAIRSTON N. G. (1983): Growth, survival and reproduction of *Plethodon jordani*: trade-offs between selective pressures. *Copeia* **1983**: 1024-1035.

- HAIRSTON N. G. (1987): *Community Ecology and Salamander Guilds*. Cambridge University Press.
- HANSKI I. (1990): Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **330**: 141-150.
- HEUSSER H. (1972): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.) – Größenfrequenzen und Populationsdynamik. *Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen* **29**: 33-61.
- HEYER W. R., DONNELLY M. A., MCDIARMID R. W., HAYEK L.-A. C. & M. S. FOSTER (Hrsg.) (1994): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- JAEGER R. G. (1980): Fluctuations in prey availability and food limitation for a terrestrial salamander. *Oecologia* **44**: 335-341.
- JAEGER R. G. (1994): Transect sampling. In: HEYER W. R., DONNELLY M. A., MCDIARMID R. W., HAYEK L.-A. C. & M. S. FOSTER (Hrsg.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 103-106.
- JAEGER R. G. & S. C. WALLS (1989): On salamander guilds and ecological methodology. *Herpetologica* **45**: 111-119.
- JEHLE R., HÖDL W. & A. THONKE (1995): Structure and dynamics of a central European amphibian population: a comparison between *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Urodela) and *Pelobates fuscus* (Amphibia, Anura). *Australian Journal of Ecology* **20**: 362-366.
- KAGARISE SHERMAN C. & M. L. MORTON (1993): Population declines of Yosemite toads in the eastern Sierra Nevada of California. *Journal of Herpetology* **27**: 186-198.
- KUHN J. (1994): Lebensgeschichte und Demographie von Erdkrötenweibchen *Bufo bufo bufo* (L.). *Zeitschrift für Feldherpetologie* **1**: 3-87.
- PECHMANN J. H. K., SCOTT D. E., GIBBONS J. W. & SEMLITSCH R. D. (1989): Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management* **1**: 3-11.
- PECHMANN J. H. K., SCOTT D. E., SEMLITSCH R. D., CALDWELL J. P., VITT L. J. & J. W. GIBBONS (1991): Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* **253**: 892-895.
- PECHMANN J. H. K. & H. M. WILBUR (1994): Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* **50**: 65-84.
- PODOLER H. & D. J. ROGERS (1975) A new method for the identification of key factors from life-table data. *Journal of Animal Ecology* **44**: 85-114.
- SEMLITSCH R. D. (1983): Structure and dynamics of two breeding populations of the eastern tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* **1983**: 608-616.
- SEMLITSCH R. D. (1987): Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* **1987**: 61-69.
- SEMLITSCH R. D. & J. P. CALDWELL (1982): Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrookii*. *Ecology* **63**: 905-911.
- SEMLITSCH R. D., SCOTT D. E., PECHMANN J. H. K. & J. W. GIBBONS (1996): Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. In: CODY M. L. & J. A. SMALLWOOD (Hrsg.): *Long-term Studies on Vertebrate Communities*. Academic Press, San Diego, pp. 217-250.

- SENNING W. C. (1940) A study of age determination and growth of *Necturus maculosus* based on the parasphenoid bone. *American Journal of Anatomy* **66**: 483-494.
- SINSCH U. (1992): Structure and dynamics of a natterjack toad (*Bufo calamita*) metapopulation. *Oecologia* **90**: 489-499.
- SINSCH U. & D. SEIDEL (1995): Dynamics of local and temporal breeding assemblages in a *Bufo calamita* metapopulation. *Australian Journal of Ecology* **20**: 351-361.
- SMITH D. C. (1983): Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royal, Michigan. *Ecology* **64**: 501-510.
- STENHOUSE S. L., HAIRSTON N. G. & A. E. COBEY (1983): Predation and competition in *Ambystoma* larvae: field and laboratory experiments. *Journal of Herpetology* **17**: 210-220.
- STICHT S. (1997): Von Lurchen und Menschen: Eine Geschichte über die rätselhaften Rückgänge von Amphibienpopulationen. In: HÖDL W., JEHL R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): *Populationsbiologie von Amphibien: eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel*. *Stapfia* **51**: 251-270.
- TILLEY S. G. (1980): Life histories and comparative demography of two salamander populations. *Copeia* **1980**: 806-821.
- VEITH M. & M. KLEIN (1996): Zur Anwendung des Metapopulationskonzeptes auf Amphibienpopulationen. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **5**: 217-228.
- WARBURG M. R. (1992): Breeding patterns in a fringe population of fire salamanders, *Salamandra salamandra*. *Herpetological Journal* **2**: 54-57.
- WARBURG M. R. (1994): Population ecology, breeding activity, longevity, and reproductive strategies of *Salamandra salamandra* during an 18-year long study of an isolated population on Mount Carmel, Israel. *Mertensiella* **4**: 399-421.
- WIENER K. (1997): Struktur und Dynamik einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, LAURENTI 1768) auf der Wiener Donauinsel: ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989 bis 1995. *Stapfia* **51**: 165-181.

Anschrift des Verfassers:

Mag. Robert Jehle
Institut für Zoologie der Universität Wien
Althanstraße 14
A-1090 Wien/Austria
email: robert@zoo.univie.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stapfia](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [0051](#)

Autor(en)/Author(s): Jehle Robert

Artikel/Article: [Langzeitstudien zur Dynamik von Amphibienpopulationen: ein Überblick 73-83](#)