

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 37	H. 3	S. 211—228	Bonn, Sept. 1986
--------------------	--------	------	------------	------------------

Die saisonalen Wanderungen der mitteleuropäischen Amphibien

von

Dieter Glandt

1. Einleitung

Zu den markanten Lebensäußerungen der meisten Amphibienarten gehören saisonale Ortswechsel. Die in Mitteleuropa erst in jüngerer Zeit mit steigender Intensität betriebene Freilandforschung an Amphibienpopulationen hat gezeigt, daß diese saisonalen Wanderungen in Hinblick auf zeitliche, räumliche und biologische Einbindung einer großen Variabilität unterworfen sind, die ein Formulieren allgemeiner Aussagen sehr erschwert.

Der vorliegende Beitrag soll als kritische Zwischenbilanz über den derzeitigen Kenntnisstand saisonaler Wanderungen adulter Amphibien des mitteleuropäischen Raumes auf der Grundlage der weit verstreuten Literaturdaten eine möglichst klare Übersicht geben, die Daten z. T. neu diskutieren sowie die noch offenen Probleme aufzeigen, um weitere Forschung zu stimulieren. Hierbei soll erstmals versucht werden, die große Variabilität des Raum-Zeit-Verhaltens in Form einer Typisierung zu ordnen.

Zunächst wird eine klare Abgrenzung des Themas (saisonale Wanderungen bzw. echte Migrationen) erfolgen; am Beispiel der besonders gut untersuchten Erdkröte wird der Problembereich näher erläutert, und schließlich werden sämtliche mitteleuropäischen Arten, soweit sie im Gebiet der Bundesrepublik Deutschland vorkommen (19 Arten), vergleichend betrachtet. Hierbei werden folgende Punkte behandelt:

- (a) Vorkommen oder Fehlen saisonaler Wanderungen,
- (b) ihre jahreszeitliche Einbindung,
- (c) ihre räumliche und biologische Zuordnung, sowie
- (d) das räumliche Ausmaß dieser Wanderungen (Wanderstrecke).

2. Grundtypen des Ortsverhaltens

Grundsätzlich kann man zwei Grundtypen des Ortsverhaltens adulter Amphibien unterscheiden.

Grundtyp A: Die Tiere einer Population oder Teilpopulation halten sich in einer bestimmten Zeitspanne in einem mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Raum auf, z. B. die geschlechtsreifen Tiere einer Population im Laichge-

wässer, sämtliche Tiere einer Population in einem Waldgebiet. Diese Räume sollen hier als „Aktionsräume I. Ordnung“ bezeichnet werden (Abb. 1).

Innerhalb dieser „Aktionsräume I“ (im vorliegenden Fall Ia und Ib) kommt es entweder gar nicht bzw. kaum (Winterquartiere) zu lokomotorischen Aktivitäten oder aber zu vergleichsweise kleinräumig begrenzten Ortswechseln, z. B. im Rahmen der Geschlechterfindung, der Nahrungssuche und des Revierverhaltens. Alle diese Aktivitäten erstrecken sich bei Amphibien in der Regel nur über vergleichsweise kurze Distanzen.

Außerdem sind diese Ortswechsel nicht überindividuell zeitlich und räumlich koordiniert (Abb. 1).

Grundtyp B: Die Tiere einer Population oder einer Teilpopulation führen innerhalb einer bestimmten, oft eng begrenzten Zeitspanne zeitlich und vor allem räumlich überindividuell koordinierte, über mehr oder weniger lange Strecken reichende Ortswechsel durch (Abb. 1). Dies sind die saisonalen Wanderungen; hierbei werden Aktionsräume I (z. B. Ia) verlassen und neue (z. B. Ib) aufgesucht. Grundsätzlich sind diese Wanderungen reversibel und erstrecken sich im typischen Falle über deutlich größere Distanzen als bei den Ortswechseln vom Grundtyp A.

Die saisonalen Wanderungen verbinden mindestens zwei verschiedene „Aktionsräume I. Ordnung“, wodurch es zur Bildung von „Aktionsräumen II. Ordnung“ kommt, die auch als „Jahreslebensräume“ (Blab 1978) bezeichnet werden können.

Die vorliegende Arbeit bezieht sich ausschließlich auf diese saisonalen Wanderungen (Grundtyp B des Ortsverhaltens) und hierbei einschränkend auf die Wanderungen der Adulti.

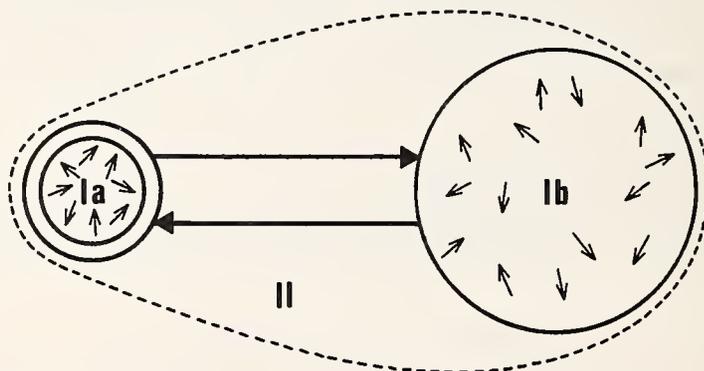


Abb. 1: Grundtypen des Ortsverhaltens von Amphibien. Doppelkreis (Ia) = aquatischer Teillebensraum; einfacher Kreis (Ib) = terrestrischer Teillebensraum. Kurze Pfeile = Grundtyp A des Ortsverhaltens; lange Pfeile = Grundtyp B des Ortsverhaltens. Gestrichelt (II) = „Jahreslebensraum“. Näheres im Text.

3. Beispiel Erdkröte (*Bufo bufo*)

Vergleichsweise gut untersucht sind die Wanderungen der Erdkröte. Auf sie trifft das Schema (Abb. 1) relativ gut zu, weshalb die vorangegangenen Ausführungen mit dieser Art exemplarisch verdeutlicht werden sollen, ehe die mitteleuropäischen Arten in ihrer Gesamtheit und vergleichend behandelt werden.

Die Ortswechsel vom Grundtyp A in den Sommerquartieren (Aktionsräume I b in Abb. 1) erstrecken sich über individuell variierende Distanzen von einigen Metern bis wenigen hundert Metern (Haapanen 1974, Heusser 1968, Parker & Gittins 1979); die saisonalen Wanderungen (Grundtyp B) dagegen in der Regel über Distanzen zwischen mehreren hundert und maximal etwa 3000 m (Heusser 1968).

Die Abb. 1 symbolisiert die räumlichen Bezüge. Nimmt man die zeitliche Komponente der Wanderungen hinzu, müßte nach Heusser (1968) eine Differenzierung erfolgen. Nach seinen Untersuchungen an schweizerischen Populationen setzt die zum Laichgewässer gerichtete Wanderung im Herbst ein. Diese Herbstwanderung führt die Tiere mehr oder weniger nah an ihren Laichplatz heran. In proximal zum Laichplatz gelegenen winterlichen „Warteräumen“ (Heusser 1968) werden die Tiere wieder seßhaft und vollenden die Laichplatzwanderung erst im folgenden Frühjahr. Die Rückwanderung nach dem Abbläuen scheint hingegen ohne eine derartige Unterbrechung abzulaufen.

Ob eine separate, zum Laichplatz gerichtete Herbstwanderung bei allen Erdkrötenpopulationen oder zumindest bei den meisten stattfindet, läßt sich beim derzeitigen Kenntnisstand nicht entscheiden. Die Herbstwanderung mitteleuropäischer Amphibien — überhaupt erst durch Heusser (1968) und dann später durch Blab (1978) ins Blickfeld der Herpetologen gerückt — wurde lange übersehen bzw. nicht beachtet. Die Zweifel an einer tatsächlichen Herbstwanderung (von Erdkröten) waren noch 1966 so groß, daß laut Heusser (1968) ein entsprechendes Manuskript des Engländers Moore („Autumn movements of the toad (*Bufo bufo bufo*)“) nicht zum Druck genommen wurde. Sowohl ältere Arbeiten (z. B. Eibl-Eibesfeldt 1950, Frazer 1966, Jungfer 1943, Kleinstaub 1964, Moore 1954) als auch die immer zahlreicher werdenden, vollständig kaum noch zu sichtenden neueren Arbeiten (z. B. Sander & al. 1977, Christaller 1983, Viertel 1976, Gittins 1983, Bildhauer & Rosenkranz 1983) berichten nahezu ausschließlich über die frühjährliche Laichplatzwanderung. Von Heusser (1968) abgesehen, finden sich lediglich kurz eingestreute Hinweise über herbstliches Vordringen in Richtung Laichplatz (z. B. bei Eibl-Eibesfeldt 1950). Hierfür dürften zwei sehr verschiedene Gründe anzuführen sein:

a) Sämtliche oder doch zumindest die meisten Erdkrötenpopulationen führen Herbstwanderungen im Sinne von Heusser (1968) durch. Sie werden von der Mehrzahl der Autoren aus rein methodischen Gründen nicht erfaßt. In der Regel konzentrieren sich nämlich die Migrationsuntersuchungen auf das Erfassen wandernder Tiere in unmittelbarer Laichplatznähe, z. B. durch Errichten eines am Gewässerufer angebrachten Fangzaunes. Hierbei werden herbstlich wan-

dernde Amphibien nur dann erfaßt, wenn sie (zwecks Überwinterung) das Gewässer aufsuchen (z. B. Grasfrosch). Erdkröten überwintern jedoch — zumindest in Mitteleuropa — terrestrisch; ihre Herbstwanderung ist deshalb nur durch (zeitaufwendiges) Absuchen der weiteren Gewässerumgebung erfaßbar (bezüglich Gewässerüberwinterung in Skandinavien s. Hagström 1982).

b) Die spezielle Ausführung der Laichplatzwanderung ist auf die jeweilige örtliche Situation zugeschnitten: liegen die terrestrischen Biotope (Ib in Abb. 1) weit vom zugehörigen Laichgewässer entfernt (wie das offenbar in der Regel bei dieser Art der Fall ist), erscheint ein herbstlicher Wanderbeginn von Vorteil, um im zeitigen Frühjahr möglichst rasch im Gewässer einzutreffen. Bei Populationen, die auf Grund spezifischer örtlicher Gegebenheiten ihre Landbiotope (Ib in Abb. 1) nahe den Laichgewässern (Ia in Abb. 1) haben, erscheint ein herbstlicher Wanderbeginn mit winterlicher Unterbrechung nicht erforderlich.

4. Vorkommen und Fehlen saisonaler Wanderungen

Die Adulti der meisten mitteleuropäischen Amphibien, nämlich mindestens 16 der 19 Arten, führen saisonale Wanderungen in dem oben definierten Sinne durch (Tab. 1). Für die drei übrigen Arten sind die vorliegenden Belege sehr schwach bzw. fehlen Belege ganz. Nur auf diese soll nachfolgend näher eingegangen werden.

Beim rein terrestrisch lebenden Alpensalamander (*Salamandra atra*) sind wegen der Geburt vollständig metamorphosierter Jungtiere (z. B. Fachbach 1969, Häfeli 1971) keine Laichplatzwanderungen erforderlich. Verstreute, z. T. jedoch widersprüchliche Angaben machen wahrscheinlich, daß eine herbstliche Wanderung zu geeigneten Winterquartieren sowie eine frühjährliche Rückwanderung vorkommen, so wie dies für den Feuersalamander (*Salamandra salamandra*) durch Feldmann (1967, 1971) gezeigt werden konnte. Knapp (1974) sieht diese Möglichkeit und kann stoffwechselphysiologische Argumente hierfür ins Feld führen. Demgegenüber betont Häfeli (1971), daß er „nie Massenwanderungen“ beobachten konnte. Denkbar wäre biotopbedingtes unterschiedliches Verhalten verschiedener Populationen des Alpensalamanders.

Bei der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) scheinen echte saisonale Wanderungen gänzlich zu fehlen. Da Paarung und Laichabgabe rein terrestrisch ablaufen (z. B. Meisterhans 1969, Heinzmann 1970) erübrigt sich für die Weibchen jegliche Laichplatzwanderung. Die mit den Laichschnüren beladenen, Brutpflege treibenden Männchen suchen allerdings kurz vor dem Schlüpfen der Larven ein Gewässer auf. Dieses kurzzeitige Aufsuchen eines Larvengewässers durch die Männchen scheint jedoch nicht überindividuell koordiniert abzulaufen, wie es für Ortsbewegungen vom Grundtyp B charakteristisch ist (vgl. Kapitel 2). Nach bisheriger Kenntnis verbringen die Adulten das ganze Jahr in unmittelbarer Nähe ihrer Larvengewässer, meist nur wenige Meter bis wenige Zehnmeter (selten mehr als 100 Meter) vom Gewässer entfernt (Arntzen 1981, Heinzmann 1970, Feldmann 1981, Blab 1978).

Für den Kleinen Grünfrosch (*Rana lessonae*) kann z. Z. keine eindeutige Aussage gemacht werden. Da die Taxonomie der europäischen Grünfrösche in jüngerer Zeit eine tiefgreifende Neuorientierung erfuhr (Übersichtsartikel: z. B. Hotz 1974, Berger 1977, Günther 1979), müssen erst neue Feldstudien zeigen, ob *Rana lessonae* echte saisonale Wanderungen unternimmt. Hinweise von Heym (1974) lassen vermuten, daß die Art derartige Wanderungen unternimmt.

5. Jahreszeitliche Einbindung der Wanderungen

Die bislang vorliegenden Daten (Tab. 1) zeigen zunächst, daß — sofern echte saisonale Wanderungen vorkommen bzw. nachgewiesen sind — bei etwa der Hälfte der mitteleuropäischen Arten zwei Wanderungen pro Saison durchgeführt werden, bei der anderen Hälfte allerdings drei. Sofern drei Wanderungen durchgeführt werden, scheinen bei keiner Art sämtliche Populationen dreimal zu wandern, sondern nur bestimmte (bez. Erdkröte siehe obige Detaildiskussion). Andere Populationen der jeweils selben Art wandern offenbar nur zweimal pro Saison.

In einigen der dreimal je Saison wandernden Populationen wandern die Adulti in zeitlich getrennten Schüben (z. B. ein Teil im Herbst, ein anderer Teil im Frühjahr).

Besonders ausgeprägt sind derartige intraspezifische Unterschiede des Raum-Zeit-Verhaltens bei den *Triturus*-Arten. Während Fadenmolche (*Triturus helveticus*) im Raum Bonn ausschließlich (Blab 1978; Blab & Blab 1981) sowie in Wales (Großbritannien) nahezu ausschließlich (Harrison et al. 1983) im Frühjahr zum Laichgewässer wandern und im Sommer wieder abwandern, wandern Tiere derselben Art in den südlichen Niederlanden zum überwiegenden Teil im Herbst in ihre Laichgewässer ein und überwintern dort (van Gelder 1973). Nur ein sehr geringer Teil der von van Gelder (1973) untersuchten Population wandert jeweils im darauffolgenden Frühjahr nachträglich ins Laichgewässer ein.

Derartige Fälle sind derzeit nur sehr schwer interpretierbar. Für den ebenfalls durch eine Fülle intraspezifischer Unterschiede des Raum-Zeit-Verhaltens bekannten Grasfrosch (*Rana temporaria*) kommt Heusser (1961) zu der Auffassung, daß jede Population eine Verhaltenseinheit zu sein scheint, „d. h. besonders in der Raum-Zeit-Gebundenheit des Verhaltens überindividuelle, aber nicht artbedingte Regeln . . .“ befolgt würden, „die ihrer lokalen Beschränktheit wegen nicht lediglich klimabedingt sein können“ (Heusser 1961: 15).

Man wird allerdings annehmen müssen, daß Populationen ihr spezifisches Verhalten in nicht unerheblichem Maße auf die jeweilige Umweltsituation „abstimmen“ müssen. Auch das Raum-Zeit-Verhalten unterliegt selektiven und damit umweltbestimmten Mechanismen. So konnte ich in der Umgebung von Münster (Westfalen) zeigen, daß *Triturus alpestris* und *Triturus vulgaris* verschiedener Populationen im zeitigen Frühjahr zwar etwa gleichzeitig anwandern. Jedoch wandern die Tiere (beider Arten) aus flachen Laichgewässern wesentlich früher ab als Populationen, die in tiefen Gewässern laichen; in letzteren

Tabelle 1: Saisonale Wanderungen bzw. Raum-Zeit-Verhalten der mitteleuropäischen Amphibien (Adulti).

Art	Zeitliche Einbindung		Räumliche Einbindung		Autor
	Herbstwanderung	Frühjahrswanderung Frühsummer-/ Sommerwanderung	Typ	Typ	
Alpensalamander (<i>Salamandra atra</i>)	wahrscheinlich bei manchen Populationen	wahrscheinlich bei manchen Populationen	IX und/oder X		Knapp (1974), Häfeli (1971)
Feuersalamander (<i>Salamandra salamandra</i>)	vorhanden	vorhanden	VI		Feldmann (1967, 1971), Kabisch (1975)
Teichmolch (<i>Triturus vulgaris</i>)	bei manchen Populationen vorhanden	generell vorhanden	III, IV		Bell (1977), Blab (1978), Glandt (1980), Stöcklein (1980), Griffiths (1984)
Kammolch (<i>Triturus cristatus</i>)	bei manchen Populationen vorhanden	generell vorhanden	III, IV		Blab (1978), Glandt (1980), Kowalewski (1974)
Fadenmolch (<i>Triturus helveticus</i>)	bei manchen Populationen vorhanden	generell vorhanden	III, IV		Blab (1978), van Gelder (1973), Harrison et al. (1983)
Bergmolch (<i>Triturus alpestris</i>)	bei manchen Populationen vorhanden	generell vorhanden	III, IV, V		Blab (1978), Glandt (1980), Knapp (1974)
Geburtshelferkröte (<i>Alytes obstetricans</i>)		keine saisonalen Wanderungen bekannt	II		Heinzmann (1970)
Gelbbauchunke (<i>Bombina variegata</i>)	vorhanden	vorhanden	VI		Beshkov & Jameson (1980), Kapfberger (1984)
Rotbauchunke (<i>Bombina bombina</i>)	vorhanden	vorhanden	V (und VI?)		Kowalewski (1974)
Knoblauchkröte (<i>Pelobates fuscus</i>)	zum Teil vorhanden	vorhanden	III		Stöcklein (1980), Nöllert (1984)

Saisonale Wanderungen der Amphibien

217

Erdkröte (<i>Bufo bufo</i>)	vorhanden (ob bei allen Populationen?)	generell vorhanden	generell vorhanden	III (Skandinavien zum Teil IV)	Heusser (1968), Hagström (1982)
Wechselkröte (<i>Bufo viridis</i>)	(vorhanden?)	vorhanden	(vorhanden?)	III, VI	Flindt & Hemmer (1967), Kowalewski (1974)
Kreuzkröte (<i>Bufo calamita</i>)	vorhanden	vorhanden		VI (und teilweise II und III?)	Flindt & Hemmer (1967), Niekisch (1979, 1982), Stöcklein (1980), Beebee (1983), Kleinhans (1983)
Laubfrosch (<i>Hyla arborea</i>)	vorhanden	vorhanden		VI (und teilweise IV?)	Kowalewski 1974, van Gelder et al. (1978)
Grasfrosch (<i>Rana temporaria</i>)	oft, vielleicht meist vorhanden	ziemlich generell vorhanden	ziemlich generell vorhanden	III, IV, VIII (sowie I und II?)	Savage (1961), Heusser (1961), Blab (1978), Kowalewski (1974)
Moorfrosch (<i>Rana arvalis</i>)	Zumindest ein Teil der Tiere wandert (ob bei allen Populationen?)	generell vorhanden	generell vorhanden	III (und IV?)	van Gelder & Oomen (1970), Kowalewski (1974)
Springfrosch (<i>Rana dalmatina</i>)	Zum Teil vorhanden, vor allem Männchen beteiligt	generell vorhanden	generell vorhanden	III (und IV?)	Mertens (1947), Blab (1978), Geisselmann et al. (1971)
Grünfrösche: a) <i>Rana esculenta</i> (im taxonomisch alten Sinne)	vorhanden	vorhanden		V, VII	Juszczyk (1951), Blab (1978), Kowalewski (1974), Stöcklein (1980)
b) Grünfrösche (im taxonomisch neuen Sinne) <i>Rana lessonae</i> <i>Rana „esculenta“</i> <i>Rana ridibunda</i>	(vorhanden?) (teils vorhanden?) vorhanden	(vorhanden?) (teils vorhanden?) vorhanden		(V?) (I, V, VII?) VII	Heym (1974), Berger (1970) Heym (1974), Berger (1970) Heym (1974), Berger (1970)

kann der Wasseraufenthalt bis in den Herbst hineinreichen und dann sogar zu vereinzelt aquatischen Überwintern führen (Glandt 1980). Ein herbstliches Einwandern ins Laichgewässer, wie es van Gelder (1973) für *T. helveticus* beschreibt, dürfte auf tiefere Gewässer beschränkt sein; in Flachgewässern erscheint ein solches Vorgehen wegen der Gefahr des winterlichen Durchfrierens zu riskant.

Besonders markante, umweltbedingte Unterschiede der zeitlichen Einbindung saisonaler Wanderungen finden sich in Hochgebirgspopulationen. So konnte vielfach nachgewiesen werden, daß sich die in tieferen Lagen im Frühjahr abspielende Anwanderung zum Laichgewässer mit zunehmender Höhe in den Sommer hinein verschiebt (z. B. Grasfrosch und Erdkröte, Brand & Grossenbacher 1979). Es würde den Rahmen der Übersicht (Tab. 1) sprengen, wollte man diese Höhenverschiebungen dort berücksichtigen, weshalb sich die Angaben in Tab. 1 in ihrer zeitlichen Aussage auf Tieflagen und (untere) Mittelgebirgslagen beziehen.

Eine Auswertung der zeitlichen Angaben ergibt unter Berücksichtigung jener Einschränkung, daß bei zwei Wanderungen je Saison diese entweder im Frühjahr und Frühsommer/Sommer, oder im Frühjahr und Herbst liegen; bei drei Wanderungen je Saison liegen sie im Herbst, Frühjahr und Frühsommer/Sommer.

6. Räumliche und biologische Zuordnung der Wanderungen

Dieser Fragenkreis ist zweifellos der komplexeste. Eine übersichtliche Darstellung kann hier nur durch Entwicklung einer Typisierung gelingen. Meines Wissens wurde bislang eine Typisierung für Amphibien (weltweit) noch nicht entwickelt. Für die mitteleuropäischen Arten soll dies nachfolgend versucht werden. Hierbei erweist es sich als zweckmäßig, das jahresbiologische Raum-Zeit-System als Ganzes zugrunde zu legen und der Vollständigkeit halber auch solche Fälle mit zu berücksichtigen, in denen keine echten Migrationen (Grundtyp B des Ortsverhaltens) nachgewiesen sind. Auf diese Weise können zehn Typen herausgearbeitet werden (Abb. 2).

Typisierungen sind nur unter Verzicht auf allzu viele Details durchführbar. Um dennoch ein Höchstmaß an Differenziertheit zu erreichen, wird bei den einzelnen Arten stärker differenziert (s. Tab. 1).

Typ I: Saisonale Wanderungen fehlen. Die Tiere halten sich ganzjährig im engeren Gewässerbereich auf. Das Gewässer fungiert als Laichplatz, Sommerlebensraum und Winterquartier.

Dieser Typ ist unter echten Freilandbedingungen meines Wissens noch nicht exakt nachgewiesen. Die diesbezüglichen Beobachtungen von Berger (1970) wurden in einer recht kleinräumigen Freilandanlage, also unter Gefangenschaftsbedingungen gemacht. Ob sie auf echte Freilandsituationen übertragbar sind, wäre zu überprüfen. Immerhin macht Berger (1970) wahrscheinlich, daß manche *Rana „esculenta“*-Populationen („*esculenta*“ im neueren Sinne, als Hybride

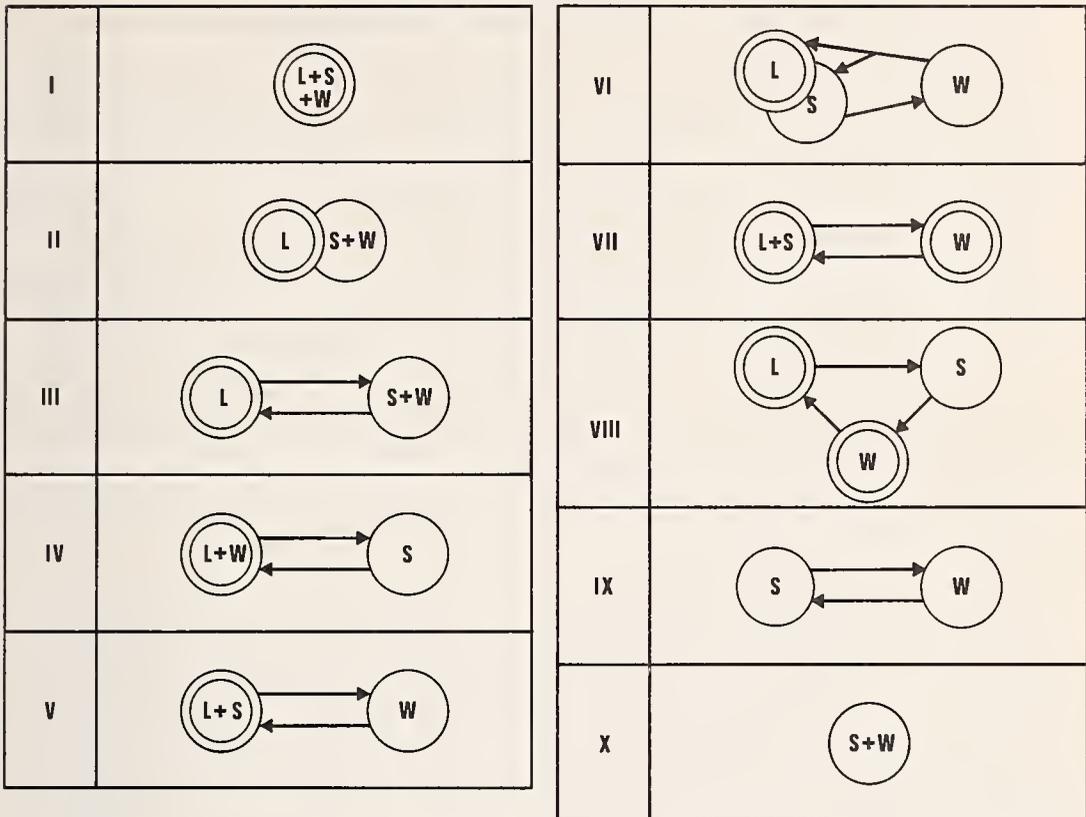


Abb. 2: Das jahresbiologische Raum-Zeit-Verhalten der mitteleuropäischen Amphibien. I–X: Die zehn im Text definierten bzw. erläuterten Typen. Doppelkreise = Gewässer; einfache Kreise = terrestrische Biotope; Pfeile = saisonale Wanderungen; L = Laichplatz bzw. Larvengewässer; S = Sommerlebensraum; W = Winterquartier.

von *R. lessonae* und *R. ridibunda*, siehe hierzu die Übersichtsartikel von Berger 1977, Hotz 1974, Günther 1979) diesen Typ repräsentieren; allerdings nur Teile derartiger Populationen, da in „*esculenta*“-Populationen ein Teil aquatisch, ein anderer Teil der Tiere derselben Population terrestrisch überwintert (Berger 1970).

Typ II: Auch hier fehlen echte saisonale Wanderungen. Im Unterschied zu Typ I fungiert das Bezugsgewässer allerdings ausschließlich als Laichplatz bzw. als Gewässer zum Absetzen der Larven. Sommerlebensraum und Winterquartiere sind terrestrischer Art. Dieser Typ trifft in reiner Form für *Alytes obstetricans* zu (näheres siehe Kapitel 4).

Der Typ II könnte außerdem von manchen alpinen Grasfroschpopulationen praktiziert werden (Hinweise von Heusser 1961).

Typ III: Zwischen einem Laichgewässer und einem als Sommerlebensraum und Winterquartier fungierenden Landbiotop finden echte saisonale Wanderungen statt. Dies ist der gern als für Amphibien „typisch“ angegebene Modus des Raum-Zeit-Verhaltens. Wie Tab. 1 zeigt, wird dieser Typ jedoch in reiner

bzw. ausschließlicher Form bestenfalls von einer einzigen Art repräsentiert, nämlich von der Knoblauchkröte, wobei auch für diese teilweise Gewässerüberwinterung diskutiert wird (Stöcklein 1980). Es ist deshalb äußerst fraglich, ob man diesen Typ wirklich als „typisch für Amphibien“ hinstellen kann. Eine weltweite Sichtung der Literatur wird dies letztlich entscheiden; für Mitteleuropa kann man ihn jedenfalls nicht als typisch bezeichnen.

Sieht man von diesem Fall reiner Realisierung des Typs III ab, so kann festgestellt werden, daß er als einer von mindestens zwei Modi bei zumindest neun weiteren Arten vorkommt. Hierbei ist aber, wie schon am Beispiel der *Triturus*-Arten (5. Kapitel) dargelegt, eine innerartliche Differenzierung erforderlich, die z. T. sogar innerhalb der Population zu erfolgen hat, derart, daß die Population nicht komplett dem Typ III zu folgen braucht, sondern nur von einem Teil einer bestimmten Population praktiziert wird (näheres in Kapitel 5).

Typ IV: Ein als Laichplatz und Winterquartier fungierendes Gewässer wird durch saisonale Wanderungen mit einem terrestrischen Sommerquartier verbunden.

In ausschließlicher Form kommt dieser Typ bei keiner mitteleuropäischen Amphibienart vor. Er mußte in die Typisierung (Abb. 2) aufgenommen werden, weil er in bestimmten Populationen mehrerer Arten vorkommt. Besonders ausgeprägt findet er sich bei manchen (oder vielen?) Grasfroschpopulationen. Doch ist die Variabilität gerade bei dieser Art beträchtlich (Tab. 1). So berichtet Heusser (1961) von Grasfroschpopulationen, in der die Hälfte der adulten Tiere im Wasser überwintert (Typ IV), die andere Hälfte an Land (Typ III). Daneben finden sich vor allem bei *Triturus*-Arten derartige Mischsituationen aus den Typen III und IV (siehe 5. Kapitel).

Typ V: Ein als Laichplatz dienendes Gewässer fungiert zusammen mit seinem Uferbereich bzw. seiner engsten Umgebung zugleich als Sommerlebensraum. Das terrestrische Winterquartier wird durch eine saisonale Wanderung erreicht.

Dieser Typ scheint nach bisheriger Kenntnis durch die Rotbauchunke (*Bombina bombina*) realisiert (Hinweise von Kowalewski 1974). Möglicherweise läßt sich auch *Rana lessonae* diesem Typ zuordnen (vgl. Heym 1974).

Typ VI: Terrestrische Sommerlebensräume liegen im engen Umfeld der Laich- bzw. Larvengewässer. Zwischen diesen beiden Biotopen werden keine echten saisonalen Wanderungen durchgeführt; letztere finden statt, um terrestrische Winterquartiere aufzusuchen.

Den Prototyp dieses jahresbiologischen Verhaltensmusters stellt der Feuersalamander (*Salamandra salamandra*) dar. Der Sommerlebensraum wird im typischen Falle von kleinen Bächen mit Ruhigwasserzonen durchzogen, in welche die Weibchen weit entwickelte Larven absetzen. Die Paarung erfolgt rein terrestrisch (z. B. Joly 1966). Dennoch finden saisonale Wanderungen statt, nämlich im Herbst, um frostfreie Winterquartiere aufzusuchen und im Frühjahr, um in die Sommerbiotope zurückzukehren (Feldmann 1967, 1971).

Der Typ VI kommt außerdem (teils einwandfrei nachgewiesen, teils äußerst wahrscheinlich gemacht) bei mehreren Anurenarten vor, die eine langgezogene Laichzeit aufweisen. Vor allem jüngste Untersuchungen lassen für *Bombina variegata* eine klare Zuordnung zu Typ VI zu (Beshkov & Jameson 1980, Kapfberger 1984). Auch *Bufo calamita* und *Hyla arborea* dürften sich in der Regel gemäß Typ VI verhalten (Beebee 1983, Kleinhans 1983, van Gelder et al. 1978). *Bufo viridis* hingegen verhält sich — zum Teil offenbar geographisch variierend — nicht einheitlich. Abgesehen von der frühjährlichen Anwanderung zum Laichplatz muß deshalb und mangels aussagefähiger Daten die zeitliche Einordnung der Abwanderung (Tab. 1) noch offen bleiben.

Typ VII: Sämtliche vorstehend behandelten Typen haben eines gemeinsam: die Arten bzw. ihre Populationen haben ein einziges Gewässer als Bezugspunkt. Beim vorliegenden (wie auch beim nächsten) Typ wird zusätzlich ein weiteres Gewässer in den „Jahreslebensraum“ aufgenommen. Beim Typ VII fungiert ein Gewässer als Laichplatz und Sommerlebensraum, das zweite Gewässer als Winterquartier. Beide Gewässer sind durch saisonale Wanderungen verbunden.

Die einzige mitteleuropäische Art, die dieses Verhaltensmuster zeigt, ist der Seefrosch (*Rana ridibunda*). Insbesondere von Günther (1974) wurde nachgewiesen, daß *R. ridibunda* bevorzugt (wenn auch nicht ausschließlich) im Bereich größerer Flüsse vorkommt. Hier gibt es dann oft Ruhigwasserzonen und Altarme (Altwässer). Eine solche Situation fand auch Heym (1974) vor. Er konnte beobachten, daß *R. ridibunda* in der Spree oder einem Altarm dieses Flusses überwintert, im Frühjahr aber Wanderungen (vorwiegend auf dem Wasserweg über Verbindungsgräben oder dgl.) unternimmt, um kleinere Gewässer zum Ablachen und als Sommerlebensraum aufzusuchen sowie im Herbst wieder in die aquatischen Winterquartiere zurückzukehren.

Nicht alle *ridibunda*-Populationen finden solche örtlichen Verhältnisse vor. In manchen Gegenden kommt *R. ridibunda* in kleineren und vor allem vom übrigen Gewässersystem völlig isoliert liegenden Gewässern vor (Günther 1974). Ob Populationen bei solchen Ortsverhältnissen ebenfalls zwei Gewässer im Laufe eines Jahres aufsuchen, oder ob in solchen Fällen ganzjährige Bindung an ein einziges Gewässer (Typ I) vorkommt, wird noch zu untersuchen sein.

Ein Muster, das ebenfalls eindeutig dem vorliegenden Typ VII zugeordnet werden muß, fand Juszcyk (1951) bei *Rana „esculenta“* (im taxonomisch alten Sinne), wobei manche Populationen zwischen einem Fließgewässer (Winterquartier) und isolierten Tümpeln (Laichplatz) wanderten, andere zwischen verschiedenen Tümpeln saisonal pendelten.

Da *Rana „esculenta“* (im taxonomisch neuen Sinne) in zahlreichen Merkmalen intermediär zwischen *R. lessonae* und *R. ridibunda* ausgebildet ist, und ein Teil der „*esculenta*“-Tiere, die von Juszcyk (1951) untersucht wurden, ohne Zweifel zu *R. „esculenta“* im neuen Sinne gerechnet werden müssen, ist die komplizierte Zwischenstellung im Raum-Zeit-Verhalten von „*esculenta*“ (im neuen Sinne) nicht

verwunderlich (Mischung aus Typen V und VII, ggf. ergänzt durch Typ I, vgl. Tab. 1).

Typ VIII: Dieser Typ des Raum-Zeit-Verhaltens ist der komplexeste. Ein Gewässer dient als Laichplatz, ein anderes als Winterquartier. Die saisonale Wanderung verläuft vom Überwinterungsgewässer zum Laichgewässer. Von letzterem aus erfolgt eine weitere saisonale Wanderung zu einem terrestrischen Sommerquartier und von hier wieder zum Überwinterungsgewässer.

Dieser Typ wurde von Savage (1961) für eine englische Grasfroschpopulation (*Rana temporaria*) nachgewiesen.

Das Entscheidende ist bei diesem Typ nicht, daß die Tiere, wie dies beim Grasfrosch weit verbreitet ist, ein Überwinterungsgewässer aufsuchen (vgl. Typ IV), sondern vielmehr, daß in diesem Gewässer nicht abgelaicht, sondern hierfür im zeitigen Frühjahr ein anderes Gewässer aufgesucht wird. Savage (1961) war denn auch überrascht festzustellen, daß seine Grasfrösche nicht im „Hibernating pond“ ablaichten, sondern im März etwa 200 Meter weit wanderten, um einen größeren Teich aufzusuchen, in welchem abgelaicht wurde.

Auch die Befunde von Feldmann (1977), wonach in manchen sauerländischen Populationen adulte Grasfrösche in Wasseransammlungen innerhalb dunkler Bergwerkstollen überwintern (und wohl kaum dort ablaichen dürften; der Autor äußert sich hierüber nicht ausdrücklich), sprechen für ein Vorliegen von Typ VIII. Im Raum Münster/Westfalen konnte ich an einem Gewässer ebenfalls wintertags wiederholt Grasfrösche (auch adulte Tiere) keschern, jedoch im selben Gewässer während mehrerer Jahre nie Grasfroschlaich finden.

Typ IX und Typ X: Diese beiden Typen können gemeinsam behandelt werden, da sie nur für den Alpensalamander (*Salamandra atra*) in Frage kommen. Hier fehlt jegliches Gewässer im biologischen Beziehungsgefüge, da diese Art rein terrestrisch lebt. Die schon in Kapitel 4 geführte Diskussion soll hier nicht wiederholt werden. Entweder leben die Alpensalamander ganzjährig in einem engeren terrestrischen Gebiet (keine saisonalen Wanderungen, Typ X) oder sie suchen zum Herbst andere terrestrische Winterquartiere auf (saisonale Wanderungen, Typ IX). Detaillierte Feldstudien mit markierten Tieren in möglichst unterschiedlichen Biotopen zur Klärung dieser Frage sind notwendig.

7. Räumliches Ausmaß der Wanderungen

Bedingt durch geringe Körpergröße und die spezifische „morphologische Konstruktion“ sind die Wanderstrecken bzw. -leistungen der Amphibien im allgemeinen recht gering. Dennoch werden mit dem Anwachsen unserer Kenntnisse z. T. erstaunliche Extreme bekannt (z. B. Feuersalamander und Bergmolch, siehe Tab. 2).

Leider stehen bislang nur wenige hinreichend exakte Daten zur Verfügung, obwohl gerade die im Rahmen saisonaler Wanderungen zurückgelegten Strecken und damit die zumindest theoretischen Durchmesser von Jahreslebensräumen

Tabelle 2: Zurückgelegte Strecken (in Metern) im Rahmen saisonaler Wanderungen mitteleuropäischer Amphibienarten (Adulti). Es handelt sich um gerundete Werte. Es sind nur solche Arten berücksichtigt, die echte saisonale Migrationen durchführen bzw. für die hinreichend exakte Daten vorliegen.

Art	Mittelwerte bzw. Regelfall	Maximalwerte	Autor
Feuersalamander (<i>Salamandra salamandra</i>)	im allgemeinen wesentlich weniger als 960	960	Blab (1978)
Teichmolch (<i>Triturus vulgaris</i>)	?	410	Blab (1978)
Kammolch (<i>Triturus cristatus</i>)	?	80 (dürften oft höher liegen)	Glandt (unveröff.)
Fadenmolch (<i>Triturus helveticus</i>)	meist weniger als 100	400	Blab (1978)
Bergmolch (<i>Triturus alpestris</i>)	?	320 mehr als 1 000	Blab (1978), Vilter & Vilter (1962)
Gelbbauchunke (<i>Bombina variegata</i>)	200–220	240	Beshkov & Jameson (1980)
Knoblauchkröte (<i>Pelobates fuscus</i>)	200 und weniger	600	Stöcklein (1980)
Erdkröte (<i>Bufo bufo</i>)	500–1 500 400–1 400	3 000 2 200	Heusser (1968) Blab (1978)
Kreuzkröte (<i>Bufo calamita</i>)	im allgemeinen wesentlich weniger	1 300	Stöcklein (1980), Niekisch (1979, 1982)
Laubfrosch (<i>Hyla arborea</i>)	im allgemeinen weniger	300 1 000	Blab (1978), van Gelder et al. (1978)
Grasfrosch (<i>Rana temporaria</i>)	240–330	750 250 200	Blab (1978) Geisselmann et al. (1971) Savage (1961)
	(Maximalwerte dürften die ange- gebenen in vielen Fällen deutlich überschreiten)		
Moorfrosch (<i>Rana arvalis</i>)	ganz in der Nähe des Laichplatzes	ca. 600	Haapanen (1970)
Springfrosch (<i>Rana dalmatina</i>)	440–500	1 700	Blab (1978)
„Wasserschwammfrosch“ (<i>Rana esculenta</i> im alten Sinne)		2 500 500	Juszczyk (1951) Stöcklein (1980)

eine beträchtliche praktische Bedeutung für Amphibienschutzmaßnahmen haben (vgl. Blab 1979).

Die bislang in der Literatur vorzufindenden Angaben sind — soweit echte saisonale Migrationen nachgewiesen sind und hinreichend exakte Daten vorliegen — in Tab. 2 zusammengestellt. Eine vorsichtige Interpretation dieser Daten ergibt, daß die Urodelen in der Regel geringere Wanderstrecken als Anuren, meist in der Größenordnung von wenigen hundert Metern (maximal bis 400 Meter) zurücklegen. Der angegebene Maximalwert für den Feuersalamander dürfte ein seltener Ausnahmefall eines einzelnen Tieres sein. Anders liegt der Fall beim Extremwert des Bergmolches. Die Strecke von „mehr als einem Kilometer“ (Vilter & Vilter 1962) wurde von einer umfangreichen Population zurückgelegt. Die meisten Bergmolchpopulationen dürften aber wesentlich kürzere Strecken zurücklegen.

Bei den Anuren ergibt sich ein vielfältigeres Bild. Hier lassen sich bei den Arten, die echte saisonale Wanderungen durchführen, grob gesehen zwei Gruppen unterscheiden, nämlich „Kurz- und Langstreckenwanderer“. Zur ersten Gruppe kann man *Bombina variegata*, *Pelobates fuscus* sowie ggf. auch *Hyla arborea*, *Rana arvalis* und viele *Rana temporaria*-Populationen zählen, zur zweiten Gruppe hingegen *Bufo bufo*, *Rana dalmatina* und Teile der Grünfrosch-Gruppe zusammenfassen. Auch viele Grasfroschpopulationen dürften zu den Weitstreckenwanderern gehören. Die Art mit der größten bislang bekannt gewordenen Maximalstrecke ist mit nicht weniger als drei Kilometern die Erdkröte.

Über die Ursachen dieser bei den Amphibien insgesamt gesehen recht großen Bandbreite (Maximalwerte zwischen weniger als 100 und nahezu 3000 m), lassen sich derzeit nur vage Vermutungen anstellen. Die eine betrifft die morphologisch-physiologische Fähigkeit, unterschiedlich weite Strecken zurücklegen zu können. Dies mag die im Mittel geringere Wanderleistung der Urodelen gegenüber den evolvierteren und zu größerer Fortbewegung befähigten Anuren im Ansatz „erklären“.

Die z. T. beträchtlichen intraspezifischen Unterschiede, z. B. bei Bergmolch, Laubfrosch und Grasfrosch (Tab. 2), bedürfen einer anderen Interpretation. Die verschiedenen durch saisonale Wanderungen verbundenen Teillebensräume des jeweiligen gesamten „Jahreslebensraumes“ (Abb. 1 und 2) müssen ganz bestimmte artspezifische Umweltqualitäten aufweisen. Die Laichgewässer müssen bestimmte Ausmaße haben, einen bestimmten Wasserchemismus aufweisen und in bestimmter relativer Lage (z. B. schattseitig oder besonnt) liegen. Terrestrische Sommerquartiere müssen über bestimmte mikroklimatische Eigenschaften und spezifische Vegetationsstrukturen (z. B. Wald bei der Erdkröte, Wiesen beim Laubfrosch) verfügen. Und schließlich müssen die Winterquartiere andere, oft sehr spezifische Faktorenbedingungen aufweisen. All diese Bedingungen in den jeweiligen Teillebensräumen müssen nun aber entsprechend dem vorangehend genannten Aspekt in für die jeweilige Art erreichbarer Nähe, d. h. relativ kleinräumig beieinander liegen. In der Landschaft liegen sie jedoch in unter-

schiedlichen Entfernungen zueinander, so daß ein gewisses Maß an Flexibilität der zurückgelegten Wanderstrecken gefordert bzw. eingehalten wird. Die jeweiligen örtlichen Biotopverhältnisse dürften somit von großer Bedeutung für die unterschiedlichen Wanderstrecken (Tab. 2) sein, weshalb weitere Untersuchungen ohne Zweifel ein noch größeres Ausmaß an Variabilität ergeben dürften.

Zusammenfassung

Die Arbeit gibt eine Übersicht unserer derzeitigen Kenntnis über die saisonalen Wanderungen adulter Amphibien des mitteleuropäischen Raumes und versucht eine Typisierung des Raum-Zeit-Verhaltens der Arten und Populationen. Am Beispiel der gut untersuchten Erdkröte wird der Unterschied zwischen saisonalen und nichtsaisonalen Wanderungen dargelegt und ebenso bei allen anderen Arten so gut wie derzeit möglich beachtet. Mindestens 16 der 19 Arten des Gebietes führen saisonale Wanderungen durch. Lediglich *Alytes obstetricans* und vielleicht auch *Salamandra atra* scheinen keine saisonalen Wanderungen durchzuführen. Die Grünfrösche *Rana lessonae* und *Rana „esculenta“* (im taxonomisch neuen Sinne) bedürfen weiterer Untersuchungen, ehe eine abschließende Aussage möglich ist.

Bei neun der übrigen 16 Arten konnten drei saisonale Wanderungen nachgewiesen werden, wobei (vielleicht mit Ausnahme von *Bufo bufo*) nur bestimmte Populationen dieser Arten dreimal wandern, andere offenbar nur zweimal. Die restlichen Arten wandern nur zweimal im Jahr.

Um die räumliche und biologische Zuordnung der saisonalen Wanderungen möglichst übersichtlich darzustellen, wurde eine Einteilung des Raum-Zeit-Verhaltens in zehn Typen vorgenommen. Der Typ III (Abb. 1 und 2) wird gern als „amphibientypisch“ bezeichnet. Dieser Typ findet sich jedoch in reiner Form vielleicht nur bei einer der 19 mitteleuropäischen Arten (*Pelobates fuscus*), weshalb er nicht länger als „amphibientypisch“ gelten kann.

Die saisonalen Wanderungen sind nur zum Teil in den Funktionskreis der Fortpflanzung eingebunden; in vielen Fällen dienen sie vielmehr dem Aufsuchen von Winterquartieren.

Die bei saisonalen Wanderungen zurückgelegten Strecken variieren sehr stark. Bei Urodelen liegen die Maximalwerte in der Regel deutlich unter 1000 m, wohingegen von Anuren Strecken bis maximal 3000 m erreicht werden. Bei mehreren Arten variieren die Maximalwerte der zitierten Autoren beträchtlich; als Ursache hierfür werden die jeweiligen örtlichen Biotopverhältnisse verantwortlich gemacht.

Summary

The seasonal migrations of the middle European amphibians.

The work gives a review upon our recent knowledge on the seasonal migrations of the adult specimens of the middle European amphibian species. Furthermore it presents an attempt of classification of the spatial and temporal behaviour of species and populations. The difference between seasonal and nonseasonal migrations is demonstrated in the well investigated *Bufo bufo* and attended to other species as far as possible.

At least 16 of the 19 species inhabiting the middle European region have the habit of seasonal migrations. *Alytes obstetricans* and probably *Salamandra atra* seem to practise no seasonal migrations. The green frogs *Rana lessonae* and *Rana „esculenta“* (in new taxonomic sense) are to be investigated further before a final statement is possible.

Nine of the 16 species migrating seasonally do so three times a year. Probably with one exception (*Bufo bufo*), however, only some populations of these species migrate three times, whereas other populations of the same species seem to migrate only twice a year.

In order to try a classification of the spatial and biological aspects of seasonal migrations ten different types were defined (fig. 2). Type III, which generally is said "typical for amphibians" is probably found in pure form only in one species (*Pelobates fuscus*). Therefore this pattern cannot be accepted as "typical" for amphibians for the future.

The seasonal migrations are not always connected with the reproductive cycle, because in a lot of cases they are made in order to get winter shelters.

There is a considerable interspecific variability in the distances of seasonal wandering. In urodeles the maximum distance is on general below 1000 m, whereas in anurans it is up to 3000 m. Furthermore there is an intraspecific variability, which is probably caused by the local habitat conditions.

Literatur

- Arntzen, J.W. (1981): Kikkers en padden (Anura). — In: Sparreboom, M. (ed.): De amfibieën en reptielen van Nederland, België en Luxemburg, 57–107. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Beebee, T.J.C. (1983): The Natterjack toad. — Oxford University press, Oxford, 159 S.
- Bell, G. (1977): The life of the Smooth newt (*Triturus vulgaris*) after metamorphosis. — Ecol. Monographs 47: 279–299.
- Berger, L. (1970): Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development. — Ann. Zool., Warszawa 27: 373–411.
- (1977): Systematics and hybridization in the *Rana esculenta* complex. — In: Taylor, D.H. & S.I. Guttman (ed.): The reproductive biology of amphibians: 367–388. Plenum Publishing Corporation, New York & London.
- Beshkov, V.A. & D.L. Jameson (1980): Movement and abundance of the Yellow-bellied toad *Bombina variegata*. — Herpetologica 36: 365–370.
- Bildhauer, H. & B. Rosenkranz (1983): Untersuchungen zum Wanderverhalten von Erdkröten. — Straße und Autobahn 34: 474–480.
- Blab, J. (1978): Untersuchungen zur Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. — Schr.-Reihe Landschaftspfl. Naturschutz 18: 1–141.
- (1979): Amphibienfauna und Landschaftsplanung. — Natur u. Landschaft 54: 3–7.
- & L. Blab (1981): Quantitative Analysen zur Phänologie, Erfassbarkeit und Populationsdynamik von Molchbeständen des Kottenforstes bei Bonn. — Salamandra 17: 147–172.
- Brand, M. & K. Grossenbacher (1979): Untersuchungen zur Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von *Triturus a. alpestris* (Laurenti 1768), *Bufo b. bufo* (Linnaeus 1758) und *Rana t. temporaria* (Linnaeus 1758) aus Populationen verschiedener Höhenstufen in den Schweizer Alpen. — Dissertation, Bern, 260 S.
- Christaller, J. (1983): Vorkommen, Phänologie und Ökologie der Amphibien des Enzkreises. — Jh. Ges. Naturkde. Württemberg 138: 153–182.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Behaviour 2: 217–236.
- Fachbach, G. (1969): Zur Evolution der Embryonal- bzw. Larvalentwicklung bei *Salamandra*. — Z. zool. Syst. Evolutionsforschung 7: 128–145.
- Feldmann, R. (1967): Winterquartiere des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris*, in Bergwerkstollen des südlichen Westfalen. — Salamandra 3: 1–3.
- (1971): Felduntersuchungen an westfälischen Populationen des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris* Lacépède, 1788. — Dortmunder Beitr. Landeskd. 5: 37–44.
- (1977): Bergwerkstollen als Winterquartiere von Amphibien. — Natur u. Heimat 37: 23–28.

- (1981): Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (Laurenti 1768). — In: Feldmann, R. (Hrg.): Die Amphibien und Reptilien Westfalens: 67–70. Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen 43, Heft 4.
- Flindt, R. & H. Hemmer (1967): Ökologische und variationsstatistische Untersuchungen an einer *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Population. — Zool. Jb. Syst. 94: 162–186.
- Frazer, J.F.D. (1966): A breeding colony of toads (*Bufo bufo* (L.)) in Kent. — Brit. J. Herp. 3: 236–252.
- Geisselmann, B., R. Flindt & H. Hemmer (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte. — Zool. Jb. Syst. 98: 521–568.
- van Gelder, J.J. (1973): Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* Razoumowski: migration, hibernation and neoteny. — Neth. J. Zool. 23: 86–108.
- & H.C.J. Oomen (1970): Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. I. *Rana arvalis* Nilsson: reproduction, growth, migration and population fluctuations. — Neth. J. Zool. 20: 238–252.
- et al. (1978): De Boomkikker, *Hyla arborea*, in Nederland. II. Migratie. — De levende Natuur 81: 200–205.
- Gittins, S.P. (1983): The breeding migration of the Common toad (*Bufo bufo*) to a pond in mid-Wales. — J. Zool. 199: 555–562.
- Glandt, D. (1980): Populationsökologische Untersuchungen an einheimischen Molchen, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela). — Dissertation, Münster, 191 S.
- Griffiths, R.A. (1984): Seasonal behaviour and intrahabitat movements in an urban population of Smooth newts, *Triturus vulgaris* (Amphibia: Salamandridae). — J. Zool. 203: 241–251.
- Günther, R. (1974): Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 50: 287–298.
- (1979): Die europäische Wasserfrosch-Gruppe — ein evolutionsbiologischer Sonderfall. — Biol. Rdsch. 17: 217–228.
- Haapanen, A. (1970): Site tenacity of the Common frog (*Rana temporaria* L.) and the Moor frog (*R. arvalis* Nilss.). — Ann. Zool. Fennici 7: 61–66.
- (1974): Site tenacity of the Common toad, *Bufo bufo* (L.). — Ann. Zool. Fennici 11: 251–252.
- Hagström, T. (1982): Winter habitat selection by some north European amphibians. — Brit. J. Herp. 6: 276–277.
- Harrison, J.D., S.P. Gittins & F.M. Slater (1983): The breeding migrations of Smooth and Palmate newts (*Triturus vulgaris* and *T. helveticus*) at a pond in mid Wales. — J. Zool. 199: 249–258.
- Häfeli, H.-P. (1971): Zur Fortpflanzungsbiologie des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.). — Rev. Suisse Zool. 78: 235–293.
- Heinzmann, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes o. obstetricans* (Laur.). — Oecologia 5: 19–55.
- Hotz, H. (1974): Ein Problem aus vielen Fragen — europäische Grünfrösche (*Rana esculenta*-Komplex) und ihre Verbreitung. — Natur u. Museum 104: 262–272.
- Heusser, H. (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Rev. Suisse Zool. 68: 1–39.
- (1968): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.): Wanderungen und Sommerquartiere. — Rev. Suisse Zool. 75: 927–982.
- Heym, W.-D. (1974): Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der mittleren und nördlichen Niederlausitz. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 50: 263–285.
- Joly, J. (1966): Sur l'éthologie sexuelle de *Salamandra salamandra* (L.) — Z. Tierpsychol. 23: 8–27.

- Jungfer, W. (1943): Beiträge zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern. — Z. Morphol. Ökol. Tiere 40: 117–157.
- Juszczyk, W. (1951): The migrations of the aquatic frog *Rana esculenta* L. — Bull. Acad. pol. Sc. Lett., Ser. B. II: 341–369.
- Kabisch, K. (1975): Winterquartiere für Schwanzlurche. — Aquarien Terrarien 22: 264–267.
- Kapfberger, D. (1984): Untersuchungen zu Populationsaufbau, Wachstum und Ortsbeziehungen der Gelbbauchunke, *Bombina variegata variegata* (Linnaeus 1758). — Zool. Anz. 212: 105–116.
- Kleinhaus, B. (1983): Probleme des Krötenschutzes auf der Insel Sylt. — Natur u. Landschaft 58: 338–339.
- Kleinsteuber, H. (1964): Untersuchungen zur Laichwanderung der einheimischen Erdkröte *Bufo bufo* L. — Dissertation, Göttingen, 54 S.
- Knapp, W. (1974): Die jahreszeitliche Steuerung der Atmung in Abhängigkeit von Akklimatationstemperatur und Experimentaltemperatur bei *Triturus alpestris* Laur. und *Salamandra atra* Laur. (Amphibia). — Oecologia 15: 353–374.
- Kowalewski, L. (1974): Observations on the phenology and ecology of Amphibia in the region of Czestochowa. — Acta zool. cracov. 19: 391–458.
- Meisterhaus, K. (1969): Biologie und Zucht der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans obstetricans*). — Aquaterra 6: 5–9.
- Mertens, R. (1947): Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes. — Waldeemar Kramer, Frankfurt/Main, 144 S.
- Moore, H.J. (1954): Some observations on the migration of the toad (*Bufo bufo bufo*). — Brit. J. Herp. 1: 194–224.
- Niekisch, M. (1979): Untersuchungen zur Biologie der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und der Erdkröte (*Bufo bufo*) als Grundlage für gezielte Schutzmaßnahmen. — Diplomarbeit, Köln 142 S.
- (1982): Beitrag zu Biologie und Schutz der Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laur.). — Decheniana 135: 88–103.
- Nöllert, A. (1984): Die Knoblauchkröte, *Pelobates fuscus*. — Neue Brehm-Bücherei 561. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt, 103 S.
- Parker, A.G. & S.P. Gittins (1979): A note on home range in the Common toad in mid-Wales and a method for tracking toads for behavioural observation. — Brit. J. Herp. 6: 7–8.
- Sander, K., O. Hoffrichter & E. Klug (1977): Die Erdkrötenwanderung am Waldsee in Freiburg i. Br. — Veröff. Naturschutz Landschaftspfl. Bad.-Württ. 46: 161–181.
- Savage, R.M. (1961): The ecology and life history of the Common frog (*Rana temporaria temporaria*). — Isaac Pitman & Sons, London, 221 S.
- Stöcklein, B. (1980): Untersuchungen an Amphibien-Populationen am Rande der mittelfränkischen Weiherlandschaft unter besonderer Berücksichtigung der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus* Laur.). — Dissertation, Erlangen, 192 S.
- Viertel, B. (1976): Die Amphibien Rheinhessens unter besonderer Berücksichtigung der Umgebung von Oppenheim. — Mz. Naturwiss. Arch. 15: 183–221.
- Vilter, A. & V. Vilter (1962): Migration de reproduction chez le Triton alpestre des Alpes vaudoises. — C.R. Soc. Biol. 156: 2005–2008.

Dr. Dieter Glandt, Biologisches Institut Metelen e.V., Samberg 65, D-4439 Metelen/Westfalen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Glandt Dieter

Artikel/Article: [Die saisonalen Wanderungen der mitteleuropäischen Amphibien
211-228](#)