

Zur Auswirkung natürlicher und anthropogener Landschaftsstrukturen auf Amphibienpopulationen

von Wolfgang Reh, Michael Veith und Alfred Seitz

Abstract

The effect of natural and artificial landscape elements on amphibian populations.

Within the scope of a scientific research project on the effect of natural and artificial landscape elements on animal populations we conducted population biological investigations that mainly focused on the genetic structure of populations of the common frog (*Rana temporaria*; typical species for shallow ponds) and the fire salamander (*Salamandra salamandra*; typical species for fast running mountain brooks).

In the common frog we studied the temporal dynamics of population size (by counting egg clutches), the spatial distribution of populations, habitat selection and the genetic structure of populations (by means of horizontal starch gel electrophoresis of enzymes) as a function of the habitat structure. In the fire salamander we studied the genetic structure of populations as a function of the habitat structure and the ways and strength of gene flow between populations.

We yield several consequences for species conservation that show how population genetical methods can contribute to species conservation.

1. Einleitung

Als Hauptursache für den Bestandsrückgang von Tierarten in der gemäßigten Zone wird heute von vielen Wissenschaftlern die Fragmentierung von Habitaten angesehen (WILCOVE et al. 1986). Gerade die einheimischen Amphibienarten benötigen Jahreslebensräume, deren meist räumlich getrennte Teilbereiche sie zur Reproduktion (Laichgewässer), zum Übersommern (Sommerlebensraum) oder zum Überwintern (Winterquartier) aufsuchen. Dadurch sind sie von einer Verinselung von Lebensräumen in höherem Maße betroffen, als dies für Arten oder Artengruppen gilt, die standorttreu sind oder über einen nur geringen Aktionsradius im Jahreslauf verfügen.

Das Land Rheinland-Pfalz berücksichtigt seit mehreren Jahren im Rahmen einer landesweiten Biotopsystemplanung auch die Erfordernisse der Vernetzung von Lebensräumen von Tier- und Pflanzenarten. Im Rahmen eines speziellen Forschungsprojektes wurde die Abteilung Populationsbiologie am Institut für Zoologie der Universität Mainz damit beauftragt, die Auswirkungen der natürlichen und anthropogenen Strukturierung der Landschaft auf die in ihr lebenden Tierpopulationen zu untersuchen. Diese Untersuchungen wurden beispielhaft an zwei Amphibienarten durchgeführt: dem Grasfrosch (*Rana temporaria* L., 1758) als einer vergleichsweise weitverbreiteten Anurenart flacher Stillgewässer und dem Feuersalamander (*Salamandra salamandra*) als einer Urodelenart, deren Reproduktion in der Regel an Mittelgebirgsbäche gebunden ist. Die für die Naturschutzpraxis wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchung sollen im folgenden nach Arten getrennt dargestellt werden.

2. Grasfrosch (*Rana temporaria* L., 1758)

Die Lebensweise des Grasfrosches ist relativ gut erforscht. Die zahlreichen Veröffentlichungen wurden von GROSSENBACHER et al. (1988) in einer Bibliographie zusammengefaßt. Das Abbläichen im zeitigen Frühjahr vollzieht sich meist in wenigen Tagen. Die Art zählt somit zu den klassischen »explosive breeders«, bei denen sich die fortpflanzungswilligen Tiere synchron am Laichgewässer versammeln. Der Grasfrosch unternimmt zur Laichzeit Wanderungen von den Winterquartieren zu den Laichgewässern und anschließend ins Sommerquartier. Eine Ausnahme hiervon machen die Populationen, die im Laichgewässer selbst überwintern (z.B. ASHBY 1969, VERELL & HALLIDAY 1985). Die Art weist eine relativ hohe Ortstreue zum Laichgewässer auf (HEUSSER 1970, SAVAGE 1961) und verfügt über einen geringen Aktionsradius im Sommerlebensraum (HAAPANEN 1970, HERAN 1983, LOMAN 1981). Daher lassen sich die einzelnen Populationen relativ leicht voneinander abgrenzen.

2.1 Material und Methode

Zwischen 1987 und 1990 wurden 121 Laichgesellschaften des Grasfrosches in der Westpfalz und im östlichen Saarland untersucht, die im folgenden als Populationen bezeichnet werden. 13 Populationen wurden in jedem Jahr populationsgenetisch untersucht, die restlichen einmal beprobt. Die Laichgewässer lagen in der Saarpfälzischen Moorniederung und in Teilen des Saar-Nahe-Berglandes. Mit Hilfe der horizontalen Stärkegelelektrophorese (zur Beschreibung der Methode siehe REH 1991) wurden populationspezifische Isoenzymmuster ermittelt, die eine Aussage über populationsgenetische Größen der einzelnen Laichgesellschaften zulassen. Parallel zu diesen genetischen wurden ökologische Untersuchungen durchgeführt, bei denen die Populationsgrößen durch Auszählen der Laichballen ermittelt und die Laichgewässer flächendeckend kartiert wurden. Außerdem wurde der Biotoptyp registriert. An zwei ausgewählten Populationen wurde das Migrationsgeschehen mit Hilfe des radio-trackings analysiert (DOEPNER 1990).

2.2 Ergebnisse und Diskussion

Die Populationsgrößen des Grasfrosches schwanken von Jahr zu Jahr zum Teil drastisch. In einem Laichgewässer (Etesrech bei Schrollbach) sank die Zahl der Laichballen von 1989 auf 1990 von etwa 250 auf 45. In einem anderen Laichgewässer (Heimerbrühl) wuchs die Zahl der Laichballen von 1987 auf 1989 von rund 40 auf etwa 800. Parallel hierzu blieb die Populationsgröße an mehreren Laichgewässern, zum Beispiel im Naturschutzgebiet Neuwoogmoor, über vier Jahre hinweg konstant. Generelle Bestandstrends lassen sich nicht erkennen.

Die Biotoptypenverteilung zeigt deutlich die Bevorzugung flacher und ephemerer Gewässer (Abb. 1). Von den im Jahr 1990 kartierten 168 Laichgewässern im Zentrum des Untersuchungsgebietes der populationsgenetischen Untersuchungen lagen 59 % in Gräben, 20 % in überschwemmten Wiesen, 13 % in Teichen und Weihern, 4 % in Sümpfen, 2 % in sonstigen Tümpeln und 2 % in Quellen und Bächen. Daß der Grasfrosch mit Gräben, überschwemmten Wiesen und Tümpeln ephemere Gewässer zu 81 % klar bevorzugt, scheint sich langfristig nicht negativ auf das Überleben der Populationen ausgewirkt zu haben. Im Gegenteil geht COOKE (1974) davon aus, daß das häufige Auftreten der Art in Gräben und Überschwemmungsbereichen eine Strategie darstellt, dem Feinddruck zu entgehen.

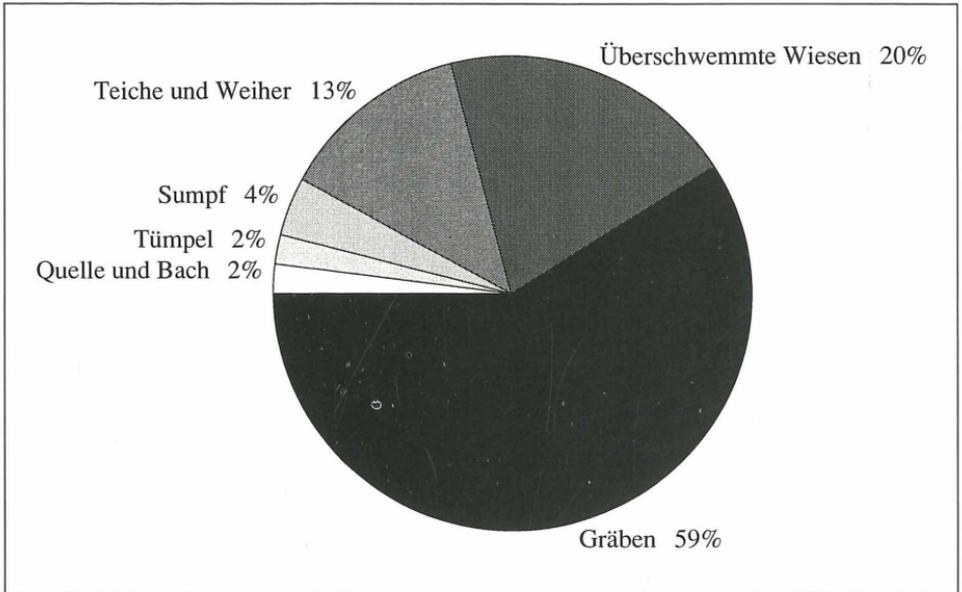


Abb. 1: Laichplatzwahl des Grasfrosches. Anteile der Biotoptypen.

Habitat selection of the common frog. Portions of biotope types.

Die Populationen sind überwiegend sehr klein (Abb. 2). Die durchschnittliche Größe liegt bei 20 Laichballen. Die Abundanz von *Rana temporaria* ist in der grabenreichen Moorniederung viermal so groß wie im gewässerarmen Bergland (160 bzw. 40 Laichballen pro Quadratkilometer; Tab. 1).

Populationsgenetische Untersuchungen ergeben, daß die Laichgesellschaften der Moorniederung deutlich besser den theoretischen Erwartungen nach Hardy & Weinberg entsprechen als die des Berglandes. Dabei sind die Unterschiede zwischen der Moorniederung und den beiden Teilbereichen des Berglandes (Nord und Süd) hochsignifikant ($p < 0,001$; zweiseitiger t-Test), nicht jedoch die Werte zwischen den Teilbereichen des Berglandes ($p > 0,5$).

Die Ergebnisse der Felduntersuchungen spiegeln sich in den genetischen Strukturen der Populationen wider. Dies zeigt sich bei den Unterschieden zwischen der Moorniederung und dem Bergland. Die Niederung verfügt über ein dichtes Gewässernetz. Entsprechend findet der Grasfrosch zahlreiche Laichmöglichkeiten vor, was die hohe Abundanz in der Moorniederung erklärt. Diese hohe Abundanz wiederum ergibt hohe Heterozygotiewerte, während die niedrigeren Heterozygotiegrade des Berglandes tendenziell auf eine stärkere Inzucht der dortigen Populationen schließen lassen.

Da die Betrachtung der Heterozygotieverhältnisse Rückschlüsse auf die Verinselung von Populationen zuläßt, wurden die 13 Dauerbeobachtungsflächen (Untersuchungszeitraum 1987 bis 1990) in drei Gruppen eingeteilt: stark, mittel und schwach isolierte Standorte. Als Kriterium für die Isolation wurde dabei die Anzahl der Autobahnen und Verkehrswege gewertet, die die Standorte umgeben. Es zeigt sich, daß die stark isolierten Populationen die geringste Heterozygotie haben, gefolgt von den mittel und schließlich den schwach isolierten Populationen (Tab. 2). Die Unterschiede zwischen den stark und den mittel bzw. gering isolierten Populationen war

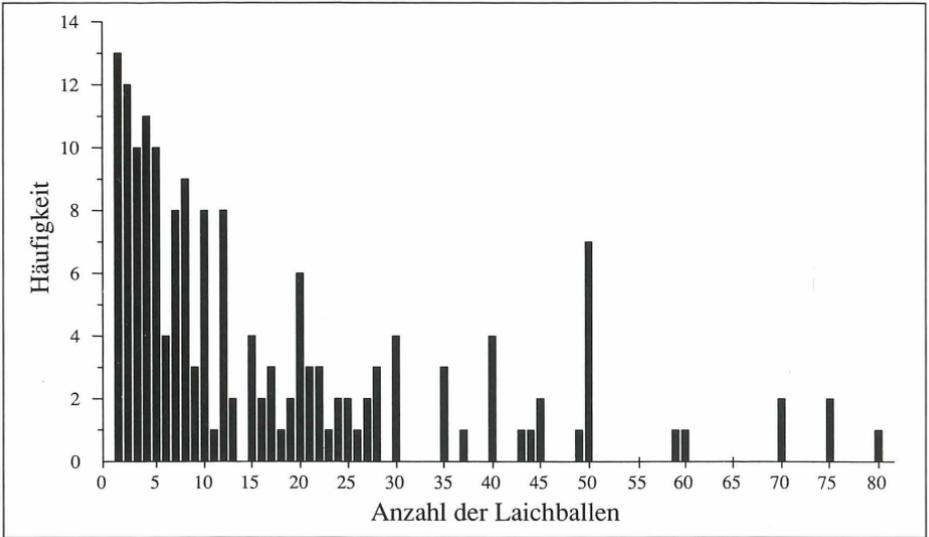


Abb. 2: Größenklassen der Laichgesellschaften des Grasfrosches; drei Populationen mit 150, 200 und 300 Laichballen sind nicht dargestellt

Sizes of breeding colonies of the common frog; three populations with 150, 200 and 300 egg clutches are not shown in this figure

Tab. 1: Flächengröße, Anzahl gewässer, Laichballen und Abundanzen der Population des Grasfrosches in der Kartierungsfläche 1990.

Sizes of areas, number of spawning sites, number of egg clutches and abundances of the investigated common frog populations.

	Gesamtfläche	Moorniederung	Bergland	Glanaue
Fläche in km ²	36	11,7	20,5	3,8
n Laichgewässer	168	102	34	32
n Laichballen	3423	1871	812	740
n Laichgew./km ²	4,7	8,7	1,7	8,4
n Laichballen/km ²	95	160	40	195
n Laichballen/Laichgewässer	20,4	18,3	23,9	23,1

Tab. 2: Mittelwerte und Varianzen der Heterozygotiegrade unterschiedlich stark isolierter Populationen des Grasfrosches.

Means and variances of heterozygosity of common frog-populations that are isolated to different degrees.

Isolationsgrad	Mittelwert	Varianz	Anzahl Werte
stark isoliert	0,031	1,1 x 10 ⁴	12
mittel isoliert	0,040	2,2 x 10 ⁴	27
gering isoliert	0,042	2,0 x 10 ⁴	11

Tab. 3: t-Test zum Vergleich der Mittelwerte von Grasfrosch-Populationen unterschiedlicher Isolationsgrade; rechts oben: t-Werte, links unten: p-Werte; die p-Werte gelten für den einseitigen Test, da die stärker isolierten Populationen eine geringere Heterozygotie aufweisen.

Student t-test to compare mean heterozygosity between common frog populations of different degrees of isolation; upper right: t-values, lower left: p-values; the p-values are valid for the one-side test, as the stronger isolated populations show less heterozygosity.

Isolation	stark	mittel	gering
stark		2,17	2,02
mittel	< 0,025		0,30
gering	0,025	> 0,25	

signifikant (p kleiner bzw. gleich 0,025; einseitiger t-Test), zwischen den mittel und den gering isolierten Populationen nicht signifikant ($p > 0,25$; Tab. 3). Die mittlere Heterozygotie der Populationen des Berglandes ist geringer (4,3 Prozent) als in der Moorniederung (5,4 Prozent).

Mit Hilfe einer Kovarianzanalyse wurde die Abhängigkeit der genetischen Abstände der Populationen (abhängige Variable) an neun Transekten des Untersuchungsgebietes verglichen mit dem topographischen Abstand als unabhängiger Variable. Als Kovariaten gingen die Landnutzungen Acker, Grünland, Wald, Siedlung, Eisenbahn, Autobahn und Straßen in die Berechnungen ein. Es zeigt sich, daß die Verkehrswege (Eisenbahn, Autobahn und sonstige Straßen) in einem mittleren Entfernungsbereich zwischen 400 und 1500 Metern einen signifikanten Einfluß auf die genetischen Abstände ausüben. Dies bedeutet, daß die Populationen einander genetisch unähnlicher sind, je mehr Verkehrswege zwischen ihnen liegen.

Daß Straßen die Isolation fördern, wurde somit einerseits durch die Ergebnisse der Heterozygotie-Betrachtungen bestätigt. Entsprechende Ergebnisse zeigten sich bereits in früheren Untersuchungen (REH 1988, 1989, REH & SEITZ 1990). Andererseits hat auch die Kovarianzanalyse gezeigt, daß Verkehrswege die genetischen Abstände zwischen Populationen vergrößern. Im Falle der Autobahnen und Straßen ist eine direkte Schädigung der Populationen durch den Verkehr denkbar, kaum hingegen bei der Eisenbahn. Telemetrische Untersuchungen (DOEPNER 1990, SEITZ et al. 1992) machten jedoch wahrscheinlich, daß die Topographie von Dämmen, auf denen die Verkehrswege verlaufen, als Ursache für die Isolationseffekte verantwortlich sind, da die untersuchten Individuen in keinem Fall die steilen Böschungen hinaufkletterten.

2.3 Konsequenzen für den Artenschutz

Im Hinblick auf die Planung von Biotopsystemen muß zumindest für *Rana temporaria* oberstes Ziel sein, die Vielzahl kleiner Laichgewässer in der Landschaft zu erhalten oder wiederherzustellen. Wie der Vergleich zweier unterschiedlich strukturierter Naturräume wie Moorniederung und Bergland zeigt, wirken sich eine hohe Gewässerdichte und damit einhergehend eine große Abundanz einer Tierart vorteilhaft auf deren genetische Struktur aus. Zahlreiche kleine Tümpel sind daher von größerer Bedeutung für den Grasfrosch als wenige große Landschaftsweiher oder gar Fischteiche. Verkehrswege müssen für wandernde Amphibien passierbar gemacht werden, etwa durch den Bau von Tunneln. Auf die Anlage zusätzlicher Ver-

kehrsweg ist zu verzichten. Wo sie dennoch gebaut werden, sind Trassen zu bündeln und durch Tunnels bzw. Ersatzgewässer die nachteiligen Auswirkungen des Eingriffes abzuschwächen.

In der Vergangenheit wurde aus Naturschutzkreisen immer wieder die Einrichtung möglichst großflächiger Schutzgebiete gefordert, da in großen Lebensräumen die Mortalitätsrate einer Art kleiner ist als in kleinen Flächen (DIAMOND 1984). Bezogen auf den Grasfrosch kann diese 'SLOSS'-Diskussion (Single Large Or Several Small areas) dahingehend beantwortet werden, daß diese Amphibienart weniger von einzelnen großen Flächen profitiert, als vielmehr durch ein Netz von Laichgewässern. Diese können durchaus auch sehr klein und ephemere sein, wie die voranstehenden Ergebnisse zeigen. Ein Verbund von Biotopen ist deshalb von großer Bedeutung, weil hierdurch gewährleistet werden kann, daß im Fall einer lokal begrenzten Katastrophe nicht alle Tiere aussterben, sondern ein bestimmter Anteil überlebt und als Gründerpopulation wieder den Aufbau einer neuen Population an einem benachbarten Ort einleiten kann (DIAMOND 1976). In der Praxis der Biotopvernetzungsplanung müssen daher landesweite, regionale und lokale Schutzkonzepte aufeinander abgestimmt sein.

3. Feuersalamander (*Salamandra salamandra* L., 1758)

Der Feuersalamander gilt als Charakterart bewaldeter Mittelgebirge (z. B. BARTMANN et al. 1983) mit Präferenz für Laubwald (z. B. KLEWEN 1991). Seine Larven setzt er in der Regel in schnell fließende Bäche ab, gelegentlich werden jedoch auch im Wald befindliche stehende Gewässer (z. B. Tümpel, Gräben, Wildsuhlen etc.) genutzt. In Mitteleuropa dauert die Larvalentwicklung 3-4 Monate. Mit 3-4 Jahren sind junge Salamander geschlechtsreif. Ihre Lebenserwartung beträgt im Freiland bis zu 20 Jahre (FELDMANN 1987) und in Gefangenschaft bis zu 50 Jahre. Eine Zusammenfassung des derzeitigen Wissensstandes über den Feuersalamander bietet KLEWEN (1991). THIESMEIER-HORNBERG (1988) veröffentlichte eine erste umfassende Untersuchung zur Ökologie der Larven.

3.1 Material und Methode

In den Jahren 1986 bis 1990 wurden Stichproben von 30 Populationen des Feuersalamanders aus Rheinland-Pfalz biochemisch untersucht (insgesamt 1593 Larven). Von diesen wurden 13 im Bereich der linksrheinischen Kleinstadt Boppard (MTB 5711) zu einem separaten, kleinräumigen Untersuchungsgebiet zusammengefaßt und für Auswertungen auf höherem räumlichen Niveau gepoolt.

Mit Hilfe der horizontalen Stärkegelelektrophorese und anschließender Enzymfärbungen wurden aus Schwanzspitzenhomogenaten der Larven 14 Genorte untersucht und die Frequenzen der dort exprimierten Allele bestimmt. Die hieraus berechneten genetischen Distanzen ('standard genetic distance' nach NEI 1972) dienten als Maß für die Differenzierung der Populationen.

Ausführliche Beschreibungen der untersuchten Populationen sowie der angewandten Labor- und Auswertmethoden finden sich bei VEITH (1991).

Tab. 4: Mittelwerte und Standardabweichungen der genetischen Distanz sowie der Indices D_N/D_{GW} und D_N/D_{GL} von Populationsgruppen des Feuersalamanders, die durch die Zahl trennender Flüsse charakterisiert sind.

Means and standard deviations of Nei's standard genetic distance (D_N) and the indices D_N/D_{GW} and D_N/D_{GL} of groups of fire salamander populations that are characterized by the number of separating rivers.

	Anzahl trennender Flüsse					
	0		1		2	
Distanz-Wert	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
D_{GW} [km]	82,7	49,6	88,8	45,0	105,8	37,6
D_{GL} [km]	25,6	12,1	37,5	19,4	51,9	16,8
D_N	0,002	0,002	0,004	0,004	0,006	0,006
$D_N/D_{GW} \cdot 10^3$	0,028	0,040	0,058	0,066	0,063	0,062
$D_N/D_{GL} \cdot 10^3$	0,074	0,082	0,123	0,124	0,116	0,110

3.2 Ergebnisse und Diskussion

Im Raum Boppard (kleinsträumig) läßt sich mittels multivariater Verfahren (multiple Regressionsanalyse, einfaktorielle Kovarianzanalyse) kein Einfluß von Wasserscheiden, Straßen und Bahnlinien auf die genetische Differenzierung der Populationen nachweisen.

Demgegenüber zeigen mehrere kleinräumig durchgeführte statistische Auswertmethoden (univariat: lineare Regressionsanalyse mit $r = 0,352$ und $p_r < 0,001$; t-Test (siehe Tab. 4); multivariat: multiple Regressionsanalyse, einfaktorielle Varianzanalyse mit $F = 9,437$ und $p_F < 0,001$) übereinstimmend, daß die genetischen Unterschiede zwischen Populationen mit der Zahl der zwischen ihnen liegenden Flüsse zunehmen. Flüsse von der Größe der Mosel und des Rheins können demzufolge als starke Ausbreitungsbarrieren für den Feuersalamander angesehen werden.

Eine auf kleinräumigem Niveau durchgeführte lineare Korrelationsanalyse zwischen der genetischen Distanz als abhängige Variable und den beiden geographischen Distanzen, welche die potentiellen Wanderrichtungen zwischen zwei Populationen repräsentieren (D_{GW} = Individuen- und Genaustausch entlang der zwei Populationen verbindenden Fließgewässer und D_{GL} = Individuen- und Genaustausch über Land, d. h. über Wasserscheiden hinweg), als unabhängige Variablen zeigt deutlich, daß die Migration über Land von größerer und statistisch signifikanter (1 %-Niveau) Bedeutung für den Individuen- und Genaustausch zwischen den Populationen ist.

Die relativ geringe Bedeutung des Genaustausches entlang der Gewässer erstaunt zunächst, wenn man bedenkt, daß allein durch Larvendrift Ortsveränderungen von Feuersalamandern entlang der Gewässer häufig verursacht werden (vgl. THIESMEIER & SCHUHMACHER 1990). Da jedoch verdriftete Larven meist in das Epirithral der Bäche gelangen und dort einer massiven Prädation durch Forellen unterliegen (vgl. z. B. THIESMEIER-HORNBERG 1988), sinkt ihre Überlebenswahrscheinlichkeit gegen Null. Zudem kann man Kompensationswanderungen verdrifteter Larven gegen die Strömung der Bäche weitgehend ausschließen (THIESMEIER & SCHUHMACHER 1990). Auch eine Migration metamorphosierter Tiere entlang der Gewässer dürfte schon deshalb von geringer Bedeutung für den Genaustausch sein, weil die hierbei zurückzulegenden Strecken ca. 2,5 mal größer sind als die Wege, die über Land zurückgelegt werden müssen (vgl. VEITH 1991).

Eine Schätzung der Stärke des Genflusses nach der Methode von NEI (1975) zwischen jeweils zwei Populationen des Feuersalamanders ergab die höchste bisher bei Urodelen geschätzte Migrationsrate (vgl. VEITH 1991). Demzufolge besteht zwischen zwei Populationen der kleinräumigen Ebene (Boppard) ein Austausch an erfolgreich reproduzierenden Individuen von ca. 13 pro Generation; auf der kleinräumigen Ebene sind dies im Durchschnitt fünf Individuen je Generation.

Auch für diese bemerkenswerte Stärke des Genaustausches lassen sich Erklärungen finden, die in den Besonderheiten der Biologie dieser Art begründet sind. (1) Die Individuendichte von Populationen des Feuersalamanders ist in der Regel sehr hoch (vgl. z. B. JOLY 1968, FELDMANN & KLEWEN 1981, KLEWEN 1985). Die Wahrscheinlichkeit, daß einzelne Individuen eine Population verlassen und in eine Nachbarpopulation immigrieren ist demnach hoch. (2) Feuersalamander können sehr alt werden (z. B. SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1969, BÖHME 1979, WARBURG 1986, FELDMANN 1987), d. h. einmal immigrierte Individuen besitzen über einen langen Zeitraum die Möglichkeit, durch reproduktiven Erfolg zum Genfluß beizutragen.

3.3 Konsequenzen für den Artenschutz

Der Erhalt einzelner Populationen des Feuersalamanders setzt voraus, daß sowohl die Laichhabitate als auch die Landlebensräume der metamorphosierten Tiere in einer ausreichenden Qualität erhalten bleiben. Die Wasserqualität der meist kleinen und fischfreien Fließgewässer sollte demnach ebenso Schutzziel sein wie die Bestockung der umliegenden Wälder mit Laubhölzern.

Ein auf den Erhalt von evolutionsfähigen Populationsverbundsystemen ausgerichteter Artenschutz muß jedoch auch die Erhaltung von Strukturen anstreben, die für die Migration der Individuen von Bedeutung sind. Die voranstehend beschriebenen Ergebnisse bezüglich der Wege des Genaustausches (in Abbildung 3 schematisch dargestellt) konnten zeigen, daß im Falle des Feuersalamanders die Interhabitaträume von entscheidender Bedeutung für den Genaustausch zwischen Populationen sind; eine Vernetzung der Populationen nur über die sie verbindenden Fließgewässer ist nicht ausreichend, zumal letztere heute in der Regel im Unterlauf überbaut bzw. verrohrt sind oder direkt in Fließgewässer münden, die als (Über-) Lebensraum für Larven nicht geeignet sind (z. B. Rhein, Mosel).

Aufgrund der Habitatsprüche des Feuersalamanders (vgl. KLEWEN 1991) muß daher gefordert werden, daß eine großflächige Umwandlung von Laub- in Nadelwälder oder von Wäldern in Flächen für Landwirtschaft, Verkehr und Siedlungen zu unterbleiben hat, um den Genaustausch zwischen den Populationen nicht zu behindern oder gar zu unterbinden.

4. Zusammenfassung

Im Rahmen eines Forschungsprojektes zur Beurteilung der Auswirkung natürlicher und anthropogener Landschaftsstrukturen auf die in ihr lebenden Tierpopulationen wurden populationsbiologische Untersuchungen mit genetischem Schwerpunkt an den Amphibienarten Grasfrosch (*Rana temporaria*; Leitart flacher Stillgewässer) und Feuersalamander (*Salamandra salamandra*; Leitart fließender Gewässer) durchgeführt.

Beim Grasfrosch wurde die zeitliche Dynamik der Populationsgrößen (gemessen anhand der Laichballen), die räumliche Verteilung der Populationen, die Habitatwahl sowie die genetische Struktur der Populationen in Abhängigkeit von Umweltstrukturen untersucht. Beim Feuersala-

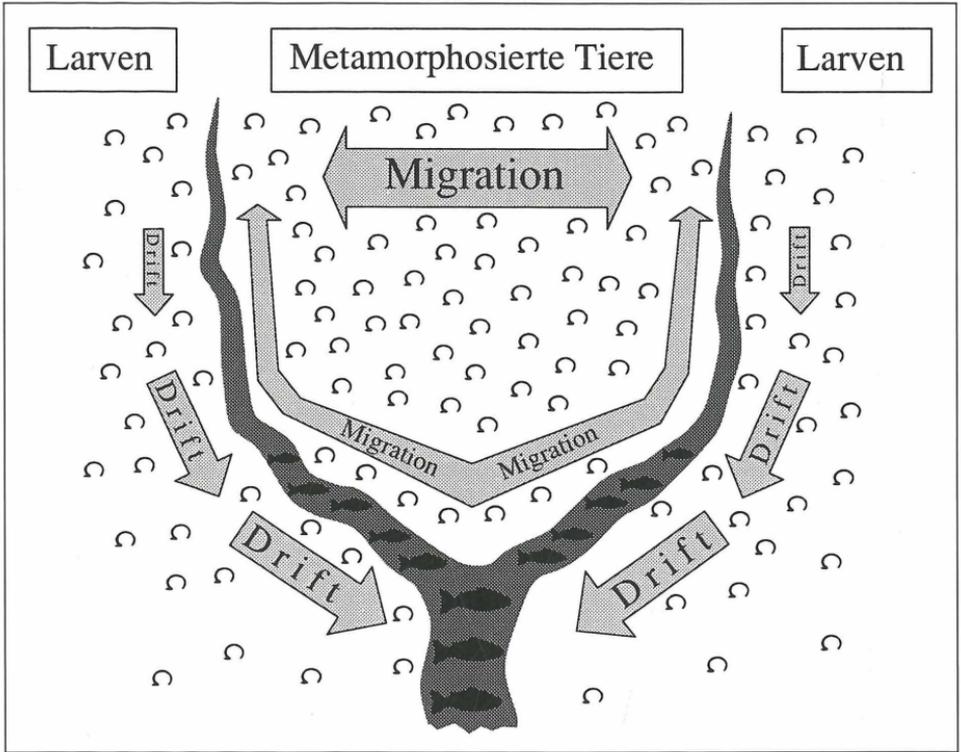


Abb. 3: Austausch von Individuen des Feuersalamanders zwischen zwei benachbarten Bächen.
Exchange of individuals of fire salamander between to neighbouring mountain brooks.

mander wurde ebenfalls die genetische Struktur der Populationen in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltstrukturen sowie Wege und Stärke des Genflusses zwischen Populationen analysiert.

Die aus den Ergebnissen abgeleiteten Konsequenzen für den Artenschutz zeigen, daß moderne genetische Methoden einen bedeutenden Beitrag zum Artenschutz zu leisten vermögen.

5. Danksagung

Die Veröffentlichung basiert auf einer Untersuchung, die im Auftrag des Landesamtes für Umweltschutz und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz, Oppenheim, durchgeführt wurde.

6. Literatur

- ASHBY, K. R. (1969): The population ecology of a self-maintaining colony of the common frog (*Rana temporaria*). — J. Zool. **158**: 453-474.
- BARTMANN, W., DÖRR, L., KLEIN, R., TWELBECK, R., VEITH, M. (1983): Zur Bestandssituation der Amphibien Rheinhessens. — Mainzer Naturwiss. Arch., Beiheft **4**. Mainz.

- BÖHME, W. (1979): Zum Höchstalter des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758): Ein wiederentdecktes Dokument aus der Frühzeit der Terraristik. — *Salamandra* **15** (3): 176-179.
- COOKE, A. S. (1974): Spawn site selection and colony size of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*). — *J. Zool.* **175**: 29-38.
- DIAMOND, J. M. (1976): Island biogeography and conservation: Strategy and limitations. — *Science* **193**: 1027-1029.
- DIAMOND, J. M. (1984): »Normal« Extinctions of Isolated Populations. — In: NITECKI, M. H. (Hrsg.): Extinctions. The University of Chicago Press, S. 191-246. Chicago and London.
- DOEPNER, U. (1990): Migration beim Grasfrosch (*Rana temporaria* L.). Untersuchung an zwei Populationen in der Saarpfälzischen Moorniederung. — Unveröff. Examensarbeit, Mainz, 128 S.
- FELDMANN, R. (1987): Überwinterung, Ortstreue und Lebensalter des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris*. Schlußbericht einer Langzeitstudie. — *Jb. Feldherpetol.* **1**: 33-44.
- FELDMANN, R. & R. KLEWEN (1981): Feuersalamander — *Salamandra salamandra terrestris* (Lacépède 1788). — In: FELDMANN, R. (Hrsg.), Die Amphibien und Reptilien Westfalens, Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen **43** (4): 30-44.
- GROSSENBACHER, K., HERRMANN, H.-J. & J. RYSER (1988): Bibliographie des Grasfrosches (*Rana temporaria* L.). — Veröff. naturhist. Mus. Schleusingen **3**: 75-91.
- 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.
- HERAN, I. (1983): A contribution to the problem of territoriality in the common frog (*Rana temporaria* Linne, 1758). — *Ekologia (CSFR)* **2** (1): 5-24.
- HEUSSER, H. (1970): Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. — *Salamandra* **6**: 80-87.
- JOLY, J. (1968): Données écologiques sur la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). — *Ann. Sci. Nat. Zool.* **12**: 301-366.
- KLEWEN, R. (1985): Untersuchungen zur Ökologie und Populationsbiologie des Feuersalamanders, *Salamandra salamandra terrestris* (Lacépède 1788), an einer isolierten Population im Kreise Paderborn. — Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westfalen **47** (1): 1-51.
- KLEWEN, R. (1991): Die Landsalamander Europas, Teil 1. — Die Neue Brehm-Bücherei Bd. **584**, Wittenberg-Lutherstadt (Ziemsen).
- LOMAN, J. (1981): Spacing mechanisms in a population of the common frog, *Rana temporaria*, during the non-breeding period. — *Oikos* **37**: 225-227.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. — *Amer. Nat.* **106**: 283-292.
- NEI, M. (1975): Molecular population genetics and evolution. — North Holland Publ. Co., Amsterdam.
- REH, W. (1988): Populationsgenetische Untersuchungen am Grasfrosch (*Rana temporaria* L.; Amphibia: Anura: Ranidae) in der Saarpfälzischen Moorniederung. Grundlage zur Konzeption eines »Vernetzten Biotopsystems«. — unveröff. Diplomarbeit, Mainz, 123 S.
- REH, W. (1989): Investigations into the influence of roads on the genetic structure of populations of the common frog *Rana temporaria*. — In: LANGTON, T. E. S. (Hrsg.): Amphibians and roads. Proceedings of the Toad Tunnel Conference, Rendsburg, Federal Republic of Germany, S. 101-103. Shefford (ACO Polymer Products Ltd.).
- REH, W. (1991): Populationsbiologische Untersuchungen am Grasfrosch (*Rana temporaria* L., 1758). — Dissertation, Mainz, 104 S.

- REH, W. & A. SEITZ (1990): The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog, *Rana temporaria*. — Biol. Conserv. **54**: 239-249.
- SAVAGE, R. M. (1961): The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). — London (Pitman & Sons Ltd.).
- SCHMIDTLER, J. J. & J. F. SCHMIDTLER (1969): Ein Feuersalamander (*Salamandra s. terrestris*) 43 Jahre lang in Gefangenschaft. — Salamandra **5**: 71.
- SEITZ, A., FALLER-DOEPNER, U. & W. REH (1992): Radio-tracking of the common frog (*Rana temporaria*). — In: PRIEDE, I. G. & S. M. SWIFT (Hrsg.): Wildlife telemetry. Proceedings of the 4th European Conference on Wildlife Telemetry, Chicester (Ellis Horwood).
- THIESMEIER-HORNBERG, B. (1988): Zur Ökologie und Populationsdynamik des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra terrestris* Lacépède 1788) im Niederbergischen Land unter besonderer Berücksichtigung der Larvalphase. — Dissertation, Essen.
- THIESMEIER, B. & H. SCHUHMACHER (1990): Causes of larval drift of the fire salamander, *Salamandra salamandra terrestris*, and its effect on population dynamics. — Oecologia **82** (2): 259-263.
- VEITH, M. (1991): Genetische und morphologische Differenzierung von Populationen des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra* L., 1758) auf unterschiedlich dimensionierten räumlichen Niveaus. — Dissertation, Mainz, 159 S.
- VERRELL, P. A. & T. R. HALLIDAY (1985): Autumnal migration and aquatic overwintering in the common frog, *Rana temporaria*. — Brit. J. Herpetol. **6**: 433-434.
- WARBURG, M. R. (1986): A relic population of *Salamandra salamandra* on Mt. Carmel: A ten-year study. — Herpetologica **42** (2): 174-179.
- WILCOVE, D. S., MC LELLAN, C. H. & A. P. DOBSON (1986): Habitat fragmentation in the temperate zone. — In: SOULE, M. E. (Hrsg.): Conservation biology, S. 237-256. Sunderland, Massachusetts (Sinauer Associates Inc.).

Anschriften der Verfasser:

Dr. WOLFGANG REH*)
Dr. MICHAEL VEITH
Prof. Dr. ALFRED SEITZ
Institut für Zoologie der Universität Mainz
Abteilung Populationsbiologie
Saarstraße 21, D(W)-6500 Mainz

*) aktuelle Anschrift:

L. A. U. B., Gesellschaft für Landschaftsanalyse und Umweltbewertung m. b. H. Mainz,
Kaiserstraße 55, D(W)-6500 Mainz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz, Beihefte](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Reh Wolfgang, Veith Michael, Seitz Alfred

Artikel/Article: [Zur Auswirkung natürlicher und anthropogener Landschaftsstrukturen auf Amphibienpopulationen 135-145](#)