

Phoretische Verbreitung der Muschelkrebsart *Cyclocypris ovum* (Crustacea: Ostracoda) durch Amphibien: Fördernde ökologische und ethologische Faktoren

Phoretic dispersal of *Cyclocypris ovum* (Crustacea: Ostracoda) by amphibians: Promoting ecological and ethological factors

BERNHARD SEIDEL

KURZFASSUNG: Die Phoresie der Muschelkrebsart *Cyclocypris ovum* auf Amphibien konnte bisher nur an zwei temporären Kleingewässern in Niederösterreich nachgewiesen werden. Hohe Variabilität des Wasserstandes und/oder reicher Pflanzenbewuchs der Tümpel fördern das phoretische Verhalten. Als Transportwirt diente vorwiegend die in den entsprechenden Biotopen des Untersuchungsgebietes dominierende Gelbbauchunke, *Bombina variegata*. Der Kolonisationserfolg der Ostracoden, die sich im Gewässer vorwiegend in Substratnähe aufhalten, erscheint in erster Linie von der Wahrscheinlichkeit des interspezifischen Kontaktes und damit von der Verteilung der Unken in den Tümpeln sowie zweitens vom Wanderverhalten der Unken abhängig. Regenfälle führen einerseits zu erhöhter Anheftungsaktivität der Muschelkrebse und bedingen andererseits, indem sie bei den Unken Fortpflanzungsphasen und damit Revierbildung einiger weniger dominanter Männchen in Gewässermitte auslösen, Verdrängung der Mehrzahl der Männchen in die seichten und/oder bewachsenen Randzonen des Gewässers, wo hohe Kontaktwahrscheinlichkeit mit *C. ovum* herrscht. Weiters tendieren unterlegene Männchen vermehrt zur Abwanderung. Als Folge dieser interspezifischen Interaktionen kommt es zu einer massiven Ostracoden-Besiedlung insbesondere der nahegelegenen Regentümpel.

ABSTRACT: Phoresis of the ostracodean species *Cyclocypris ovum* on amphibians has been observed at two temporary pools in Lower Austria. This phenomenon most frequently occurred under conditions of highly varying water content and/or rich water vegetation. In such pools the Yellow Bellied Toad, *Bombina variegata*, is the only abundant amphibian species throughout the activity period and, therefore, functions as the main transporting host. The success of colonization of the ostracodeans, which in the pools mainly can be found living near the substratum, depends, firstly, on the dispersal of the toads within the pools (for interspecific contact) and, secondly, on the migratory habits of the toads. The investigations showed that rainfall triggers a higher attachment activity in the ostracods, and is initiating spawning phases of the toads, which lead to territorial behaviour of a few males in the centre of the breeding sites. These superior males drive the mass of the male individuals into the shallow and/or overgrown parts with high probability of contact with *C. ovum*. Furthermore, it seems that especially the inferior males tend to migrate. As a consequence of these interspecific aspects there is a massive ostracodean colonization especially of rain puddles in the surrounding of the toad's breeding pools.

KEYWORDS: Phoresis, Ostracoda, Amphibia, *Bombina variegata*, *Rana lessonae*, *Cyclocypris ovum*, ecology, Austria

EINLEITUNG

Marine Muschelkrebse (Ostracoda) besiedelten in der Folge permanente limnische Gewässer. Davon ausgehend kolonisierten nur wenige Arten hier auch temporäre Wasserstellen (HUTCHINSON 1967). Entsprechend dem kurzen zeitlichen Rahmen der Wasserführung entwickelten diese Kleinkrebse eine Reihe von Anpassungen, wie z. B. rasche Generationenfolge, oft mit parthenogenetischer Fortpflanzung (HOFF 1943), sowie als Austrocknungsschutz äußerst widerstandsfähige Schutzhüllen für Dauerciern (KESSLING 1951).

Die Tendenz insbesondere kleiner temporärer Gewässer, infolge der natürlichen Sukzession relativ rasch zu verlanden, blieb aber ein limitierender Faktor für die Populationen, da es den einzelnen Muschelkrebs-Individuen unmöglich ist, neu entstandene Tümpel durch aktive Fortbewegung über Land zu besiedeln. Eine rein passive Verfrachtung (etwa an Beinen von Wasservögeln klebend, als Dauerstadien durch Wind verdriftet oder im Enddarmbereich von Fröschen lebend) war bisher die Erklärung für die Tatsache, daß in fast allen Tümpeln dennoch Muschelkrebse vorkommen (LOWNDES 1930; MAGUIRE 1963; LÖFFLER & LEIBETSEDER 1966).

In einem ökologischen Modell von WIGGINS & al. (1980), das eine Unterscheidung verschiedener Lebens- und Überlebensstrategien von Tiergruppen temporärer Wasserbereiche vornimmt, wird aktive Verbreitung (z.B. bei Amphibien) besonders hoch bewertet; Tiere ohne entsprechende Fähigkeiten werden einer niederen, "primitiven" Gruppe zugeordnet, so auch kollektiv die Unterklasse der Ostracoda.

Ein Verhalten, das es den am Land unbeweglichen Muschelkrebsen ermöglicht, mit Hilfe aktiver vorübergehender Benutzung von Transportwirten (Phoresie) andere aquatische Lebensräume zu erreichen, wie es z. B. in verschiedenen Milbenfamilien der Fall ist (SMITH & OLIVER 1976), war hier bisher unbekannt. Die Komplexität solcher zwischenartlicher Vergesellschaftungen zeigt SCHALLER (1960) an Hand einiger Beispiele, mit denen er die vielfältigen ökologischen, ethologischen und stammesgeschichtlichen Zusammenhänge von phoretischen Verhaltensweisen vergleichend beschreibt und analysiert.

1984 wurde eine phoretische Vergesellschaftung von Ostracoden der Art *Cyclocypris ovum* und Amphibien an temporären Kleingewässern im Waldviertel (Niederösterreich) erstmals festgestellt (SEIDEL 1989) (Abb. 1). Danach sind diese Ostracoden nach dem Gruppenkonzept von WIGGINS & al. (1980) nunmehr höher einzustufen. Die Vorteile dieses phoretischen Verhaltens gegenüber anderen Muschelkrebsen zeigen sich auch ganz offensichtlich darin, daß *C. ovum* zu den häufigsten, also wohl erfolgreichsten Süßwasserostracoden gehört (KLIE 1938). Es erscheint möglich, daß neben Amphibien auch andere Wirte - etwa Vögel - aktiv befallen werden können.

Phoresie von *Cyclocypris ovum* auf Amphibien wurde von mir bisher nur in zwei Arealen gefunden. In beiden Fällen handelte es sich um kleine, sonnenbeschienene temporäre Tümpel. Diese Art von temporären Kleingewässern weist sich als bevorzugter Lebensraum der Gelbbauchunke, *Bombina variegata*, aus, die an diesen Stellen hochdominant ist. In Schlammtümpeln bei Deggendorf (Bayern) beobachtete WEBER (pers. Mitt., September 1990) ebenfalls phoretische Ostracoden auf Gelbbauchunken.

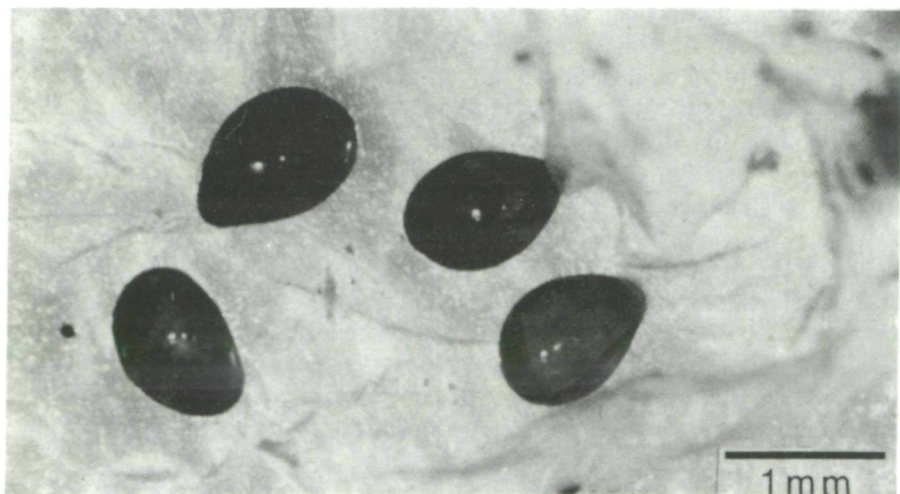


Abb. 1: Phoretische Muschelkrebse halten sich an einem gehäuteten Unkenhemd fest, indem sie eine Hautfalte zwischen ihre Schalen klemmen.

Fig. 1: Phoretic ostracods still keeping a fold of moulted toad's skin between their shells.

Es stellte sich die Frage, ob es zwischen ökologisch unterschiedlichen temporären Tümpeln (Größe und Profil des Wasserbeckens, Wasservegetation) feststellbare Unterschiede in den Befallsraten mit Ostracoden gibt.

Zur Ökologie und Lebensweise der Gelbbauchunke stehen bisher nur Berichte kurzer Freilanduntersuchungen von eher konstanten Habitaten zur Verfügung (BESKOV & JAMESON 1980; BARANDUN 1986, in Druck); andere relevante Arbeiten stammen hauptsächlich aus semiquantitativen Freilandbeobachtungen oder aus Gefangenschaftshaltung (BIRKENMEIER 1948; KAPFBERGER 1984). Als Basis der Analyse des interspezifischen Verhaltens von Muschelkrebsen und den häufigsten Transportwirten, den Gelbbauchunken, *Bombina variegata*, (Molche und Frösche sind in temporären Gewässern des Untersuchungsgebietes selten und spielen deshalb für die Ostracodenverbreitung nur eine untergeordnete Rolle) dient eine eigene Populationsstudie an Gelbbauchunken (SEIDEL 1987, 1988, 1990).

MATERIAL UND METHODEN

Quantitative Untersuchungen über die phoretische Beziehung zwischen Muschelkrebsen und Amphibien finden seit 1984, parallel zu einer Populationsstudie an Gelbbauchunken, in einem aufgelassenen Steinbruch bei Ottenstein am Kamp (48°36' N, 15°21,5' E; 445 m bis 520 m Seehöhe) statt, die 1984, 1985 und 1986 intensiv, 1988 und 1989 stichprobenartig mit insgesamt mehr als 150 Bearbeitungstagen im Gelände durchgeführt wurde. Das Areal des ehemaligen Steinbruches und seines Amphibiencinzugsgebietes umfaßt etwa 80000 m². Vier markante Gesteinsabbauebenen, die übereinanderliegend durch bis zu 23 m hohe, senkrechte Felswände getrennt sind, bilden das Zentrum des Geländes. Auf den Terrassen bzw. auf den Verbindungswegen kommt es durch Oberflächenstau nach Niederschlägen oder durch austretendes Oberflächenwasser bei Hanganschnitten zur Bildung von kleinen Tümpeln mit unterschiedlichen ökologischen Bedingungen (Abb. 2a). Die räumliche Trennung der Tümpel durch die Felsstrukturen ermöglichte vergleichendes Arbeiten auf einem relativ kleinen Gebiet; so waren etwa die Ortsbeziehungen der Gelbbauchunken durch diese vorgegebene räumliche Situation besonders gut zu untersuchen.

Die Tümpel sind nach ihrer Lage auf den jeweiligen Ebenen mit 1 bis 4 bzw. innerhalb einer Ebene von Norden nach Süden in alphabetischer Reihenfolge bezeichnet (Abb. 2a); ausgenommen davon sind neuentstandene Tümpel (z. B.

bezeichnet 2C das dritte Gewässer von Norden kommend auf der zweiten Ebene, 3D den vierten Tümpel auf der dritten Ebene; 2M auf der Höhe von 2H ist neuentstanden) (Abb. 2b).

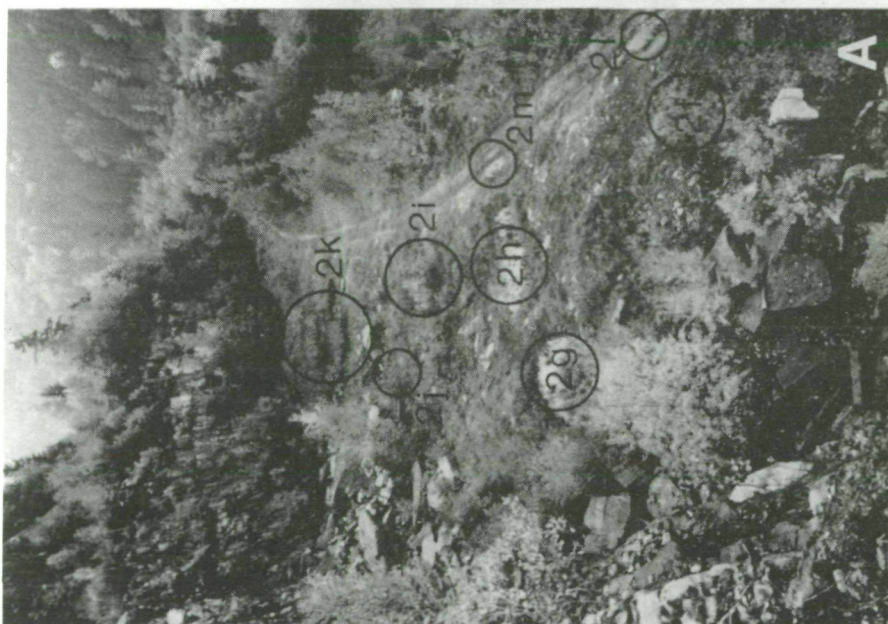
Der Fundort, an dem phoretische Muschelkrebse auf Gelbbauchunken über das eigentliche Untersuchungsgebiet hinaus ein weiteres Mal festgestellt werden konnten, jedoch nicht weiter untersucht wurden, liegt auf einem Zufahrtsweg zu dem Steinbruch "Loja" bei Metzling/Donau (48°12' N; 15°06' E; Seehöhe ca. 360 m). Dieses Vorkommen wurde im Sommer 1987 entdeckt, die Wasserstellen wurden seither aber mehrmals eingeebnet, oder das Wasser abgeleitet, sodaß derzeit nur noch Reste der Tümpel zu finden sind.

In den Jahren 1984 und 1985 wurden 1054 adulte Unken (dies waren 91% der berechneten Adultpopulation) durch Fotografien ihrer Bauchfleckung individuell erkennbar gemacht. Die Befallsintensität, die makroskopisch feststellbar ist und mit 0, ≤ 10 und > 10 Ostracoden pro Amphibium protokolliert wurde, sowie weitere Parameter wie Ort und Zeit des Fanges konnten einer gefangenen Unke durch die individuelle Unterscheidungsmöglichkeit genau zugeordnet werden.

Mittels Cluster-Analyse (SPSSX, Ward Methode, Option - Cosine; SCHUBÖ & ÜHLIGER 1984) wurde die Übereinstimmung von nach ökologischen Charakteristika gruppierten Tümpeln mit der Rate befallener und nichtbefallener, in ihnen jeweils gefangener Unken überprüft (Abb. 3); unmittelbar aneinander grenzende Tümpel wurden dabei zusammengefaßt.

ERGEBNISSE

Die Untersuchungen (Abb. 3) zeigten relativ geringe Befallsraten in größeren und stabileren Gewässern (Tümpel 2K und 3D); dort werden die Gelbbauchunken, die sich hauptsächlich an der Wasseroberfläche aufhalten, weniger befallen, da sich die Muschelkrebse in der Regel nur knapp über dem Substrat schwimmend fortbewegen. Unterschiede in den Befallshäufigkeiten wurden auch zwischen Bereichen verschiedener (edaphischer) Strukturen innerhalb größerer Tümpel festgestellt. Die Tümpel 2ABC, 3AB, 1B weisen eine hohe Instabilität und einen hohen Anteil von Wasservegetation auf. 2L und 2M sind neuentstandene Lacken, ebenso haben sich große Teile von 2H neu gebildet, woraus sich erklärt, daß hier sehr geringer Befall festzustellen war, wobei die



auf Unken sitzenden Ostracoden teilweise von Nachbartümpeln stammen dürften (Abb. 2a).

Für erfolgreiche Kolonisationsversuche der Kleinkrebse ist die Häufigkeit des Zusammentreffens mit einem Transportwirt von primärer Bedeutung. Gleichzeitig sollte mit diesem Kontakt nach Möglichkeit eine entsprechende Bereitschaft des Transportwirtes zur Mobilität gekoppelt sein. Da das Phoresiephänomen bisher nur in den Präferenzgewässern der Gelbbauchunken festgestellt wurde, erscheint die Annahme berechtigt, daß sich die Befallsaktivität der Muschelkrebse an bestimmte Verteilungsmuster von *Bombina variegata* angepaßt, bzw. mit Zeiten erhöhter Wanderaktivität der Unken synchronisiert haben könnte. Folgende Beobachtungen erhärteten die Hypothese einer engen parallelen Entwicklung des Phoresieverhaltens der Muschelkrebse mit der Lebensweise der Unken:

Während hoher, durch Regenfälle verursachter Tümpelwasserstände war die relative Befallsaktivität der Ostracoden besonders hoch (SEIDEL 1989). Im Extremfall setzten sich 87 *C. ovum* innerhalb von 50 Minuten an einer Unke fest. Dabei wurden adulte Unkenmännchen prozentuell am häufigsten befallen. Als Erklärung dafür ergibt sich, daß Regenfälle, die hohe Wasserstände der Tümpel hervorrufen, wenige Tage dauernde Fortpflanzungstätigkeit der Unken auslösen, während derer die Territorienbildung weniger Unkenmännchen in den zentralen, tieferen Tümpelbereichen dazu führt, daß ein relativ höherer Ostracodenbefall bei den unterlegenen und in periphere, seichte Wasserstellen ausweichenden Konkurrenten erfolgen kann, da hier in der gesamten Wassersäule Ostracoden vorkommen. Dabei werden in Zusammenwirken mit der gesteigerten Anheftungsaktivität der Ostracoden relativ viele Unken befallen. Weiters rekrutieren sich aus diesen abgedrängten Unkenmännchen nachweislich

Abb. 2a: Untersuchungsgelände bei Ottenstein am Kamp; Tümpel auf der zweiten Steinbruchebene. (Abkürzungserläuterung siehe Material und Methoden).

Fig. 2a: Investigation area near Ottenstein at the River Kamp (Lower-Austria); pools at the second quarry level.

Abb. 2b: Untersuchungsgelände bei Ottenstein am Kamp mit 1990 im Bereich von Tümpeln angelegter Forstdeponie als Beispiel der fortschreitenden Zerstörungen von Kleingewässern.

Fig. 2b: Investigation area near Ottenstein at the River Kamp showing deposits of forestry at pools of the first quarry level since 1990 as a typical example for devastation of small aquatic sites.

jene, die in gesteigertem Maß von den Laichtümpeln in umliegende Areale abwandern bzw. Tümpel neu besiedeln.

Im Untersuchungsgebiet bei Ottenstein wurde ein Tümpel künstlich angelegt und mehrere Tage hindurch mit Wasser vom naheliegenden Dobra-Stausee wasserführend gehalten, um das Auffinden neuer Wasserstellen durch Unken zu untersuchen. Aber erst nach längeren Regenfällen waren drei Unken, ausschließlich Männchen, im Tümpel zu finden, wobei eines von ihnen Ostracoden trug. Es wird vermutet, daß diese Männchen aus dem in 20 m Entfernung vom Versuchstümpel gelegenen Unkenlaichplatz (1B), in dem die höchsten Befallsraten (79%, N = 263) festgestellt wurden, zugewandert waren. Auch wurden wiederholt verpaarte und mit Ostracoden besetzte Unken in frisch entstandenen Regenwasserlacken, wo noch keine Ostracodenpopulation existieren konnte, oder an Land, also in Bereichen gefunden, wo keine Befallsmöglichkeit existierte. Diese verpaarten Tiere müssen kurz vorher von einem Tümpel abgewandert sein, in dem die Muschelkrebse aufgefressen sind und wo auch die Verpaarung zustande gekommen war, da Unken sich nicht an Land verpaaren.

Wasserstellen

Standardisierter Abstand der Cluster

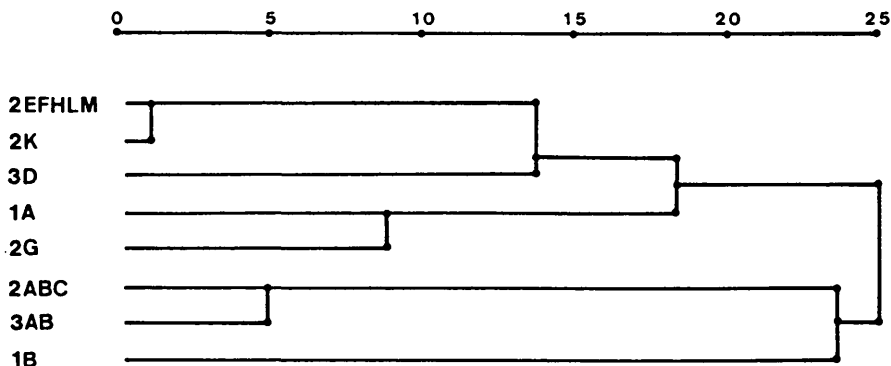


Abb. 3: Cluster-Analyse temporärer Tümpel nach prozentuellen Befallshäufigkeiten von Gelbbauchunken mit Muschelkrebsen; die Reihung der Tümpel verweist auf ökologische Unterschiede in der Wasserbeständigkeit, im Verhältnis bewachsener Wasserbereiche zu offener Wasserfläche und im Wasserbeckenprofil.

Fig. 3: Cluster of temporary pools using attachment-rates of Yellow-Bellied Toads with phoretic ostracods showing a ranking of the pools on ecological differences in water stability, relation of vegetation covered/not covered watersurface and profile.

Diesbezüglich scheinen drei nachfolgend näher diskutierte Fehlpaarungen erwähnenswert (zweimal jeweils zwei Unkenmännchen und einmal ein Unkenmännchen mit einem *Rana lessonae*-Individuum) sowie zwei am Land zwischen den Tümpeln 2F, 2G und 2H gleichzeitig gefundene "normale" Paare. Daß Paare, ohne die Umklammerung zu lösen, einen Laichtümpel verlassen und über Land wandern, muß bei Unken als Sonderfall des Paarungsverhaltens angesehen werden. Die hohe Befallsrate dieser Paare von über 80% (auch das *Rana lessonae*-Individuum war mit wenigen Ostracoden an den Schwimmhäuten der Hinterextremitäten befallen - der Erstnachweis des Befalls von Grünfröschen) deutet auf eine enge Verknüpfung dieser Verhaltensweise und der erfolgreichen Ostracodenphoresie hin.

DISKUSSION

In den temporären Tümpeln bei Ottenstein am Kamp kommen mehrere Ostracodenarten vor. In einer Probe aus 2K wurden Individuen von *Cyclocypris ovum*, *Cypridopsis* sp., *Cypria* (juv.), *Dolerocypris fasciata* und *Pseudocandona albicans* gefunden (leg. B. SEIDEL; det. D. DANIELOPOL, B. SEIDEL). Mit Hilfe von Amphibien, insbesondere der Gelbbauchunke, *Bombina variegata*, ist *Cyclocypris ovum* wahrscheinlich als einzige dieser Arten in der Lage, sich aktiv zu verbreiten. Die Beobachtung auffälliger Individuenansammlungen bei der Gattung *Cypridopsis* (DANIELOPOL & UIBLEIN, pers. Mitt.) könnte darauf hinweisen, daß auch andere, syntop vorkommende Muschelkrebsarten dieses Verhalten oder Vorstufen dazu besitzen.

Nachdem vor allem die Männchen der Gelbbauchunke als rasche Besiedler von neuentstehenden Wasserstellen gelten, und solche "Pionierstandorte" heutzutage meist nur mehr durch anthropogene Aktivitäten entstehen, kann auch *C. ovum* im weiteren Sinn als Kulturfolger bezeichnet werden.

Diese phoretische Vergesellschaftung stellt in der Häufigkeit, wie sie im Untersuchungsgebiet bei Ottenstein beobachtet wurde, einen neuen interspezifischen Aspekt für Amphibien dar (SEIDEL 1990); wegen ihrer Transportfunktion sind die Amphibien kleiner Gewässer als ein potentiell wichtiger Faktor für die Besiedelung von Tümpeln durch Kleinkrebse zu werten. Auch für Studien ökologischer Strategien limnischer Muschelkrebse eröffnet die Entdeckung dieses Verhaltens neue Fragestellungen.

Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß diese Phoresie vor allem unter den ökologischen Bedingungen von Kleinstgewässern - dem Präferenzhabitat der Gelbbauchunke - auftritt. Das phoretische Verhalten der Muschelkrebse ist offensichtlich an die für ihre Verbreitung relevanten Lebensreaktionen des Hauptträgerwirtes angepaßt.

Als Folge von Regenfällen entstehen im entsprechenden Gelände durch Bildung neuer Pfützen und vor allem durch Auffüllung kurzfristig beständiger Tümpel die für eine erfolgreiche Kolonisierung schließlich nötigen seichten Wasserstellen. Das plötzlich verfügbare Wasser ist aber auch als synchronisierender Faktor der phoretischen Beziehung anzusehen, denn mit ihm ist nicht nur ein Ansteigen der Befallsaktivität der Krebse verbunden (SEIDEL 1989, 1990), sondern es erhöht, indem es spezifische Verhaltensweisen bezüglich der Laichplatzorganisation bei den Unken auslöst, deren Kontaktwahrscheinlichkeit mit *C. ovum* und vermehrt schließlich die Wanderbereitschaft der Transporteure. Generell müssen alle Verhaltensabläufe der Amphibien, denen einer Abwanderung von einem Tümpel ein Aufenthalt im Zeitraum von etwa einer Stunde in Bereichen hoher Ostracodendichte (seichte Wasserstellen, Wasserpflanzenbestand) vorausgeht, im Hinblick auf die Ostracodenverbreitung als besonders bedeutungsvoll angesehen werden. In diesem Zusammenhang sind auch die am Ende des Ergebnisteiles erwähnten, befallenen Paare zu betrachten.

Es handelt sich dabei um Fehlpaarungen, bei denen das Individuum, das sich in der Position des Weibchens befindet, versucht, die Umklammerung des unerwünschten Partners abzustreifen; dies geschieht oft unter Zuhilfenahme von Pflanzen- oder Gesteinsstrukturen als mechanisches Widerlager, wobei seichte, vegetationsreiche Areale von Vorteil sein können; fallweise schleppen sich die Tiere dabei auch an Land.

Der von einem Unkenmännchen geklammerte Frosch zeigte fluchtartige, nach vorne ziehende Abwehrbewegungen; ebenso tun dies geklammerte Unkenmännchen oder paarungsunwillige Weibchen ("Chamäleonreaktion" nach BIRKENMEIER 1948). Solche Fehlpaarungen tragen somit gleichfalls zur Verbreitung phoretischer Muschelkrebse bei.

DANKSAGUNG: Ich danke den Herren F. SCHALLER und H. M. STEINER für die Leitung und Unterstützung bei dieser Arbeit. Herr D. DANIELOPOL, Herr J. S. PUHR und Herr R. WYTEK gaben Information und Ratschläge zur Ostracodenbiologie, zum Manuskript und zur Daten-

Phoretische Verbreitung der Muschelkrebsart *Cyclocypris ovum*

auswertung. Frau H. GRILLITSCH und Frau S. RIPL arbeiteten die Fotoabzüge aus. Die Kulturabteilung der Stadt Wien subventionierte die Untersuchung und der Verein für Biotop-Forschung und Biotop-Patenschaft steuerte eine Spende der Ersten Österreichischen Sparcasse bei.

Tabelle 1: Durch Regenfälle ausgelöste und synchronisierte Verhaltensweisen der Ostracodenart *Cyclocypris ovum* und ihres Haupttransportwirtes, *Bombina variegata*, denen bei der phoretischen Verbreitung, insbesondere bei der Besiedelung neuentstehender Regentümpel durch die Muschelkrebse, Bedeutung zukommt.

Table 1: Behavioural habits of the ostracodean species *Cyclocypris ovum* and its main transporting host, *Bombina variegata*, triggered and synchronized by rainfall, which are important for the phoretic dispersal of the ostracods, especially for colonization of newly formed rain puddles.

OSTRACODA - *Cyclocypris ovum*
"Blinde Passagiere"

AMPHIBIA - *Bombina variegata*
Transportwirte

Niederschläge führen zur Bildung von Regentümpeln bzw.
hohen Wasserständen der Kleingewässer
(Klimatische Steuerung der Verhaltensweisen)

- | | |
|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"> - Befallsaktivität steigt - Hohe Ostracodenabundanz in seichten und/oder bewachsenen Wasserbereichen - Relativ häufiger Befall "inferiorer" Unkenmännchen | <ul style="list-style-type: none"> - Fortpflanzungsaktivität setzt ein - Territorienbildung eines Teiles der Männchen - Wenige dominante Männchen drängen die Konkurrenten in seichte, periphere und/oder bewachsene Tümpelbereiche, wo es zu hohen Individuendichten dieser "inferioren" Männchen kommt - "Inferiore" Männchen tendieren vermehrt zur Abwanderung |
|---|--|

Massive Kolonisation von Wasserstellen in der Nähe der Ausgangsorte

LITERATUR

- BARANDUN, J. (1986): Raum- und Zeitsystem der Gelbbauchunke (*Bombina variegata* L.); Diplomarb. Univ. Zürich.
- BARANDUN, J. (1990): Reproduction of yellow-bellied toads, *Bombina variegata*, in a man made habitat.- *Amphibia-Reptilia*; 11(3): 277-284.
- BESKOV, V. A. & JAMESON, D. L. (1980): Movement and abundance of the Yellow-bellied toad *Bombina variegata*.- *Herpetologica*; 36(4): 365-370.
- BIRKENMEIER, E. (1948): Das Verhalten der mitteleuropäischen Unken; Diss. Univ. Wien.

- HOFF, C. C. (1943): Seasonal changes in the ostracod fauna of temporary ponds.- *Ecology*; 24: 116-118.
- HUTCHINSON, G. E. (1967): A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton; New York (John Wiley & Sons).
- KAPFBERGER, D. (1984): Untersuchungen zu Populationsaufbau, Wachstum und Ortsbeziehungen der Gelbbauchunke, *Bombina variegata variegata* (L. 1758).- *Zool. Anz.*; 212: 105-116.
- KESSLING, R. V. (1951): The morphology of ostracod molt stages.- *Illinois Biol. Monogr.*; 21(1-3): 1-324.
- KLIE, W. (1938): Ostracoda, Muschelkrebse. In: DAHL (Ed.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeressteile; 34. Teil, Band III; Jena (Fischer).
- LÖFFLER, H. & LEIBETSEDER, J. (1966): Daten zur Dauer des Darmdurchganges bei Vögeln.- *Zool. Anz.*; 177: 334-340.
- LOWNDES, A. G. (1930): Living ostracods in the rectum of a frog.- *Nature*; 126: 958.
- MAGUIRE, B. (1963): The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water.- *Ecol. Monogr.*; 33: 161-185.
- SCHALLER, F. (1960): Das Phoresie-Phänomen vergleichend ethologisch gesehen.- *Forsch. Fortschr.*, Berlin; 34: 1-7.
- SCHUBÖ, W. & ÜHLIGER, H. M. (1984): SPSSX - Handbuch der Programmversion 2. Dt. Ausg. Stuttgart, New York (Fischer).
- SEIDEL, B. (1987): Breeding of a *Bombina variegata* population in a habitat with temporary pools. In: VAN GELDER, J. J. & STRIJBOOSCH, H. & BERGERS, B. J. M. (Eds.): *Proc. Fourth. Ord. Gen. Meeting, Soc. Europ. Herpetol. Nijmegen*; pp. 353-356.
- SEIDEL, B. (1988): Struktur, Dynamik und Fortpflanzungsbiologie einer Gelbbauchunken-Population, *Bombina variegata* (L.) in einem Habitat mit temporären Kleingewässern im Waldviertel (NO). Diss. Univ. Wien.
- SEIDEL, B. (1989): Phoresis of *Cyclocypris ovum* (JURINE) (Ostracoda, Podocopida, Cyprididae) on *Bombina variegata* (L.) (Anura, Amphibia) and *Triturus vulgaris* (L.) (Urodela, Amphibia).- *Crustaceana*; 57: 171-176.
- SEIDEL, B. (1990): Amphibien als Transporteur limnischer Muschelkrebse: Ein Parameter zur Analyse der Verteilung von *Bombina variegata*.- *Amphibia-Reptilia*; 11(3): 253-261.
- SMITH, I. M. & OLIVER, D. R. (1976): The parasitic associations of larval water mites with imaginal aquatic insects, especially Chironomidae.- *Canad. Entomol.*; 108: 1427-1442.
- WIGGINS, G. B. & MACKAY, R. J. & SMITH, I. M. (1980): Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools.- *Arch. Hydrobiol.*; Suppl. 58: 97-206.

EINGANGSDATUM: 25. Juli 1990

AUTOR: Dr. Bernhard SEIDEL, Institut für Zoologie der Universität für Bodenkultur, Gregor Mendel Straße 33, A-1180 Wien, Österreich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Herpetozoa](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [3_1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Seidel Bernhard

Artikel/Article: [Phoretische Verbreitung der Muschelkrebsart *Cyclocypris ovum* \(Crustacea: Ostracoda\) durch Amphibien: Fördernde ökologisch und ethologische Faktoren. 55-66](#)