

Saisonale Dynamik der Geschlechterrelation beim Bergmolch, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768), im aquatischen Lebensraum (Caudata: Salamandridae)

Seasonal dynamics of the sex ratio of the Alpine Newt, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768), in the aquatic habitat
(Caudata: Salamandridae)

HELMUT FABER

ABSTRACT

During three seasons the sex ratio of the Alpine Newt, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768), was determined in 50 small ponds. The investigation area is situated in the mountains of Upper Styria (Totes Gebirge, Nördliche Kalkalpen) at an altitude between 1800 and 1850 m a. s. l.

Sex ratio was subject to marked seasonal dynamics. Three periods were distinguished: immigration phase, reproduction period, and post-spawning period. At the beginning and at the end of the aquatic phase (immigration phase, post-spawning period), males were more numerous than females, whereas the females outnumbered the males during mating and spawning season. With the size of the subpopulation increasing from year to year, the sex ratio shifted towards a higher population of females. The mean sex ratio in 50 ponds (average of the median values of three years) was 1 : 1,45 (males : females).

KURZFASSUNG

Beim Bergmolch, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768), wurde während dreier Vegetationsperioden in 50 Kleingewässern die Geschlechterrelation bestimmt. Das Untersuchungsgebiet liegt in der Obersteiermark im Totes Gebirge (Nördliche Kalkalpen) in einer Meereshöhe zwischen 1800 und 1850 m.

Die Untersuchung weist eine ausgeprägte saisonale Dynamik in der Geschlechterrelation nach, wobei drei Abschnitte unterschieden werden konnten: Einwanderungsphase, Reproduktionsperiode, Nachlaichzeit. Männchen waren zu Beginn und gegen Ende der aquatischen Phase (Einwanderungsphase, Nachlaichzeit), Weibchen während der Paarungs- und Laichperiode gegenüber dem jeweils anderen Geschlecht in der Überzahl. Im Laufe der Untersuchungsjahre wurde eine Zunahme des Gesamtbestandes an Bergmolchen festgestellt, wobei der Weibchenanteil überproportional anstieg. Das mittlere Geschlechterverhältnis an 50 Kleingewässern (das Mittel der Medianwerte aus drei Beobachtungsjahren) lag bei 1 : 1,45 (Männchen : Weibchen).

KEYWORDS

Triturus alpestris, sex ratio, seasonal dynamics, ecology, behaviour; alpine environment, Styria (Austria)

EINLEITUNG

Im Rahmen von Bestandserhebungen bei Molchen wurde neben Angaben zur Abundanz, Stetigkeit und Dominanz auch immer wieder das Geschlechterverhältnis angeführt (z. B. FELDMANN 1978). BLAB & BLAB (1981) und VON LINDEINER (1992) untersuchten in ihren populationsdynamischen Studien unter anderem auch beim Bergmolch, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768), das Zahlenverhältnis von Männchen und Weibchen während mehrerer Vegetationsperioden.

In Bergmolchpopulationen wurde oftmals ein zahlenmäßiges Überwiegen der

Männchen, vielfach aber auch der Weibchen festgestellt (Tab. 2). In detaillierteren Untersuchungen waren die Männchen zu Beginn der Einwanderungsphase zahlenmäßig stärker vertreten, während die Weibchen im Verlaufe der Wasserphase zunehmend dominierten (ESKEN & PEUCKER 1984; BASTIAN & KELLER 1987; THIELCKE 1987).

Entscheidend für den Reproduktionserfolg einer Population erscheint aber weniger das Geschlechterverhältnis im Gesamten als vielmehr der Anteil sexuell aktiver Männchen zu empfänglichen Weib-

chen während einzelner Zeitabschnitte, vor allem zur Hauptlaichzeit. Bei geschlechtsspezifisch unterschiedlich langer Dauer der jährlichen Fortpflanzungsbereitschaft, wie dies auch beim Bergmolch der Fall ist, kann ein stark in eine Richtung verschobenes Geschlechterverhältnis die Reproduktionschancen einzelner Individuen eines Geschlechtes entscheidend beeinflussen (EMLEN & ORING 1977).

Für die vorliegende Untersuchung der saisonalen Dynamik der Geschlechterrelation beim Bergmolch, *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768), im aquatischen Lebensraum wurde eine Gebirgspopulation gewählt, um unmittelbare anthropogene Einflüsse, die Populationsparameter verändern könnten, wie zum Beispiel Gewässerverschmutzung (JUSZCZYK & SWIERAD 1984), weitestgehend auszuschließen.

Die geringe Strukturierung und Größe der untersuchten Gewässer und die dadurch ermöglichte visuelle Zählung der Bergmolche an ihren Laichplätzen (Vermeidung methodischer Fehler aufgrund des "Ufereffektes" oder unterschiedlicher Beobacht- bzw. Fangbarkeit der Geschlechter) waren weitere Gründe zur Wahl dieser Gebirgspopulation.

Die geringe Strukturierung und Größe der untersuchten Gewässer und die dadurch ermöglichte visuelle Zählung der Bergmolche an ihren Laichplätzen (Vermeidung methodischer Fehler aufgrund des "Ufereffektes" oder unterschiedlicher Beobacht- bzw. Fangbarkeit der Geschlechter) waren weitere Gründe zur Wahl dieser Gebirgspopulation.

UNTERSUCHUNGSGBIET UND METHODE

Das Untersuchungsgebiet mit der Flurbezeichnung 'Kirchfeld' stellt eine nach Süden geneigte Hochfläche am Fuß des Kleinmölblings (Obersteiermark, Nördliche Kalkalpen, Totes Gebirge, ÖK Blatt 98, Liezen, 47°36'30"N, 14°36'30"E) dar. Das Gebiet befindet sich über der aktuellen Waldgrenze im Bereich der Baumgrenze und ist durch eine große Zahl an Tümpeln charakterisiert.

Es wurde eine Auswahl von 50 kleineren Gewässern getroffen, die in einer Meereshöhe zwischen 1800 und 1850 m liegen. Aufgrund der geringen Wassertiefe (max. 0,5 m) und -oberfläche (max. 55 m²) sowie dem weitgehenden Fehlen von submersen Makrophyten konnte eine direkte visuelle Zählung und Geschlechtsbestimmung der Molche in den Tümpeln durchgeführt werden. Die Anzahl der im Wasser befindlichen Bergmolche wurde im Zeit-

raum von 1986 bis 1988 während der Vegetationsperiode (frühestens Mitte Mai bis spätestens Anfang November) zumindest einmal pro Woche nach Geschlechtern getrennt erfaßt.

Zur Berechnung der Geschlechterrelation in den einzelnen Tümpeln wurden die jeweiligen maximalen Zählwerte während einer Saison herangezogen, welche bei Männchen und Weibchen auch an unterschiedlichen Tagen auftreten konnten.

Weiters wurde für jede Woche das Geschlechterverhältnis der Subpopulation aller untersuchter Tümpel insgesamt berechnet, um generelle Verschiebungen des Geschlechterverhältnisses während des Jahresverlaufes zu erfassen.

Bei allen nachfolgenden Verhältnisangaben bezieht sich die erste Zahl auf die Männchen und die zweite auf die Weibchen.

ERGEBNISSE

In allen drei Jahren traten während der aquatischen Phase Veränderungen in der Geschlechterrelation in sehr ähnlicher Abfolge auf (Abb. 1):

Die Männchen dominierten (aufgrund der geringen Individuenzahl - durchschnittlich unter 10% des Abundanzmaximums - statistisch nicht signifikant) jeweils am Beginn der Zuwanderung zu den Laichplätzen. Die Weibchen überwogen hingegen während der gesamten Laichperiode. So konnte 1986 in der ersten Woche der Ve-

getationsperiode (Mitte Mai) nur ein Individuum (ein Männchen) nachgewiesen werden, aber bereits in der folgenden Woche waren die Weibchen mit 110 : 84 in der Überzahl. Danach stieg der Anteil der Weibchen kontinuierlich, und während des Höhepunktes der Laichzeit - bei Erreichen der maximalen Individuenzahl in den Gewässern - stellten sie in allen drei Jahren über 60 % der Individuen.

Gegen Ende der Laichperiode, zwischen Ende Juli und Anfang August, schlug

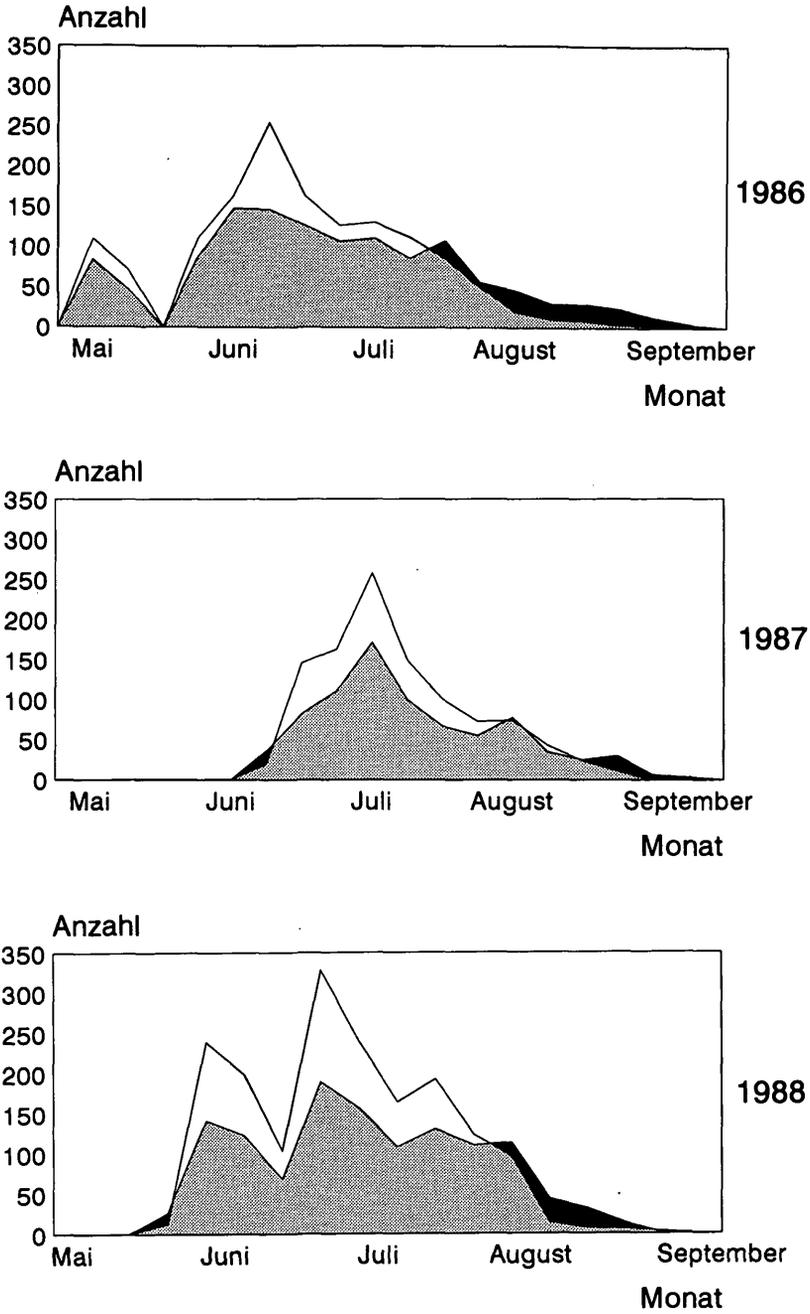


Abb. 1: Saisonale Dynamik der Geschlechterrelation bei *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768) in den Jahren 1986 bis 1988 im Untersuchungsgebiet (Kirchfeld, Totes Gebirge, Obersteiermark).

(weiß - Weibchenüberschuß, schwarz - Männchenüberschuß; Ordinate: Anzahl der Individuen)

Fig. 1: Seasonal dynamics of the sex ratio in *Triturus alpestris alpestris* (LAURENTI, 1768) in the research area (Kirchfeld, Totes Gebirge, Upper Styria) from 1986 through 1988.

(white - dominance of females, black - dominance of males; ordinate: number of individuals)

Tab. 1: Die Geschlechterrelation von *Triturus alpestris alpestris* in den einzelnen Tümpeln und zur Zeit des Abundanzmaximums (M - Männchen, W - Weibchen).

Table 1: Sex ratio of *Triturus alpestris alpestris* in individual ponds and sex ratio at maximum abundance of subpopulation (M - males, W - females).

Jahr Year	Maxima - Einzelne Tümpel Maximum values of individual ponds				Abundanzmaximum der Subpopulation Maximum abundance of subpopulation		
	M	W	Verhältnis der Medianwerte Ratio of Median values	Extremwerte (Männchen:Weibchen) Extreme values (Males:Females)	M	W	Verhältnis Männchen : Weibchen Ratio Males : Females
1986	252	349	1 : 1,29	4 : 1 / 1 : 4,33	147	255	1 : 1,73
1987	224	324	1 : 1,5	5 : 1 / 1 : 5	171	258	1 : 1,51
1988	269	420	1 : 1,58	3 : 1 / 1 : 10	189	328	1 : 1,74

das Geschlechterverhältnis um, und bis zum Ende der Wasserphase (spätestens Mitte September) dominierten die Männchen. Diese Regelmäßigkeit wurde während der drei Untersuchungsjahre nur an einem Beobachtungstag (20. August 1987) durchbrochen, an dem die Weibchen mit 43 : 35 in der Überzahl waren.

Die Geschlechterrelation in den einzelnen Tümpeln (Mittelwert der Mediane aus drei Untersuchungsjahren: 1:1,45) wie auch der gesamten Subpopulation zur Zeit des Abundanzmaximums (Mittelwert: 1: 1,66) zeigt ein Überwiegen der Weibchen (Tab. 1). Die Populationsentwicklung verlief von 1986 bis 1988 positiv, wobei der Weibchenanteil überproportional anstieg.

Im Mittel aus den drei Untersuchungsjahren überwog in zwei Dritteln der Kleingewässer die Zahl der Weibchen, in etwa 19 % traten mehr Männchen auf, in knapp 14 % wurde ein ausgewogenes Ge-

schlechterverhältnis festgestellt. Im Untersuchungszeitraum nahmen die Gesamtzahl der Weibchen und die Zahl der Tümpel mit Weibchenüberschuß zu (Abb. 2).

Das Geschlechterverhältnis lag in gut 50 % der Tümpel zwischen 1 : 1 und 1 : 2 (Männchen : Weibchen) und wies insgesamt eine Schwankungsbreite von 5 : 1 bis 1 : 10 auf (Abb. 3). Derart unausgeglichene Verhältnisse wurden vor allem in Tümpeln mit niedrigen Abundanzwerten festgestellt, wobei sich mögliche Erfassungsfehler bei gleichzeitig geringer Individuenzahl gravierend auf das errechnete Geschlechterverhältnis auswirken. So würde beim o. a. Extremwert (1:10), welcher gleichzeitig die erfaßte Anzahl an Molchen in diesem Gewässer wiedergibt, der Nachweis eines weiteren Männchens genügen, um das Verhältnis auf 1 : 5 zu verändern. Zusätzlich sind deshalb die wahren Größen der zahlenmäßigen Unterschiede angegeben (Abb. 4).

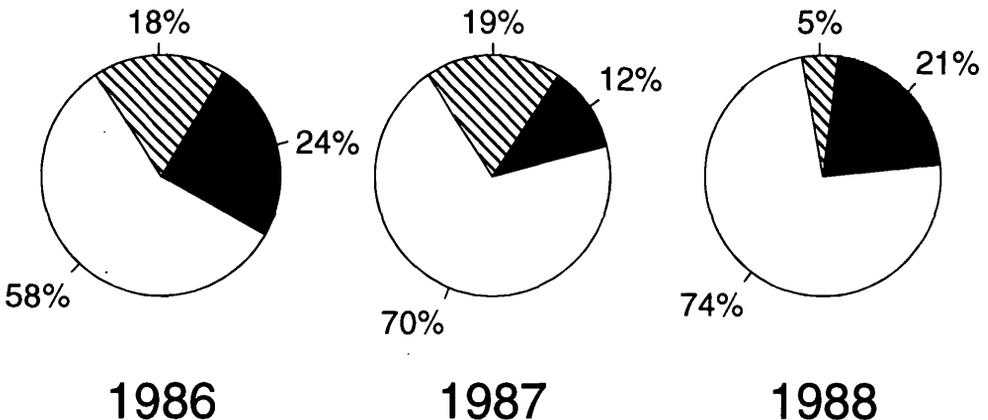


Abb. 2: Verteilung der Geschlechterrelationen bei *Triturus alpestris alpestris* in 50 Tümpeln. (weiß - Weibchenüberschuß, schwarz - Männchenüberschuß, Streifung - Männchen : Weibchen = 1 : 1)

Fig. 2: Distribution of the sex ratios of *Triturus alpestris alpestris* in the 50 ponds. (white - dominance of females, black - dominance of males, striation - males : females = 1 : 1)

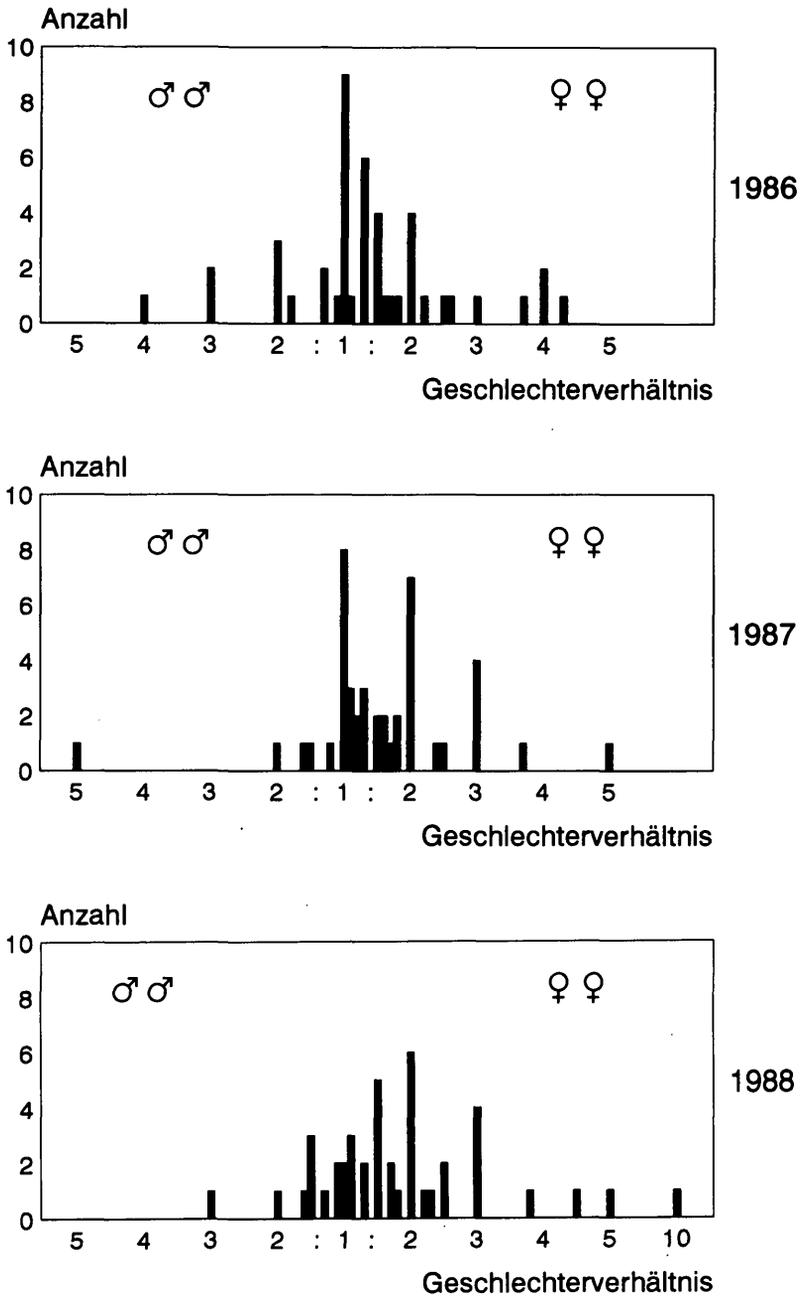


Abb. 3: Die in den Untersuchungsgewässern bei *Triturus alpestris alpestris* in den Jahren 1986 bis 1988 festgestellten Geschlechterrelationen. (Abszisse: Geschlechterrelation, Ordinate: Anzahl Gewässer)
 Fig. 3: Sex ratios of *Triturus alpestris alpestris* found in the ponds of the research area. (abszissa: sex ratio, ordinate: number of ponds)

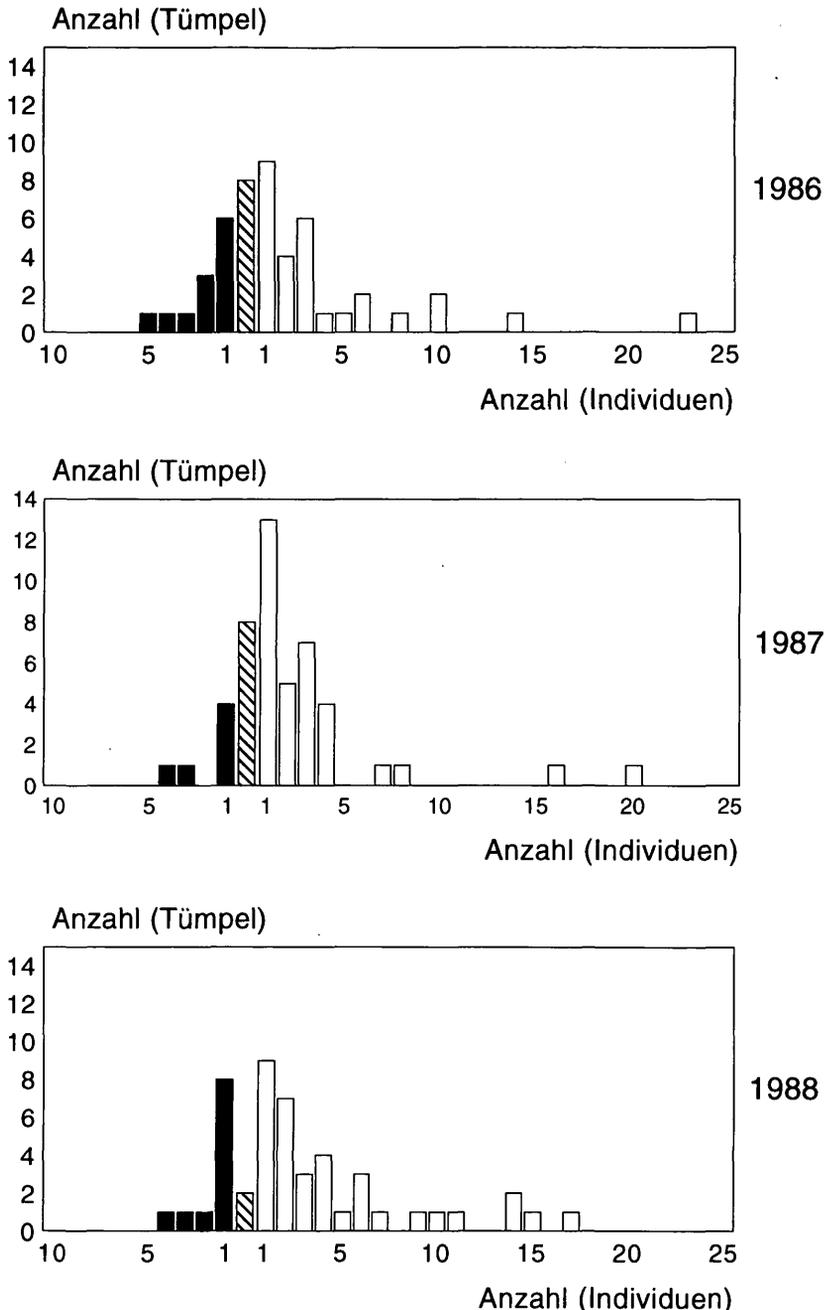


Abb 4: Zahlenmäßiges Überwiegen der Geschlechter von *Triturus alpestris alpestris* in den Untersuchungsgewässern. (weiß - Weibchenüberschuß, schwarz - Männchenüberschuß, Streifung - Männchen : Weibchen = 1 : 1; Abszisse: Anzahl Individuen; Ordinate: Anzahl Gewässer)

Fig. 4: Numerical dominance of the sexes of *Triturus alpestris alpestris* in the ponds of the research area. (white - dominance of females, black - dominance of males, striation - males : females = 1 : 1; abscissa: number of individuals; ordinate: number of ponds).

DISKUSSION

Über das Geschlechterverhältnis beim Bergmolch lassen sich in der Literatur (Tab. 2) sowohl Angaben über Männchen als auch Weibchenüberschuß finden. Allerdings sollten Angaben zur Geschlechterrelation auf Grundlage geringer Individuenzahlen nicht als repräsentativ betrachtet werden. Wenn man daher Daten über Kleinstpopulationen außer acht läßt, so betragen die in Tabelle 2 angeführten Extremwerte 3,71 : 1 (LEPARCO & al. 1981) bzw. 1 : 4,6 (SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994), wobei beide Befunde aus den Alpen stammen. Möglicherweise können gerade bei alpinen Populationen derart unausgeglichene Geschlechterrelationen über längere Zeit bestehen bleiben. Einerseits ist aufgrund der häufig starken räumlichen Isolation nur ein geringer Individuenaustausch mit benachbarten Populationen vorstellbar, andererseits verzögert die höhere Lebenserwartung der Molche in größerer Meereshöhe (SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID 1994) zusammen mit der geringeren Turnover-Rate die rasche Nivellierung einmal etablierter, stark unausgeglichener Geschlechterrelationen.

Die saisonale Dynamik der Geschlechterrelation beim Bergmolch wurde bisher kaum beachtet. Meist finden sich nur allgemeine Angaben, daß etwa die Männchen zu Beginn, die Weibchen gegen Ende der Laichzeit relativ häufiger angetroffen wurden, wofür z. B. FELDMANN & BELZ (in FELDMANN 1981) und SZYMURA (1974) auch Zahlen anführen. Bei französischen Populationen stellte MIAUD (1990) während einer mehrjährigen Untersuchung fest, daß die Wahrscheinlichkeit, mehr Männchen als Weibchen anzutreffen, am Beginn der Reproduktionsphase erhöht sei, und daß sich die Geschlechterrelation anschließend zugunsten der Weibchen verschiebe.

VERRELL & McCABE (1988) registrierten beim Teichmolch (*T. vulgaris*) eine ähnliche Verschiebung der Geschlechterrelation während der Laichperiode von einem anfänglich höheren Männchenanteil zu einer Dominanz der Weibchen, während VAN GELDER (1973) beim Fadenmolch (*T. helveticus*) während aufeinanderfolgender Jahre diesbezüglich wechselnde Verhältnis-

se feststellte.

Am 'Kirchfeld' lassen sich aufgrund des unterschiedlichen Migrationsverhaltens der beiden Geschlechter (FABER 1994) folgende Abschnitte der aquatischen Phase unterscheiden: Einwanderungsphase, Reproduktionsperiode und Nachlaichzeit. Dabei sind über das Jahr gesehen die Weibchen zahlreicher vertreten und dominieren vor allem während der Fortpflanzungsphase. Von Tümpeln im Bereich der 'Breitwiese' im Westteil des Toten Gebirges gibt MALKMUS (1988) an, daß die Weibchen zu Anfang August in der Überzahl sind, während die Männchen Anfang September dominieren. Demnach tritt bei verschiedenen Populationen dieses Gebirgsmassivs die gleiche saisonale Dynamik der Geschlechterrelation auf. Ob dieses Schema für Gebirgspopulationen generalisiert werden kann, sollte in weiteren Untersuchungen verifiziert werden. Allgemein wäre es empfehlenswert, auf die saisonale Dynamik der Geschlechterrelation vermehrt Augenmerk zu legen und bei entsprechenden Angaben zumindest eine Unterteilung in Einwanderungsphase, Reproduktionsperiode und Nachlaichzeit zu treffen.

Ein höherer Anteil an Weibchen während der Reproduktionsphase kann bedeutsam sein, da die beiden Geschlechter im Jahresverlauf eine unterschiedliche Fortpflanzungsbereitschaft aufweisen. Nach VERRELL (1986) sind Teichmolch-Männchen bereits zwei Tage nach ihrer Verpaarung wieder in der Lage, die ursprüngliche Anzahl an Spermatothoren zu produzieren und daher im Prinzip während der gesamten Laichperiode fortpflanzungsfähig. Im Gegensatz dazu beginnen die Weibchen kurz nach der Paarung mit der Eiablage, weshalb die meisten bis zu 20 Tage nicht mehr sexuell empfänglich sind (VERRELL 1984a). Dadurch verschiebt sich das Zahlenverhältnis sexuell aktiver Männchen zu empfänglichen Weibchen (operational sex ratio, OSR - sensu EMLÉN & ORING 1977) in Richtung der Männchen.

Durch ein Überwiegen der Weibchen während der Hauptlaichzeit, wie dies am 'Kirchfeld' der Fall ist, ergibt sich eine Verschiebung der OSR in Richtung auf ein ausgeglichenes Zahlenverhältnis von 1:1.

Tab. 2: Literaturangaben zur Geschlechterrelation bei *Triturus alpestris*.
 Table 2: Published data on the sex ratio in *Triturus alpestris*.

Land / Country	Autor / Author	Geschlechterverhältnis / Sex ratio
Polen / Poland	JUSZCZYK & SWIERAD (1984)	1,53 : 1 bis/to
	SZYMURA (1974)	1 : 2,75 1,45 : 1 bis/to
Deutschland / Germany	BASTIAN & KELLER (1987)	1 : 1,67 1,29 : 1 bis/to
	BLAB (1986)	1 : 1,1 1,9 : 1 bis/to
	BLAB & BLAB (1981)	1 : 1,1 1,1 : 1 bis/to
	DÜNNERMANN (1970)	2,8 : 1
	ESKEN & PEUCKER (1984)	1 : 1,49
	FELDMANN (1975)	1 : 1,7
	FELDMANN (1978)	1,49 : 1
	FELDMANN & STEINBORN (1978)	1,2 : 1
	GLANDT (1978)	1 : 1,22 6 : 1 bis/to
	HÖNER (1972)	1 : 1,32 1,11 : 1
	LAMMERING (1979)	1,03 : 1 und/and
	LEMMEL (1975)	1,1 : 1 1,37 : 1
	LIENENBECKER (1979)	1,12 : 1 bis/to
	MALKMUS (1971)	1 : 1,08
	PREYWITSCH & STEINBORN (1977)	1,67 : 1 1,55 : 1
	SCHLÜPMANN (1987)	1 : 1,44
	SCHMIDT (1984)	1 : 1,7
	SELL & SELL (1977)	1 : 1,38
	THIELCKE (1987)	1 : 1,16
Von LINDEINER (1992)	1,6 : 1 bis/to	
Frankreich / France	LEPARCO & al. (1981)	1 : 1,3 3,71 : 1 bis/to
	ERNST (1952)	1 : 2,84 2,38 : 1 bis/to
Schweiz / Switzerland	GUTLEB (1991)	1 : 3,75
	SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID (1994)	1 : 1,22 1 : 3,5 und/and
Österreich / Austria	Diese Untersuchung / This paper	1 : 4,6 1 : 1,45

Dadurch würde die Anzahl potentieller Interaktionen zwischen den Männchen (VERRELL 1984b) geringer und die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Verpaarung bei gleichzeitig geringerem Energieaufwand höher.

SCHABETSBERGER & GOLDSCHMID (1994) stellten bei männlichen

Bergmolchen eine geringere Überlebensrate fest als bei weiblichen, wobei Schlechtwettereinbrüche während der Zuwanderung als Ursache dieser höheren Mortalität in Erwägung gezogen wurden. Die unausgeglichene Geschlechterrelation der Bergmolchpopulation am 'Kirchfeld' kann damit aber nur zu einem geringen Teil erklärt

werden, da die Männchen während der Zuwanderung nur in der ersten Woche überwogen und die Individuenzahl zu diesem Zeitpunkt im Durchschnitt unter 10% des Abundanzmaximum lag (Abb. 1).

Die Geschlechterrelation in den einzelnen Tümpeln weist eine beträchtliche Schwankungsbreite auf. Die Männchen könnten daher durch Wechsel des Laichgewässers zu Tümpeln mit einer für sie günstigeren OSR gelangen und damit durch Verringerung der Anzahl von Interaktionen ihre Reproduktionschancen erhöhen. Solch eine erhöhte Migrationsrate der Männchen könnte die Unterschiede erklären, die zwischen den Medianwerten der Geschlechterrelation in den Einzeltümpeln und den jeweils darüber liegenden Werten während des Abundanzmaximums bestanden (Tab. 1). Tiere, die sich während potentieller Wanderungen zwischen zwei Gewässern gerade an Land aufhielten, wurden

in der vorliegenden Untersuchung nicht erfaßt. Ihre Zahlen gingen ebenso wie die der Individuen, die das Untersuchungsgebiet möglicherweise verließen, nicht in die Berechnung der Geschlechterrelation ein. Dadurch erschiene der Männchenanteil im Abundanzmaximum geringer, als er bei Zutreffen der "Migrationshypothese" tatsächlich wäre. Die Analyse des Migrationsverhaltens individuell markierter Tiere könnte zur Aufklärung beitragen.

Außerdem stellt sich die Frage, ob nicht schon während der Juvenilphase ein größerer Anteil männlicher Individuen emigriert. Eine geschlechtsspezifisch unterschiedliche Dispersionsrate könnte bei isolierten Populationen ebenfalls zu einer Verschiebung der Geschlechterrelation beitragen bzw. die überproportionale Zunahme der Weibchen bei wachsenden Populationen erklären.

DANKSAGUNG

Herrn Professor Dr. Günter FACHBACH (Graz) möchte ich für die Unterstützung während dieser Un-

tersuchung und für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken.

LITERATUR

- BASTIAN, H. V. & KELLER, T. (1987): Untersuchungen über die Amphibien von zwei künstlich angelegten Kleingewässern im Landkreis Konstanz.- Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg; 41: 263-277.
- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. Greven (Kilda), [Schriftenreihe Naturschutz Landschaftspflege; Heft 18, 3. Aufl.], 150 S.
- BLAB, J. & BLAB, L. (1981): Quantitative Analysen zur Phänologie, Erfäßbarkeit und Populationsdynamik von Molchbeständen des Kottenforstes bei Bonn (Amphibia: Caudata: Salamandridae).- Salamandra; 17 (3/4): 147-172.
- DÜNNERMANN, W. (1970): Bestandsaufnahmen von Molchen an Laichplätzen im Raum Oberbauerschaft (Kr. Lübbecke u. Kr. Herford).- Natur und Heimat; 39: 82-84.
- EMLÉN, S. T. & ORING, L. W. (1977): Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems.- Science; 197: 215-223.
- ERNST, F. (1952): Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.).- Rev. Suisse Zool.; 59: 399-476.
- ESKEN, F. & PEUCKER, H. (1984): Untersuchung des Wanderverhaltens verschiedenerer Frosch- und Schwanzlurche (Maßnahmen gegen den Straßentod bei Amphibien).- Beitr. Naturkde. Niedersachsens; 37: 247-256.
- FABER, H. (1994): Jahresaktivitätsmuster des Bergmolches (*Triturus alpestris*) in Kleingewässern der subalpin-alpinen Höhenstufe.- Abh. Ber. Naturkde. Magdeburg; 17 (Sonderband): 135-142.
- FELDMANN, R. (1975): Methoden und Ergebnisse quantitativer Bestandsaufnahmen an westfälischen Laichplätzen von Molchen der Gattung *Triturus* (Amphibia, Caudata).- Faun.-ökol. Mitt.; 5: 27-33.
- FELDMANN, R. (1978): Ergebnisse vierzehnjähriger quantitativer Bestandskontrollen an *Triturus*-Laichplätzen in Westfalen (Amphibia: Caudata: Salamandridae).- Salamandra; 14 (3): 126-146.
- FELDMANN, R. (Hrsg.) (1981): Die Amphibien und Reptilien Westfalens.- Abh. Landesmus. Naturkde. Münster; 43 (4): 1-161.
- FELDMANN, R. & STEINBORN, G. (1978): Die Amphibien und Reptilien der Senne.- Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld; Sonderheft 1: 155-168.
- GLANDT, D. (1978): Notizen zur Populationsökologie einheimischer Molche (Gattung *Triturus*) (Amphibia: Caudata: Salamandridae).- Salamandra; 14 (1): 9-28.
- GUTLEB, B. (1991): Populationsökologische Untersuchungen am Bergmolch im Nationalpark Nockberge.- Kärntner Nationalpark-Schriften; Band 6, 43 S.
- HÖNER, P. (1972): Quantitative Bestandsaufnahmen an Molch-Laichplätzen im Raum Ravensberg-Lippe.- Abh. Landesmus. Naturkde. Münster; 34 (4): 50-60.
- JUSZCZYK, W. & SWIERAD, J. (1984): Morphometric structures of populations of 4 newt species (*Triturus* RAF.) from the West Beskid Mountains (Carpathian, South Poland).- Acta Biol. Cracov., Ser. Zool.; 26: 7-23.
- LAMMERING, L. (1979): Bestandsaufnahmen an Amphibien-Laichplätzen im Raum "Billerbecker

- Land" (Kreis Coesfeld).- *Natur und Heimat*; 39 (2): 33-42.
- LEMMELE, G. (1975): Die Amphibien der Umgebung Hildesheims.- *Beitr. Naturkde. Niedersachsens*; 28: 28-43.
- LEPARCO, Y. & CARTON, Y. & THOUVENY, Y. (1981): Recherches préliminaires sur la dynamique et la génétique des populations de *Triturus alpestris* LAURENTI, dans le parc national des Ecrins.- *Trav. Scient. Parc Nat. Ecrins*; 1: 177-206.
- LIENENBECKER, H. (1979): Bestandsaufnahmen an Molch-Laichplätzen im Raum Halle/Westfalen.- *Natur und Heimat*; 39: 23-26.
- MALKMUS, R. (1971): Die Verbreitung der Molche im Spessart.- *Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg*; 12: 5-24.
- MALKMUS, R. (1988): Zur Verbreitung der Herpetofauna der Ostalpen.- *Nachr. Naturwiss. Mus. Stadt Aschaffenburg*; 95: 71-95.
- MIAUD, C. (1990): La dynamique des populations subdivisées: étude comparative chez trois Amphibiens Urodèles (*Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*).- Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard, Lyon; 205 S. + annexes.
- PREYWITSCH, K. & STEINBORN, G. (1977): Atlas der Herpetofauna Südost-Westfalens.- *Abh. Landesmus. Naturkde. Münster*; 39: 18-39.
- SCHABETSBERGER, R. & GOLDSCHMID, A. (1994): Age structure and survival rate in Alpine newts (*Triturus alpestris*) at high altitude.- *Alytes*; 12 (1): 41-47.
- SCHLÜPMANN, M. (1987): Beobachtungen zur Migration von *Triturus a. alpestris* (LAURENTI, 1768), *Triturus v. vulgaris* (LINNAEUS, 1758) und *Triturus h. helveticus* (RAZOU-MOWSKI, 1789) (Amphibia, Salamandridae).- *J. Feldherpetologie*; 1: 69-84.
- SCHMIDT, K. (1984): Die Färbung und Zeichnung der Unterseite von Bergmolchen im Kreis Bad Salzungen (SW-Thüringen).- *Feldherpetologie*; 1984: 19-24.
- SELL, G. & SELL, M. (1977): Amphibien im Raum Witten/Ruhr.- *J. Verein Orts- u. Heimatkde. Grafschaft Mark Witten*; 75: 81-114.
- SZYMURA, J. M. (1974): A competitive situation in the larvae of four sympatric species of newts (*Triturus cristatus*, *T. alpestris*, *T. montandoni*, and *T. vulgaris*) living in Poland.- *Acta Biol. Cracov., Ser. Zool.*; 17: 235-262.
- THIELCKE, G. (1987): Bestand, Wanderverhalten und Gewichte der Amphibien in zwei für den Naturschutz wiederhergestellten Teichen im Naturschutzgebiet Mindelsee.- *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württemberg*; 41: 235-262.
- VAN GELDER, J. J. (1973): Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* RAZOU-MOWSKI: Migration, hibernation and neoteny.- *Netherland. J. Zool.*; 23 (1): 86-108.
- VERRELL, P. A. (1984a): The responses of inseminated female smooth newts, *Triturus vulgaris*, to further exposure to males.- *British J. Herpet.*; 6: 414-415.
- VERRELL, P. A. (1984b): Sexual interference and sexual defence in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae).- *Z. Tierpsychol.*; 66: 242-254.
- VERRELL, P. A. (1986): Limited male mating capacity in the smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris* (Amphibia).- *J. Comp. Psychol.*; 100 (3): 291-295.
- VERRELL, P. A. & MCCABE, N. (1988): Field observations of the sexual behaviour of the smooth newt, *Triturus vulgaris vulgaris* (Amphibia: Salamandridae).- *J. Zool. London*; 214: 533-545.
- VON LINDEINER, A. (1992): Untersuchungen zur Populationsökologie von Berg-, Faden- und Teichmolch (*Triturus alpestris* L., *T. helveticus* RAZOU-MOWSKI, *T. vulgaris* L.) an ausgewählten Gewässern im Naturpark Schönbuch (Tübingen).- *J. Feldherpetologie*; Beiheft 3, 117 S.

EINGANGSDATUM: 18. Mai 1995

Verantwortlicher Schriftleiter: Heinz Grillitsch

AUTOR: Dr. Helmut FABER, Abteilung für Entwicklungsbiologie und Histologie, Institut für Zoologie der Karl-Franzens-Universität, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Österreich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Herpetozoa](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [8_3_4](#)

Autor(en)/Author(s): Faber Helmut

Artikel/Article: [Saisonale Dynamik der Geschlechterrelation beim Bergmolch, Triturus alpestris alpestris \(Laurenti, 1768\), im aquatischen Lebensraum \(Caudata: Salamandridae\). 125-134](#)