

*Salamandra salamandra bernardezi* WOLTERSTORFF, 1928  
aus Oviedo, Spanien, nebst Bemerkungen zur Viviparie  
in der Gattung *Salamandra*

BURKHARD THIESMEIER & KLAUS HAKER

Mit 1 Abbildung

Abstract

The fire salamanders from Oviedo (Northwestern Spain, terra typica of *Salamandra salamandra bernardezi*) are obligatory viviparous as judged from many years' reproduction in captivity (as far as the F<sub>2</sub>-generation). Usually the females produce fully developed young; some specimens are still in metamorphosis. Within the *bernardezi/fastuosa* group this population is up to now the only known one which lost its ability to produce larvae completely.

The vivipary of the fire salamander in correlation with possible factors of selection is discussed.

Furthermore we give a detailed account of the current situation of the habitat in Oviedo and debate aspects of protection.

Key words: Caudata: Salamandridae: *Salamandra salamandra bernardezi*; Oviedo, Spain; habitat situation; vivipary; reproduction in captivity.

Einleitung

Der Feuersalamander ist, wie keine zweite europäische Amphibienart, außerordentlich reich in Unterarten aufgespalten. Der gegenwärtige Stand liegt bei mindestens 14 bis 15 mehr oder weniger sicher zu unterscheidenden Formen, die über weite Teile Mittel- und Südeuropas sowie über Nordafrika und Kleinasien bis nach Israel und in den Iran hinein verbreitet sind (KLEWEN 1988). Besonders die Iberische Halbinsel ist mit allein 6 Unterarten ein aus evolutionsbiologischer Sicht außerordentlich bedeutsamer Raum.

Im Jahre 1928 berichtete WOLTERSTORFF von „vollmolchgebärenden“ Feuersalamandern aus Oviedo in Nordwestspanien, die er unter Vorbehalt als *Salamandra maculosa taeniata* forma *Bernardezi* beschrieb. In den nachfolgenden Jahrzehnten geriet diese Unterart weitgehend in Vergessenheit. Erst durch die embryologischen und biochemischen Untersuchungen von FACHBACH (1969) wurde sie wieder in das Blickfeld der Herpetologen gerückt.

In der vorliegenden Arbeit wollen wir versuchen, die Geschichte von *Salamandra salamandra bernardezi* nachzuzeichnen und den aktuellen Stand der Forschung auch in Hinblick auf ihren systematischen Status zu diskutieren. Die gegenwärtige Situation der Population in Oviedo, dem Ort der Terra typica, soll besondere Berücksichtigung finden.

Einer der beiden Verfasser (K. H.) besitzt darüberhinaus eine kurz vor der F<sub>3</sub>-Generation stehende Zuchtlinie dieses Feuersalamanders, die wertvolle Aufschlüsse über die Fortpflanzungsbiologie dieser Unterart zuläßt und auch im Zusammenhang mit weitergehenden Fragen zur Evolution der Viviparie in der Gattung *Salamandra* herangezogen werden kann.

### Taxonomie

Die systematische Stellung der Feuersalamander aus Oviedo ist heute, zumindest im deutschsprachigen Raum, immer noch umstritten. WOLTERSTORFF (1928) hatte die Tiere als *Salamandra maculosa* forma *Bernardezi* beschrieben, was von MERTENS & MÜLLER (1940) übernommen wurde, die sie als *Salamandra salamandra bernardezi* in ihrer Zweiten Liste der Europäischen Amphibien und Reptilien aufnahmen.

Die nächste taxonomische Revision der Feuersalamander nahm EISELT (1958) vor, der die *bernardezi*-Unterart aufgrund morphologischer Kriterien und unter Berücksichtigung der Färbungsmerkmale zu *S. s. fastuosa* stellte. Der Auffassung von EISELT folgten MERTENS & WERMUTH (1960), die im Gegensatz zu der Zweiten Liste von 1940 die *bernardezi*-Unterart wieder aufhoben.

In den umfangreichen Arbeiten von FACHBACH (1969, 1976 a, 1976 b), sowie FACHBACH & ALBERT (1971) wurden neben morphologischen Kriterien auch biochemische und fortpflanzungsbiologische Merkmale berücksichtigt. FACHBACH kam aufgrund dieser Untersuchungen zu dem Schluß, daß *S. s. bernardezi* als gut charakterisierte Unterart neben *S. s. fastuosa* und *S. s. gallaica* aufrecht zu erhalten ist. Diese Autoren gingen aber in ihren Arbeiten noch davon aus, daß der Bernardez-Feuersalamander auf das Vorkommen in Oviedo beschränkt ist.

Ungefähr zeitgleich mit FACHBACH untersuchte GASSER (1975) die Feuersalamander der Iberischen Halbinsel, wobei — nach unseren Kenntnissen — in dieser Arbeit zum ersten Mal die Bezeichnung *bernardezi* nicht nur auf Tiere aus Oviedo beschränkt blieb, sondern auch auf andere, zumindest fakultativ vivipare Populationen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel ausgedehnt wurde. HILLENUS (1968) hatte schon vorher von Feuersalamandern aus der Nähe von Covadonga (Picos de Europa) berichtet, die ebenfalls vollentwickelte, metamorphosierte Jungtiere geboren hatten. Der Ercina See (Lago de la Ercina), der Fundort dieser Feuersalamander bei Covadonga, ist ungefähr 70 km von Oviedo entfernt. Da es keine exakte Trennung zwischen den Begriffen Viviparie und Ovoviviparie gibt, erscheint es uns sinnvoll, die Geburt metamorphosierter Jungtiere bei den Schwanzlurchen allgemein als Viviparie zu bezeichnen, unabhängig von den verschiedenen intrauterinen Entwicklungsmöglichkeiten. Für die Geburt prämetamorpher Stadien wird der Begriff Ovoviviparie beibehalten.

In einer aktuellen Zusammenstellung der viviparen Populationen in Nordwestspanien (BAS LOPEZ 1983), die auf umfangreichen Untersuchungen in Galicien und Asturien beruht, werden diese Feuersalamander neben *S. s. fastuosa* und *S. s. gal-laica* als eigene Unterart aufgeführt. Diese Ansicht vertritt auch GARCIA PARIS (1985).

Die von KLEWEN (1988) neubearbeitete Monographie des Feuersalamanders übernimmt dagegen im wesentlichen die älteren systematischen Vorstellungen von MERTENS & WERMUTH (1960), doch wird auf der Verbreitungskarte (S. 11) ein Fundpunkt (Oviedo) mit der Unterart *S. s. bernardezi* bezeichnet.

### Der Lebensraum in Oviedo

In der Arbeit von WOLTERSTORFF (1928) wird aus einem Brief an MARHERR, den der Fänger der Feuersalamander JOSÉ BERNARDEZ, geschrieben hatte, der Fundort wie folgt gekennzeichnet: „Alle Exemplare, welche ich Ihnen zu verschiedenen Zeiten sandte, wurden in Oviedo selbst beim Beginn der letzten Häuser (Außenhäuser) gefangen. Es ist eine Örtlichkeit, die absolut jeglichen Baumbewuchs entbehrt und deren Gebiet durch einen Graben mit sehr schmutzigem Wasser Feuchtigkeit erhält, der nach meinem Urteil ungeeignet für das Leben und die Entwicklung der Larven des Salamanders ist. Ich muß Ihnen auch mitteilen, daß ich trotz der vielen Exkursionen, die ich in der Umgebung der Stadt gemacht habe, Salamander nur an dem erwähnten Ort gefunden habe, und hier kommen sie in großer Zahl vor“.

In der Folgezeit sind über den Fänger J. BERNARDEZ wohl weitere Feuersalamander aus Oviedo an verschiedene Wissenschaftler geschickt worden. So weit es sich rekonstruieren läßt, wurde der Fundort aber erst wieder durch FACHBACH im Jahre 1968 besucht, der ihn aufgrund der Beschreibungen bei WOLTERSTORFF (1928) ausfindig machen konnte. FACHBACH (1969, 1976 a, 1976 b) und FACHBACH & ALBERT (1971) haben mehrfach über den Fundort in Oviedo berichtet. Trotz zunehmender Bebauung in der näheren Umgebung wurde das Areal wohl seit den zwanziger Jahren relativ wenig verändert. Der verschmutzte Bachlauf und der Bahndamm waren noch vorhanden, doch wurde das Gelände aufgrund der Stadtentwicklung inzwischen von anderen Freiflächen weitgehend isoliert.

1977 besuchte K. HAKER Oviedo und konnte nach Angaben von FACHBACH die Feuersalamander finden. Die Situation im Juli 1977 war zu der von 1968 nur wenig verändert. Auffallend waren zu dieser Zeit die Eukalyptus-Anpflanzungen an der Bahnböschung, die mindestens bis 1984 bestanden haben (Abb. 1 a).

Der andere Verfasser hatte 1988 die Gelegenheit, den Fundort in Oviedo zu besuchen. Es bestand nämlich die Befürchtung, daß das Gelände in der Zwischenzeit durch städtebauliche Maßnahmen wesentlich verändert worden war, da Anfang der achtziger Jahre südwestlich des Bahndammes eine vierspurige, autobahnähnliche Straße in Bau genommen wurde, die ungefähr 1984 fertiggestellt war.

Der Vergleich von Fotografien von 1984 und 1988 zeigt, daß in diesem Zeitraum die Eukalyptusbäume wieder entfernt worden waren, ansonsten sich aber nur



Abb. 1. Lebensraum der Feuersalamander in Oviedo. A: Blick auf den Bahndamm im Jahr 1984. — Aufn. W. MUDRACK. B: Blick auf den Bahndamm und die angrenzenden Gärten im Jahr 1988. — Aufn. B. THIESMEIER

Habitat of the fire salamanders in Oviedo. A: View to the railway bank in 1984. B: View to the railway bank with the bordering gardens in 1988.

wenig an der Gesamtsituation geändert hatte (Abb. 1 b). B. T. konnte innerhalb kurzer Zeit zwei Tiere finden: ein adultes Männchen und ein Jungtier von 58 mm Länge, das die bestehende Reproduktionsfähigkeit dieser Population belegt.

Die Situation im August 1988 läßt sich folgendermaßen beschreiben:

Der Bahndamm als bevorzugter Lebensraum der Feuersalamander ist in diesem Bereich heute noch circa 250 bis 300 m lang und 10 bis 15 m hoch und weist in nordöstliche Richtung. Am Böschungsfuß haben die Tiere, inklusive kleinerer Gartenanlagen (siehe auch Abb. 1 b), zusätzlich eine Fläche von circa 2 000 m<sup>2</sup> als Lebensraum zur Verfügung. Damit beträgt der Gesamtlebensraum dieser Population heute ungefähr 0,5 bis 0,7 ha. Die Vegetation besteht überwiegend aus nitrophilen Pflanzen der Schutt- und Ruderalflächen (vor allem *Urtica dioica* und Gebüsche aus *Sambucus nigra* und *Bromus spec.*). Weiterhin wurden zahlreiche Pflanzen, die auch von ähnlichen Standorten in Mitteleuropa bekannt sind, vorgefunden, durchsetzt mit einzelnen kleineren *Eucalyptus globulus*.

Auffallend waren zahlreiche Schutt- und Müllablagerungen, die sich über die gesamte Bahnböschung erstreckten und die zum Teil den Feuersalamandern als Versteckplätze dienten. Auf der gegenüberliegenden Bahnböschung, also in südwestlicher Richtung, sind die Salamander nur selten zu finden, wie auch Anwohner bestätigten (die Tiere sind gut bekannt). In einer Entfernung von circa 200 m verläuft heute die autobahnähnliche Straße mit anliegenden Gewerbegebieten, die die Grenze des bewohnbaren Areals für die Feuersalamander darstellen dürfte.

Der stark verschmutzte Bachlauf war ebenfalls noch unverrohrt vorhanden und führte, wie schon seit den zwanziger Jahren, reines Abwasser.

Auf dem Bahndamm in nordwestlicher Richtung fanden sich kleinere, schwach fließende Wasserstellen, die bis zwischen die Schienenstränge reichten. Hier wurden einzelne halbwüchsige *Rana perezi* angetroffen; ansonsten wurden im Wasser, außer Chironomidae- und Culicidae-Larven, keine weiteren Makroinvertebraten oder Salamanderlarven gefunden. Diese Wasserstellen, vermutlich Grundwasser-austritte, die wohl erst durch Bautätigkeiten entstanden sind, die unmittelbar an den Bahndamm angrenzen, befinden sich nur circa 50 bis 100 m von dem Vorkommen der Feuersalamander entfernt und sind durchaus als potentielle Laichgewässer für die Tiere anzusehen. Es bleibt allerdings abzuwarten, ob diese Wasserstellen langfristig bestehen werden.

## Haltung und Fortpflanzung im Terrarium

Bei seinem Besuch im Juli 1977 sammelte K. H. 4 adulte Feuersalamander (2 Männchen, 2 Weibchen), die den Grundstock der Nachzuchten bildeten. Die Tiere wurden stets gemeinsam in einem Behälter mit der Grundfläche von 100 × 40 cm gepflegt. Auch die Tiere der F<sub>1</sub>-Generation wurden in Gruppen von 2,2 oder 2,3 Salamandern gehalten. Im Winter erfolgte jeweils eine Ruheperiode von 4 bis 6 Wochen mit erniedrigten Temperaturen, die bis in Gefrierpunktnähe reichten. Anschließend wurde in den Wintermonaten bis März/April hinein geheizt und die thermostatgesteuerte Minimaltemperatur langsam bis auf 15 °C



erhöht. Im Sommerhalbjahr entsprachen die Temperaturen denen des hiesigen Klimas.

Das Futter für die Feuersalamander wird, wie bei anderen Schwanzlurchen auch, der Jahreszeit entsprechend möglichst abwechslungsreich angeboten. Besonders vor und nach der Winterruhe müssen die Tiere reichlich gefüttert werden. Im Sommer können dagegen Fütterungspausen eingelegt werden. Verwendet man gezüchtete Futtermittel, so ist es notwendig, bei jungen Salamandern wöchentlich und bei adulten Tieren alle zwei Wochen das Futter mit handelsüblichen Vitamin- und Aufbaupräparaten zu bestäuben.

Die notwendigen mikroklimatischen Zonen in den Terrarien sind durch das Einbringen einer dicken Lehmschicht von etwa 10 cm gegeben. Durch das Einformen von verschiedenen Höhlungen in den Lehm können so, zusammen mit Steinen und Rindenstücken als Auflagen, verschieden feuchte und auch trockenere Versteckplätze angeboten werden. Eine Behälterabdeckung aus Fliegengaze sorgt für die nötige Frischluft.

In allen Terrarien stehen auch Wasserbehälter. Zum einen können die Salamander darin Feuchtigkeit aufnehmen, vor allem bei großer Hitze, und zum anderen steht ihnen hiermit ein möglicher Platz zur Larvenablage zur Verfügung.

Tabelle 1 zeigt die Nachzuchtstatistik für die  $F_1$ - und die  $F_2$ -Generationen von 1977 bis 1988. Die Parentalgeneration setzte insgesamt 141 Jungtiere in 12 Jahren ab. Die  $F_1$ -Generation von 1981 hat bisher 82 Jungtiere geboren. Die Überlebensrate der jungen Feuersalamander lag im Durchschnitt bei 73 %.

Die größten bisher registrierten Gelege stammen von den beiden Weibchen der  $F_1$ -Generation aus dem Jahre 1987. Ein Tier setzte 25, das andere 24 metamorphosierte Feuersalamander ab.

Während der gesamten Haltungszeit wurden fast ausschließlich völlig metamorphosierte Individuen geboren. Nur einige wenige Tiere besaßen noch Kiemenre-

Jahr	$F_1$	$F_2$
1977	3	
1978	7	
1979	5	
1980	16	
1981	10	
1982	5	
1983	15	
1984	13	14
1985	23	6
1986	30	—
1987	10	49
1988	4	13
Summe	141	82

Tab. 1. Anzahl der Nachkommen pro Jahr der 2,2 Bernardez-Feuersalamander aus Oviedo, gesammelt im Juli 1977. Die Tiere der  $F_2$ -Generation stammen alle von der  $F_1$ -Generation des Jahres 1981 ab.

Number of offspring per year of the 2,2 Bernardez fire salamanders from Oviedo, collected in July 1977. All animals of the  $F_2$ -generation derived from the  $F_1$ -generation of 1981.

ste. Sie waren allerdings in ihrer Entwicklung soweit fortgeschritten, daß die Metamorphose bereits eingesetzt hatte und die aquatische Larvalphase praktisch abgeschlossen war. Mehrfach konnte auch die Ablage unbefruchteter Eier beobachtet werden, was bei der Unterart *S. s. terrestris* im Freiland regelmäßig vorkommt (THIESMEIER-HORNBERG 1988).

Über die Paarungszeit und die Trächtigkeitsdauer können wir leider keine Angaben machen. Nach FACHBACH (1976 b) erfolgt die Begattung im Februar/März, und die Jungtiere werden im Herbst und Winter geboren. Er weist darauf hin, daß wohl auch im natürlichen Lebensraum sich die Geburt der jungen Salamander über einen längeren Zeitraum erstrecken kann. Im Terrarium wurden die meisten Jungtiere zwischen Oktober und Dezember abgesetzt; vereinzelt auch im August.

Die Gesamtlänge der geborenen Jungsalamander beträgt, wie bereits von FACHBACH (1976 b) erwähnt, zwischen 27 und 51 mm und richtet sich im wesentlichen nach der Anzahl der Tiere, was auch für die eigenen Nachzuchten bestätigt werden kann.

Unter den Bedingungen der Terrarienhaltung sind die Jungtiere von den Eltern zu trennen. 1987 und 1988 konnte K. H. beobachten, daß sich die Anzahl der jungen Salamander durch Kannibalismus bei gemeinsamer Haltung verringerte. Das legt die Vermutung nahe, daß die Anzahl der abgesetzten Jungsalamander noch höher sein kann.

## Diskussion

Die Feuersalamander aus Oviedo sind in mehrfacher Hinsicht bemerkenswert. Es handelt sich um eine Population, die anscheinend seit vielen Generationen unmittelbar angrenzend an die Altstadt von Oviedo vorkommt. Der Fundort liegt heute fast mitten in der Stadt; die Tiere haben demnach keinen Anschluß an weitere Vorkommen mehr und sind genetisch isoliert. Die nächsten bekannten Fundorte von Feuersalamandern sind ungefähr 20 km entfernt (BAS LOPEZ 1983).

Die Größe der Population ist niemals ermittelt worden. Literaturdaten aus Frankreich von *S. s. fastuosa* geben zwischen 119 und 158 Feuersalamander pro ha an (JOLY 1968). Daten aus der Bundesrepublik Deutschland (*S. s. terrestris*) liegen noch niedriger (KLEWEN 1988, THIESMEIER-HORNBERG 1988). Geht man in Oviedo von ähnlichen Zahlen wie in Mitteleuropa aus, dürfte die Population heute unter Berücksichtigung aller eben noch besiedelbaren Flächen maximal 200 bis 250 adulte Tiere betragen.

Nach den vorliegenden Untersuchungen von FACHBACH (1969, 1976 a, 1976 b) und FACHBACH & ALBERT (1971) sowie den langjährigen Nachzuchten K. H.'s werden von dieser Population und auch der nachfolgenden Generation keine Larven abgesetzt. In der Regel haben die Jungtiere die Metamorphose beendet oder sie befinden sich, was nur sehr selten zu beobachten war, im Umwandlungsprozeß; die Weibchen sind somit obligatorisch vivipar.

Soweit bisher von anderen Fundorten auf der Iberischen Halbinsel und in den Pyrenäen mit viviparen Feuersalamandern bekannt, können dort die Weibchen sowohl Larven in verschiedenen Größen als auch völlig umgewandelte Jungtiere absetzen (JOLY 1968, HILLENUS 1968, BAS LOPEZ 1983). Damit könnte die Population von Oviedo eine Sonderstellung innerhalb der *bernardezi*-Gruppe besitzen, da sie bisher die einzig bekannte ist, die sich ausschließlich über die Geburt metamorphosierter Jungtiere fortpflanzt und somit von einem Laichgewässer unabhängig ist.

In den letzten Jahren wurden weitere Populationen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel gefunden, die ebenfalls zumindest fakultativ vivipar sind. Diese Populationen scheinen sich im wesentlichen auf die Cordillera Cantabrica in Asturien und Galicien zu beschränken, die sich durch das Vorkommen zahlreicher eurosibirischer Faunen- und Florenelemente auszeichnet (z. B. *Rana temporaria*, *Lacerta vivipara* oder *Coronella austriaca*, BAS LOPEZ 1984). Die gestreiften Feuersalamander der *bernardezi/fastuosa*-Gruppe besitzen nach eigener Anschauung in Galicien ein breites Vermischungsareal mit der charakteristisch gezeichneten *gallaica*-Unterart, in dem eine Fülle von Zeichnungs- und Färbungsvarianten zu finden sind.

Der Iberoafrikanische Raum war während der pleistozänen Vereisungen das wichtigste Rückzugsgebiet der mitteleuropäischen Fauna und Flora im Südwesten Europas. Hier liegt sicher ein Schlüssel für die Interpretation der zahlreichen und zum Teil sehr unterschiedlichen Formen des Feuersalamanders, die hier auf relativ engem Areal vorkommen (siehe auch STEINER 1950, FACHBACH 1976 b und BAS LOPEZ 1983).

Der Problembereich Viviparie beim Feuersalamander und seine Auswirkungen auf die Systematik dieser Gruppe ist von einer befriedigenden Lösung noch weit entfernt. Es hat den Anschein, als wenn es einen Ost-West-Gradienten von Ovoviviparie über verschiedene Stufen der fakultativen bis hin zur obligatorischen Viviparie bei der *fastuosa-bernardezi*-Gruppe gibt. Die sich im Süden anschließende *gallaica*-Unterart ist wieder überwiegend ovovivipar und nur noch vereinzelt fakultativ vivipar. Es sind noch intensive weitere Untersuchungen, vor allem auch im westlichen Bereich der Pyrenäen und ihren Ausläufern notwendig, um weitere Aufschlüsse über dieses Problem zu bekommen. Dabei muß berücksichtigt werden, daß das Absetzen von metamorphosierten Jungtieren vereinzelt auch bei anderen Unterarten beobachtet worden ist (z. B. *S. s. corsica*, MERTENS 1957 und *S. s. salamandra*, MÜLLER 1968).

Interessant ist die Frage — und schwierig zu beantworten — wie die Viviparie beim Feuersalamander entstehen konnte und welche Selektionsfaktoren maßgeblich an dieser Entwicklung beteiligt gewesen sein könnten. Ein bedeutender Faktor, der mindestens seit den zwanziger Jahren in Oviedo den Ausschlag gibt, ist das Fehlen eines geeigneten Laichgewässers zur Larvenablage. Erst in neuerer Zeit scheinen die kleineren Rinnsale auf dem Bahndamm in nordöstlicher Richtung entstanden zu sein. Die Feuersalamander mußten daher nach der völligen Verschmutzung des Laichgewässers entweder ihren Lebensraum aufgeben, oder es setzten sich solche Exemplare in der Population durch, die zumindest einen Teil



ihrer Nachkommen als umgewandelte Jungtiere absetzen konnten. Aus der fakultativen Viviparie, die auch in anderen Populationen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel zu beobachten ist, könnte daher in Oviedo im Laufe der Generationen durch Selektion eine obligatorische Viviparie geworden sein.

Es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, das Thema Viviparie und seine evolutionsbiologische sowie ökologische Bedeutung innerhalb der Gattung *Salamandra* befriedigend darzustellen. Trotzdem sollen einige wichtige Aspekte aufgeführt werden, die in diesem Zusammenhang von Bedeutung sind und die uns weiterhelfen können, das Problem besser zu verstehen. Sie sollen gleichzeitig zu einer breiteren Diskussion anregen.

Die Entstehung der Viviparie des Alpensalamanders wird in der Regel mit klimatischen Verschlechterungen während der pleistozänen Vereisungen in Verbindung gebracht. Dazu gehört die Vorstellung, daß ein ovoviviparer oder sogar oviparer Vorgänger (WUNDERER 1910) von *Salamandra atra* in den Alpen die Glazialzeiten überlebte und in Anpassung an diese extremen Lebensbedingungen die Larvalentwicklung vollends in den mütterlichen Körper verlagerte und somit vivipar wurde (HARMS 1946, v. WAHLERT 1965). STEINER (1950) bezeichnet den Alpensalamander in diesem Zusammenhang als eiszeitliche Ökotype. Man kann also annehmen, daß die Klimaverschiebungen und die damit gleichzeitig erfolgten negativen Veränderungen der ursprünglichen Laichgewässer zu dieser Brutfürsorge führten. *Salamandra atra* ist nach STEINER (1950) der einzige Schwanzlurch, der die Eiszeiten unmittelbar im Alpenraum überdauerte. Erst postglazial ist der Bergmolch unter Beibehaltung der Oviparie in das Hochgebirge eingewandert.

Die heutige Verbreitung von *Salamandra atra* erstreckt sich über weite Bereiche der Alpen und sein Hauptverbreitungsgebiet liegt in submontanen bis montanen Regionen. Dort kommen die Tiere vorwiegend entlang der laubwaldbestandenen Bachläufe vor, wie die Arbeiten von KLEWEN (1986) und von GROSSENBACHER (1988) belegen. Nach Untersuchungen in den Schweizer Bergen bevorzugt der Alpensalamander Höhenstufen zwischen 800 m und 1 300 m und liegt damit deutlich unter dem Hauptverbreitungsgebiet des Bergmolches, der bevorzugt die Regionen zwischen 1 700 m und 2 000 m bewohnt (GROSSENBACHER 1988). Auch andere ovipare gebirgsbewohnende Urodelen, wie zum Beispiel *Triturus helveticus* oder *Euproctus asper*, leben in ähnlichen Höhenstufen in den Pyrenäen. Schon FREYTAG (1955) wies darauf hin, daß der Alpensalamander heute im Hochgebirge an Standorten vorkommt, die auch von oviparen Arten besiedelt werden. Diese Vergleiche lassen den Schluß zu, daß die Viviparie keine unmittelbare Voraussetzung zur Besiedlung montaner oder subalpiner Regionen ist. Vielmehr läßt die große Anzahl oviparer Gebirgsbewohner sowohl unter den Salamandridae als auch in den anderen Familien der Caudata darauf schließen, daß die evolutive Entwicklung der Gattung *Salamandra* zur Geburt metamorphosierter Jungtiere eine Besonderheit darstellt.

Unabhängig von klimatischen Überlegungen wurden in neuerer Zeit zwei weitere Theorien zur evolutionen Entwicklung der Brutfürsorge bei den Schwanzlurchen formuliert. Im Mittelpunkt dieser Arbeiten stehen die ökosystemaren Differenzen zwischen Still- und Fließgewässern.

Fließwasserbewohnende Salamander legen im Vergleich zu Arten aus Stillgewässern größere Eier ab mit dementsprechend größeren Schlüpflingen (NUSSBAUM 1985). Die Tiere lotischer Lebensräume haben im Zusammenhang mit dieser Fortpflanzungsstrategie die verschiedensten Formen der elterlichen Fürsorge entwickelt. Hierzu muß auch die Fortpflanzung von Feuer- und Alpensalamander gerechnet werden. Für NUSSBAUM liegt der wichtigste Grund, der zu diesen unterschiedlichen Strategien führte, in den verschiedenartigen trophischen Strukturen der beiden Ökosysteme. Das Fehlen planktonischer Organismen in Bächen — die wichtigste Nahrungsgrundlage frisch geschlüpfter Urodelenlarven in Stillgewässern — übte seiner Meinung nach den entscheidenden Selektionsdruck auf die Schlupfgröße der Tiere in Fließgewässern aus und führte zur vermehrten Brutpflege.

THIESMEIER (1987) und THIESMEIER & SCHUHMACHER (1990) belegen in ihren Untersuchungen, daß die Larvenmortalität beim Feuersalamander ganz wesentlich durch die Verdriftung der Tiere bestimmt wird. Besonders die kleinsten Larvenstadien sind davon betroffen. Sie diskutieren in diesem Zusammenhang die Freilandergebnisse von JOLY (1968), der bei seinen Untersuchungen an *S. s. fastuosa* zeigen konnte, daß mit zunehmender Höhe die Weibchen größere Larven und schließlich metamorphosierte Jungtiere absetzen. Diese Befunde lassen den Schluß zu, daß die Abdriftverluste der Larven in schnell strömenden Gebirgsbächen die Selektion größerer und damit widerstandfähigerer Tiere begünstigt hat. Auf diesem Entwicklungsweg wäre auch die Entstehung der Viviparie beim Feuersalamander und vielleicht auch bei *Salamandra atra* denkbar (THIESMEIER & SCHUHMACHER 1990). PETRANKA et al. (1987) kommen bei ihren Untersuchungen an *Ambystoma texanum* zu ganz ähnlichen Schlußfolgerungen. Diese Art laicht sowohl in stehenden als auch in fließenden Gewässern. Die Eier und auch die Schlüpflinge sind bei den fließwasserbewohnenden Populationen größer als bei den Artgenossen in Tümpeln und Teichen. Die Autoren interpretieren ihre Befunde ebenfalls als Anpassung an die unterschiedlichen abiotischen Faktoren der Lebensräume. Allerdings bleibt in diesem Zusammenhang die Frage offen, warum Feuersalamander auch in niedrigeren Höhenstufen in Nordwestspanien vivipar sind (Oviedo liegt auf 230 m üNN). Es bleibt hier anzumerken, daß wir heute nur sehr wenig über diese Populationen und deren Lebensräume wissen. Viele Bereiche im Nordwesten der Iberischen Halbinsel sind ausgesprochen arm an kleineren Fließgewässern. Hier ergeben sich interessante Parallelen zu *Mertensiella luschani* in der SW-Türkei und in Griechenland, die ja ebenfalls — soweit wir es heute wissen — obligatorisch metamorphosierte Jungtiere zur Welt bringen.

Wie eingangs schon erwähnt, können auf der Iberischen Halbinsel mindestens 6 verschiedene Unterarten differenziert werden. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß andere Formen des Feuersalamanders in diesem Bereich einen völlig anderen Entwicklungsweg im Vergleich zu *S. s. bernardezi* eingeschlagen haben. Besonders der Almanzor-Feuersalamander, der in Mittelspanien in der Sierra de Gredos in einer Höhe von circa 2 000 m üNN lebt, besitzt einen stark an den aquatischen Bereich angepaßten Lebenszyklus. Die Weibchen setzen im Vergleich zu mitteleuropäischen Tieren relativ kleine Larven ab, die im Durchschnitt nur

25,8 mm (Extremwerte: 23,8 und 26,8) lang sind, wie eigene Messungen an 29 im Terrarium geborenen und konservierten Jungtieren ergeben haben. Neugeborene Larven von *S. s. terrestris* aus dem Niederbergischen Land sind im Durchschnitt 29,6 mm lang (THIESMEIER 1990). Darüberhinaus besitzen die Tiere des Almanzor-Salamanders eine auffallend lange Larvalphase. Ein Tier, das kurz vor der Umwandlung stand und verendete, maß 88,6 mm (die Durchschnittslänge metamorphosierter Tiere im Niederbergischen Land beträgt 55,0 mm). Bei dieser Unterart, die einen ganz ähnlichen Lebensraum wie *Salamandra atra* im subalpinen Bereich der Alpen bewohnt, sind keine Anzeichen einer Viviparie, eher eine entgegengerichtete Entwicklungstendenz, zu erkennen. Die Präadaptation zum Austragen der Jungen im Mutterleib bei *Salamandra salamandra* muß daher nicht zwangsläufig auf Grund äußerer ungünstiger Bedingungen zur Viviparie führen (v. WAHLERT 1957).

Diese Gegenüberstellung verdeutlicht, daß es speziell bei den nah verwandten Gattungen *Salamandra* und *Mertensiella* verschiedenste Anpassungswege gibt, extreme Lebensräume erfolgreich zu besiedeln. Erwähnenswert sind in diesem Zusammenhang auch die verschiedenen neotenischen Populationen von *Triturus alpestris*, die in Gebirgseen in Jugoslawien vorkommen (z. B. RADOVANOVIC 1961 oder BREUIL & THUOT 1983).

Klimatische Ursachen mögen vordergründig herausragende Selektionsfaktoren darstellen, die die Evolution vieler Tiergruppen vor allem auch im Hinblick auf eine Ausdehnung der intrauterinen Entwicklungsphase beeinflussen (siehe auch die viviparen mitteleuropäischen Reptilien wie *Lacerta vivipara*, *Vipera berus* oder *Coronella austriaca*, die durch diesen Entwicklungsschritt sowohl montane Regionen als auch Teile von Nordeuropa besiedeln konnten), doch müssen auch weitere Faktoren, wie zum Beispiel die oben angeführten, untersucht und diskutiert werden. Die besonderen abiotischen Bedingungen eines Fließgewässers haben auch in anderen Urodengruppen zu bemerkenswerten Entwicklungslinien geführt, aber zu anderen als bei den Salamandridae. So vollzieht sich innerhalb der Gattung *Desmognathus* (Plethodontidae) ein erkennbarer Trend von der aquatischen zur terrestrischen Eiablage und schließlich zur direkten Entwicklung (ORGAN 1961). Diese Befunde, wie auch die oben angeführten eigenen Ergebnisse am Feuersalamander, machen deutlich, daß im Fließgewässer vor allem die Strömung als kaum kalkulierbarer abiotischer Faktor die Evolution von bachbewohnenden Amphibienarten beeinflusst. Auch unter den vielen lotischen Anurenarten gibt es zahlreiche Anpassungswege, um der Strömung zu entgehen oder ihr Widerstand zu leisten (siehe hierzu die Beispiele und Abbildungen in DUELLMANN & TRUEB 1986 oder WEYGOLDT 1986). Der „complex life cycle“ der Amphibien (WILBUR 1980) bietet beste Voraussetzungen, um auf den unterschiedlichen Entwicklungsebenen in Anpassung an sich verändernde Umweltbedingungen die Evolution in verschiedene Richtungen zu lenken. Auf diesem Hintergrund wäre es durchaus vorstellbar, daß der Bernardez- und der Almanzor-Feuersalamander heute genetisch soweit voneinander entfernt sind, daß keine fertilen Kreuzungen mehr möglich sind. Wir bereiten zur Klärung dieser Frage Kreuzungsversuche vor. Hier könnten auch neue Impulse für die systematische Erforschung des Feuersalamanders gegeben werden.

Eine Diskussion über die Viviparie bei *S. salamandra* und *S. atra* sollte nicht abgeschlossen werden ohne einen Hinweis auf die Arbeiten von KAMMERER (1904, 1907), der in Laborversuchen Alpensalamander zur Larvenablage und Feuersalamander zum Absetzen metamorphosierter Jungtiere gebracht hat. Seine Untersuchungen sind in den folgenden Jahrzehnten sehr kritisch betrachtet oder sogar angezweifelt worden (z. B. GASCHÉ 1939, FACHBACH 1969). Allerdings steht bis heute eine ernsthafte Auseinandersetzung mit seinen Ergebnissen in Form einer Wiederholung der Experimente aus.

### Schutzaspekte

Aus den oben dargelegten Gründen verdient die Population des Feuersalamanders in Oviedo einen unbedingten Schutz. Die heutige Situation hat sich, wie beschrieben, in den letzten zwanzig Jahren wenig verändert, doch könnten zahlreiche Neubauten in unmittelbarer Umgebung sowie die neu errichtete vierspurige Ausfallstraße südwestlich des von den Salamandern bevorzugt besiedelten Bahndammes auf eine zukünftige Erschließung, zumindest bis an den Fuß der Bahnböschung hindeuten. Hier gilt es, sowohl die Terra typica einer der interessantesten Unterarten des Feuersalamanders zu erhalten als auch vielleicht die einzige Population von *S. s. bernardezi*, die obligatorisch vivipar ist und die die Fähigkeit verloren hat, Larven abzusetzen.

Der zukünftige Schutz und Erhalt der Tiere sollte auf zwei Ebenen stattfinden: zum einen die weitere kontrollierte Zucht unter geeigneten Haltungsbedingungen und zum anderen Bemühungen über entsprechende Behörden in Zusammenarbeit mit spanischen Kollegen, das Areal in Oviedo langfristig zu erhalten und unter Schutz zu stellen. Erste Kontakte in dieser Richtung sind unternommen worden, und es bleibt zu hoffen, daß sie sich weiter entwickeln und zum Erfolg führen.

### Danksagung

Wir danken Herrn MIGUEL VENCES (Köln) für die spanische Zusammenfassung und verschiedenen Fachkollegen, die durch Anmerkungen und Diskussionen die Arbeit gefördert haben.

### Zusammenfassung

Die Feuersalamander aus Oviedo (Nordwestspanien, Terra typica von *Salamandra salamandra bernardezi*) sind obligatorisch vivipar, wie langjährige Nachzuchten bis in die F<sub>2</sub>-Generation im Terrarium ergeben haben. Die Weibchen setzen in aller Regel metamorphosierte Jungtiere ab; in seltenen Fällen befinden sich die Tiere noch in der Umwandlung.

Diese Population ist bisher die einzig bekannte innerhalb der *bernardezi-fastuosa*-Gruppe, die die Fähigkeit der Larvengeburt völlig verloren hat.

Die Viviparie beim Feuersalamander wird im Zusammenhang mit möglichen Selektionsfaktoren diskutiert.

Die aktuelle Situation des Lebensraumes in Oviedo wird ausführlich dargestellt und Schutzaspekte werden erörtert.

## Resumen

Las salamandras procedentes de la ciudad de Oviedo (Noroeste de España, terra typica de la subespecie *Salamandra salamandra bernardezi*) son obligatoriamente vivíparas. Durante muchos años, estas salamandras se criaron en cautividad, hasta llegar a la generación F<sub>2</sub>. En casi la totalidad de los casos, las hembras paren crías totalmente metamorfoseadas; crías que aún se encuentran en fases avanzadas de la metamorfosis representan raras excepciones.

Se trata, hasta ahora, de la única población conocida dentro del grupo *bernardezi/fastuosa* que perdió totalmente la capacidad de parir larvas no metamorfoseadas.

Discutimos el fenómeno de viviparismo en *Salamandra salamandra* y su relación con posibles factores selectivos.

Describimos la situación actual del biotopo de la población de Oviedo y discutimos posibles formas de protección.

## Schriften

- BAS LOPEZ, S. (1983): Estudio de la situación microevolutiva y de la ecología de *Salamandra salamandra* (L.) en el N. OE. Iberico. — Diss. Universidad de Santiago, 295 S.
- (1984): Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de Galicia, un ensayo de síntesis. — *Amphibia-Reptilia*, Leiden 5: 289-310.
- BREULL, M. & M. THUOT (1983): Etho-ecology of neotenic Alpine newt *Triturus alpestris montenegrinus* RADOVANOVIC 1951 in Lake Bukumir (Montenegro, Yugoslavia): examination of lake communities features and proposal of an ecological determination for neoteny. — *Glas. Republ. Zavoda Zast. Prirode, Titograd*, 16: 85-96.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1986): *Biology of Amphibians*. — New York etc. (Mc Graw-Hill), 670 S.
- EISELT, J. (1958): Der Feuersalamander, *Salamandra salamandra* (L.). Beiträge zu einer taxonomischen Synthese. — *Abh. Ber. Naturkd. Vorges. Mus. Magdeburg* 10: 77-154.
- FACHBACH, G. (1969): Zur Evolution der Embryonal- bzw. Larvalentwicklung bei *Salamandra*. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, Hamburg, 7: 128-145.
- (1976 a): Biologie, Taxonomie und phylogenetische Beziehungen der verschiedenen Unterarten von *Salamandra salamandra* im Bereich der Iberischen Halbinsel. Teil I. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, Hamburg, 14: 59-78.
- (1976 b): Biologie, Taxonomie und phylogenetische Beziehungen der verschiedenen Unterarten von *Salamandra salamandra* im Bereich der Iberischen Halbinsel. Teil II. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, Hamburg, 14: 81-103.
- FACHBACH, G. & W. ALBERT (1971): Zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen bei Vertretern der Gattung *Salamandra* mit Hilfe der Polyacrylamid-Disk-Elektrophorese. — *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, Hamburg, 9: 49-60.
- FREYTAG, G. E. (1955): *Feuersalamander und Alpensalamander*. — Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen Verlag), 79 S.
- GARCIA PARIS, M. (1985): *Los anfibios de España*. — Madrid, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 287 S.
- GASCHE, P. (1939): Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea). — *Revue suisse Zool.*, Genève, 46: 403-548.
- GASSER, F. (1975): Recherches sur le status microévolutif de deux amphibiens Urodèles, l'espèce Pyrénéenne *Euproctus asper* (Dugès) et l'espèce palearctique *Salamandra salamandra* (L.): protéines et groupe sériques, cycles sexuels femelles et morphologie. — Thèse, mention sci., spéc. biol. anim., Paul Sabatier Toulouse, 267 S.

- GROSSENBACHER, H. (1988): Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. — Doc. faun. helv. 7, Neuchatel, 207 S.
- HARMS, J. W. (1946): Die Fortpflanzung von *Salamandra atra* LAUR. — Biol. Zentralbl., Leipzig, **65**: 254-267.
- HILLENIUS, D. (1968): Notes on *Salamandra salamandra* ssp. — Bijdrag. Dierkde., Amsterdam, **38**: 31-38.
- JOLY, J. (1968): Données écologiques sur la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). — Annl. Sci. nat. Zool. Ser. 12, 10: 301-366.
- KAMMERER, P. (1904): Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. — Arch. Entw. mech. **17**: 165-264.
- (1907): Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. und II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa* und der frühgeborenen *Salamandra atra*. — Arch. Entw. mech. **25**: 7-51.
- KLEWEN, R. (1986): Untersuchungen zur Verbreitung, Öko-Ethologie und innerartlichen Gliederung von *Salamandra atra* LAURENTI, 1768. — Diss. Univ. Köln, 185 S.
- (1988): Die Landsalamander Europas, Teil I. — Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen Verlag), 184 S.
- MERTENS, R. (1957): Die Amphibien und Reptilien Korsikas. — Senckenberg biol., Frankfurt/M., **38**: 175-192.
- MERTENS, R. & L. MÜLLER (1940): Die Amphibien und Reptilien Europas. Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940. — Abh. senckenberg. naturf. Ges., Frankfurt/M., **451**: 1-56.
- MERTENS, R. & H. WERMUTH (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960. — Frankfurt/M., 264 S.
- MÜLLER, H. (1968): Geburt von vollentwickelten Jungtieren bei *Salamandra salamandra*. — Aquarien Terrarien, Leipzig, **15**: 317.
- NUSSBAUM, R. A. (1985): The evolution of parental care in salamanders. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, Ann Arbor, **169**: 1-50.
- ORGAN, J. A. (1961): Studies of the local distribution, life history, and population dynamics of the salamander genus *Desmognathus* in Virginia. — Ecol. Monogr., **31**: 189-220.
- PETRANKA, J. W., A. SIH, L. B. KATS & J. R. HOLOMUZKI (1987): Stream drift, size-specific predation, and the evolution of ovum size in an amphibian. — Oecologia, Berlin, **71**: 624-630.
- RADOVANOVIC, M. (1961): Neue Fundorte neotenischer Bergmolche in Jugoslawien. — Zool. Anz., Jena, **166**: 206-218.
- STEINER, H. (1950): Die Differenzierung der palaearktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. — Revue suisse Zool., Genève, **67**: 590-603.
- THIESMEIER, B. (1987): Observations on stream drift in larvae of *Salamandra salamandra terrestris* LACÉPÈDE, 1788. — Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S. E. H., Nijmegen, 1987: 403-406.
- (1990): Untersuchungen zur Phänologie und Populationsdynamik des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra terrestris* LACÉPÈDE, 1788) im Niederbergischen Land (BRD). — Zool. Jb. Syst., Jena, 117 (im Druck).
- THIESMEIER, B. & H. SCHUMACHER (1990): Causes of larval drift of the fire salamander, *Salamandra salamandra terrestris*, and its effects on population dynamics. — Oecologia, Berlin, **82**: 259-263.
- THIESMEIER-HORNBERG, B. (1988): Zur Ökologie und Populationsdynamik des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra terrestris* LACÉPÈDE, 1788) im Niederbergischen Land unter besonderer Berücksichtigung der Larvalphase. — Diss. Univ. GH Essen, 182 S.



- WAHLERT, G. v. (1957): Weitere Untersuchungen zur Phylogenie der Schwanzlurche. Formen-  
zahl und Differenzierungsgrad als umweltabhängige Eigenschaften höherer Kategorien. —  
Verh. zool. Ges., Hamburg, 1957: 347-352.
- (1965): Molche und Salamander. — Stuttgart (Kosmos), 71 S.
- WEYGOLDT, P. (1986): Beobachtungen zur Ökologie und Biologie von Fröschen an einem neo-  
tropischen Bergbach. — Zool. Jb. Syst., Jena 113: 429-454.
- WILBUR, H. M. (1980): Complex life cycles. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 67-93.
- WOLTERSTORFF, W. (1928): Vollmolch-gebärende Feuersalamander aus Oviedo. — Bl. Aquar.- u.  
Terrarienk. Stuttgart, 39: 132-133.
- WUNDERER, H. (1910): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (*Salamandra*  
*atra* LAUR.). — Zool. Jb. Syst., Jena, 28: 23-80.

Eingangsdatum: 23. Juni 1989

Verfasser: Dipl. Biol. Dr. BURKHARD THIESMEIER, Universität GH Essen, Institut für Ökologie,  
Abteilung Hydrobiologie, Universitätsstraße 5, D-4300 Essen; KLAUS HAKER, Brahmweg 21,  
D-4010 Hilden.