

Überlebensraten und Mortalität bei Erdkrötenlarven (*Bufo bufo* L.) im Freiland (Amphibia: Salientia: Bufonidae)

BRUNO VIERTEL

Mit 4 Abbildungen

Einleitung

HERREID & KINNEY (1966) und KADEL (1975a) ermittelten Überlebensraten von *Rana sylvatica*- beziehungsweise von *Bufo calamita*-Larven im Freiland, jedoch ohne auf die Ätilität (Entwicklungs- oder Altersstufen in einer Population; SCHWERDTFEGER 1968) einzugehen. Ebenso fanden die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Gewässer kaum Berücksichtigung.

Die Erdkröte (*Bufo bufo* L.) wurde gewählt, weil die Fortpflanzungsbiologie und Laichplatztreue dieser Art bekannt ist (EIBL-EIBESFELDT 1950; HEUSSER 1958, 1960, 1963, 1968a, b; HEUSSER & OTT 1968; JUNGFER 1943, 1951; SAVAGE 1934), so daß Anknüpfungspunkte für die Ökologie der Larven bestehen.

Die Ermittlungen von Abundanzen und Überlebensraten in Abhängigkeit vom Biotop ist unerlässlich für die Kenntnis der Populationsdynamik und zur Turnover-Berechnung. Aufgrund der Laichplatztreue wird immer pro Laichbiotop die gesamte Larven-Abundanz einer Erdkrötenpopulation erfaßt. Von daher ist auch eine Aussage für eine gesamte Population möglich. Die Abundanzuntersuchungen von HERREID & KINNEY (1966) und von KADEL (1975a) haben, da bei den untersuchten Arten keine Laichplatztreue vorliegt, nur begrenzte Aussagekraft für die Population und zeigen nur Tendenzen an. Dabei erwies sich als unabdingbar:

1. Die Ermittlung der jeweiligen Entwicklungsstadien (Ätilität, SCHWERDTFEGER 1968) der Larven zur Herstellung der Vergleichbarkeit innerhalb der vorliegenden Untersuchung und im Hinblick auf folgende Untersuchungen.
2. Die chemische Analyse der Wässer aus den Untersuchungsbiotopen zur Bestimmung des Wertes ihrer Vergleichbarkeit untereinander und mit weiteren Untersuchungen.

Dank gebührt den Herren Prof. Dr. H. RISLER (Mainz) und Dr. K. KLEMMER (Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main). Besondere Anerkennung gilt Herrn Dr. A. LELEK (Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main) für seine praktische und theoretische Unterstützung bei der Ermittlung des Fischartenspektrums in den Freilandbiotopen.

In den Dank einzuschließen sind auch die finanziellen und organisatorischen Hilfen des Landes Hessen und die Hessische Gesellschaft für Ornithologie und Naturschutz.

Methoden

Als Untersuchungsbiotope wurden 1976 der Kälberteich und der Köpfchenweiher, 1977 der Teich an der Fasanerie und der Köpfchenweiher in dem Hessischen Naturschutzgebiet Kühkopf—Knoblochsaue bei Stockstadt-Erfelden am Oberrhein gewählt. Folgende Gründe waren hierfür maßgebend:

1. Es handelt sich um isolierte Biotope ohne Anschluß an das Altarmsystem des Rheins. Eine klare Begrenzung von Biotopen und damit des Demotopes der betreffenden Population ist aber für die Abundanzuntersuchung unabdingbar.

2. Sie sind alle etwa gleich groß (ca. 1000 m²). Ihre Lage ist verschieden: Der Kälberteich ist ein reiner Auwaldteich, der Köpfchenweiher ist zwar auch von Auwald umschlossen, aber nach Norden hin offen, und der Teich an der Fasanerie liegt im Offenland, umgeben von Ackerfläche. Die Waldkulisse ist ca. 150 m entfernt.

3. Der Besatz an möglichen Räubern (Fische) ist verschieden.

4. Konkurrierende Anurenlarven sind in Abundanz und Art nur gering vertreten. *Rana arvalis* laichte in den Gewässern zwar ab, jedoch konnten bei den wöchentlichen Abundanzfängen keine oder nur wenige Larven (ca. zehn Larven im Köpfchenweiher 1976) gefangen werden. *Pelobates fuscus* wurde zwar gehört, Larven wurden aber keine festgestellt.

Die hohen Wasserstände im Jahr 1977 und ihr kurzes Absinken kurz nach der Erdkrötenlaichzeit (Köpfchenweiher, Kälberteich und Teich an der Fasanerie vom 16. bis 18. März) ließen bis zum 22. März den Laichplatz im Kälberteich fast gänzlich trockenfallen. Notgedrungen mußten nach wenigen Abundanzuntersuchungen, die eine sehr geringe Überlebensrate von nur 908 Embryonen vom Stadium 23.2 (22. April) zeigten, die Fänge in diesem Gewässer eingestellt werden. Statt dessen wurde die Larvalpopulation im Teich an der Fasanerie untersucht. Es wurden jedoch zum Vergleich auch dem Kälberteich Wasserproben entnommen, ebenso auch Temperatur, pH-Wert und Sauerstoff gemessen.

Schon bei den vorangegangenen Untersuchungen war es klar, daß aus Gründen der besseren Kontrollier- und Vergleichbarkeit ein freilandähnliches Gewässer unabdingbar war, in dem Prädation (Räuber—Beute Verhältnis; TISCHLER 1976) und Mortalität beobachtet werden konnten. Mit der Schaffung eines 3×4 m großen Teiches im elterlichen Garten in der Rheinaue wurde diese Möglichkeit im Februar 1977 gegeben.

Zur Abdichtung des Versuchsteiches diente eine schwarze Lupolenfolie (siehe BASF, 4. Aufl.). Mittels einer Trennwand aus Nylongaze konnte der Teich in eine Kontrollhälfte und eine gleich große Prädationshälfte geteilt werden. Eine Abdeckung aus Nylongaze verhinderte den Einflug von eventuell kaulquappenfressenden Insekten, ebenso die Migration der neu metamorphosierten *Bufo bufo*.

Die Vegetation bestand aus *Chara*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton crispus*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus fluitans*, *Hippuris vulgaris*, *Nuphar luteum*, *Lemna trisulca*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus* und *Typha angustifolia*.

Von vier Laichpaaren (aus dem Köpfchenweiher am 21. III. 1977) wurden für jeden Teil des Versuchsteiches 6400 Eier (Stadien 4 bis 8) ausgezählt. Dabei wurde darauf geachtet, daß der Laich jedes Paares immer zur Hälfte in die beiden Teile eingebracht wurde, um die gegebenenfalls genetischen Unterschiede auszugleichen. Der Laich entwickelte sich auf Nylongaze liegend etwa 5 cm vom Untergrund entfernt und etwa 15 cm unter Wasser.

Am 24. IV. wurden fünf *Triturus cristatus* bis zum 8. V., ab 8. V. bis zum 22. V. vier Anisopterenlarven, vom 22. V. bis zum 5. VI. sechs Aeshnidenlarven und vom 5. VI. bis zum 24. VII. acht Imagines von *Dytiscus marginalis* (alle aus dem Köpfchenweiher) in den Prädationsteil eingesetzt.

Zur Ermittlung der jeweiligen Populationsgröße (Abundanz) wurde eine der bekannten Wiederfangmethoden gewählt (BAILEY 1952, WELCH 1960). Die Markierung der Larven erfolgte mit 0,005%igem Neutralrot (HERREID & KINNEY 1966, ROMEIS 1968). Die Larven mußten 15 min im Färbebad (2000 ml) exponiert werden, kurz nach der entsprechenden Verdünnung der einprozentigen Standardlösung. Der Wiederfang erfolgte 24 Stunden später. Die beschriebene Methode ist mit den folgenden Voraussetzungen erfolgreich anwendbar (nach SOUTHWOOD 1966, RICKER 1956):

1. Die Markierungsmethode darf die Überlebenschance des betroffenen Individuums nicht beeinträchtigen.
2. Die markierten Individuen müssen in der Gesamtpopulation statistisch gleich verteilt sein.
3. Der Wiederfang muß den gesamten Demotop der Population erfassen.
4. Die Markierung muß leicht erkennbar sein.
5. Die Tiere dürfen durch die Markierung nicht leichter oder schwerer zu fangen sein.
6. Das Zeitintervall zwischen dem Aussetzen der markierten Tiere und dem Wiederfang muß beträchtlich kleiner sein als die gesamte Untersuchungsdauer.
7. Die Intervalle zwischen dem Aussetzen und dem Wiederfang müssen immer gleich sein.

Das physiologische Überleben der Larven ist nur geringfügig beeinflusst. Von neun Färbekontrollen waren nach 48 Stunden in nur zwei Fällen je vier ($n = 100$) beziehungsweise zwei ($n = 50$) Larven tot. Im Verhalten waren keine Besonderheiten auffällig. Da die Pigmentierung der untersuchten Art sehr dicht ist, fällt die Rotfärbung nur wenig auf, so daß keine höhere Prädation angenommen werden kann. Somit kann Punkt (1) als erfüllt betrachtet werden, ebenso Punkt (5).

Die gleiche Verteilung der Markierten im Demotop wird durch das Aussetzen an allen Fundstellen in annähernd dem gleichen Zahlenverhältnis und die gegebene Möglichkeit der aktiven Vermischung mit den Nichtmarkierten im 24-h-Zeitraum gesichert. Das letztere trifft auf Embryonalstadien, zum Beispiel Stadium 22, mit dem noch ausgebildeten Haftorgan nicht in diesem Maße zu, da diese Tiere weit weniger vagil sind und zum Teil noch außen an der Laichgallerte hängen. Daher kann es zu Fehlmessungen kommen (cf. Köpfchenweiher 1977).

Der fast ausschließliche Aufenthalt der Larven in der Flachwasserzone erleichterte Fang und Wiederfang und somit auch die Erfüllung von Punkt (3).

Die Markierung war 48 Stunden lang gut erkennbar, jedoch nach einer Woche vollständig verschwunden, so daß die erste Markierung die folgende usw. nicht beeinträchtigte (Punkt 5).

Das immer eingehaltene Zeitintervall von 24 Stunden und die lange Untersuchungsdauer von mindestens fünf Wochen (Teich an der Fasanerie) und meist mehr entsprechen den Forderungen von Punkt (6) und (7).

Die statistische Auswertung des Zahlenmaterials erfolgte nach WELCH (1960).

Die Gesamtpopulation beträgt $Z = X/P_T$; P_T ist die Wiederfangrate, X die bekannte Anzahl der markierten Larven in der Population:

$$P_T = \frac{x}{y + x} .$$

Hierbei ist x die Anzahl der markierten Larven im Wiederfang und y diejenige der Unmarkierten. Die Varianz von Z ist

$$S_Z^2 = \left(\frac{X}{P_T^2} \right)^2 \cdot S_{P_T}^2; \quad S_{P_T} = P_T \frac{1 - P_T}{x + y} .$$

Die Abundanzkurven sind zusammen mit den Mortalitätsraten je Probenzeitraum gegen die Probedaten und zusammen mit den Mortalitätsraten in 24 Stunden gegen die Entwicklungsstadien abgetragen (Abb. 1a, b; 2a, b; 3a, b).

Von den vorhandenen Normentafeln erscheint diejenige von LIMBAUGH & VOLPE (1957) über die Entwicklung von *Bufo valliceps* aus Gründen der einwandfreien graphischen und übersichtlichen Darstellung als am besten verwendbar.

Zur Charakterisierung der Temperaturverhältnisse in den Larvalbiotopen war es notwendig, den Tagesgang der Temperatur während der Zeit der größten Insolation (Sonneneinstrahlung) festzustellen (Kälberteich, Köpfchenweiher und Teich an der Fasanerie am 10. V. und 13. VI. 1977 von 8 bis 20 h). Für die Sauerstoffmessungen wurde das batteriegetriebene Sauerstoffmeßgerät mit einer Meßgenauigkeit von $\pm 1\%$ (bei $1 \text{ mg O}_2 \pm 2\%$) eingesetzt. Die Messungen des pH-Wertes erfolgte mit einem batteriegetriebenen pH-Meter mit einer Skalengenauigkeit von 0,1. Der Tagesgang der Temperatur im Versuchsteich wurde mit Minimum- und Maximumthermometer vom 10. IV. 1977 bis zum 28. VIII. 1977 gemessen.

Die quantitativen Bestimmungen von Ammonium (NH_4^+), wasserlöslichem Phosphat (PO_4) und Nitrat (NO_3^-) wurde mit dem Zeiss-Spektralphotometer PM2D (Quecksilberlampe) vorgenommen. Der Ansatz der Reagenzien für die Ammonium- und Phosphatbestimmungen erfolgte in Anlehnung an SCHWOERBEL (1966) mit Modifikationen: Die Phosphatbestimmung gelang mit der Zinn-II-chloridlösung nicht, da die angesäuerte Molybdatlösung mit dem Reduktionsmittel Zinn auch ohne Phosphat reagiert. Statt dessen wurde Ascorbinsäure als Reduktionsmittel benutzt. Das Phosphat wurde nach 25 min bei 700 nm und das Ammonium nach 15 min bei 425 nm photometriert. Zur Nitratbestimmung (nach MERCK, 4. Aufl.) mußten zur genaueren Messung die Proben (10 ml) 1:3 verdünnt werden. Dann wurde nach 15 und 45 min bei 420 nm photometriert. Zu den Bestimmungen von Karbonathärte und festgebundener Kohlensäure kamen wiederum die Angaben bei SCHWOERBEL (1966) zur Anwendung.

Die Calcium- und Chloridbestimmung gelang titrimetrisch (Aquamerck, Meßgenauigkeit: 2 ppm). Die Eisen- und Nitritbestimmung wurde kolorimetrisch vorgenommen (Aquamerck). Die Abstufungen betragen 0,1, 0,3, 0,5, 1,0, 2,5, 5,0, 7,5, 12,5; 25 und 50 ppm (Eisenbestimmung) und 0,025, 0,05, 0,1, 0,25, 0,5, 1, 2, 5, 10 und 20 ppm (Nitritbestimmung).

Ergebnisse

Abundanzen

Köpfchenweiher und Kälberteich 1976

Der Vergleich der Abundanzkurven (Abb. 1a, b) der beiden Biotope zeigt sehr deutlich die unterschiedlichen Überlebens- beziehungsweise Mortalitätsraten im Laufe der Embryonal- und Larvalentwicklung. Da sich die Fehlerbereiche nicht überschneiden, muß der unterschiedliche Verlauf als gesichert angenommen werden. Der Anstieg am zweiten Meßtag (5. V. 1976) liegt im Köpfchenweiher mit seinem Fehler (± 9411) im gleichen Bereich wie bei der ersten Messung am 28. IV. (± 7845). Somit ist kein Anlaß zur Annahme eines größeren systematischen Fehlers gegeben.

Der steilere Abfall der Abundanz im Kälberteich mit einem scharfen Knick im Bereich des Stadiums 29 und der darauf folgende extrem asymptotische Verlauf ist in den Ergebnissen vom Köpfchenweiher und dem Teich an der Fasanerie (1977) in gleicher Weise wiederzufinden.

Die weit geringere Änderung des Abfalls der Abundanzkurve Köpfchenweiher 1976 repräsentiert, verglichen mit dem Kälberteich, am Anfang geringere und etwa vom Stadium 29 an größere Mortalität. Die Überlebensraten der beiden Populationen unterscheiden sich vom Stadium 24.6 an wesentlich (Köpfchenweiher 1,95%, Kälberteich 6,29%; Tab. 1).

Das heißt: Im Köpfchenweiher erreichen 168 Larven/Pärchen das Stadium 36.2 bei 15 Laichpaaren und 70 Männchen am Laichplatz und im Kälberteich 69 Larven/Pärchen bei 58 Laichpaaren und 330 unverpaarten Männchen.

Köpfchenweiher 1977 und Teich an der Fasanerie 1977

Der Fehler der Abundanz am dritten Meßtag (4. V. 1977) von ± 2793 für den Köpfchenweiher liegt wie 1976 im Fehlerbereich (± 2313) der vorhergehenden Messung (20. IV. 1977). Der schon erwähnte scharfe Knick im Bereich des Stadiums 29 und der folgende asymptotische Verlauf ähneln sich sehr (Abb. 2a, b). Jedoch sind die Larvenmengen im Teich an der Fasanerie zunächst größer, nähern sich aber allmählich denen des Köpfchenweihers. Die Abundanz vom 27. V. 1977 fällt allerdings aus dem Bild heraus. Auffallend ist der Entwicklungsunterschied beim Abknicken der Kurve. Bis zum Stadium 37.4 unterscheiden sich die Überlebensraten mit 8,78% im Köpfchenweiher und 19,57% (bis Stadium 37.7) im Teich an der Fasanerie. Die Überlebensrate betrug pro Pärchen bei 20 Laichpaaren und 120 Männchen am Laichplatz 140 Individuen des Stadiums 37.4 am Köpfchenweiher und bis Stadium 37.7 im Teich an der Fasanerie bei 21 Laichpaaren und 160 Männchen 265 Larven/Pärchen (Tab. 1).

Der Versuchsteich

Bis zum Schlüpfen (Stadium 19) ist die Mortalität der frühen Embryonalstadien mit 32 Individuen (0,5% für den gesamten Zeitraum) im Prädationsteil und mit 52 Individuen (0,81% für den gesamten Zeitraum) in der Kontrolle gering.

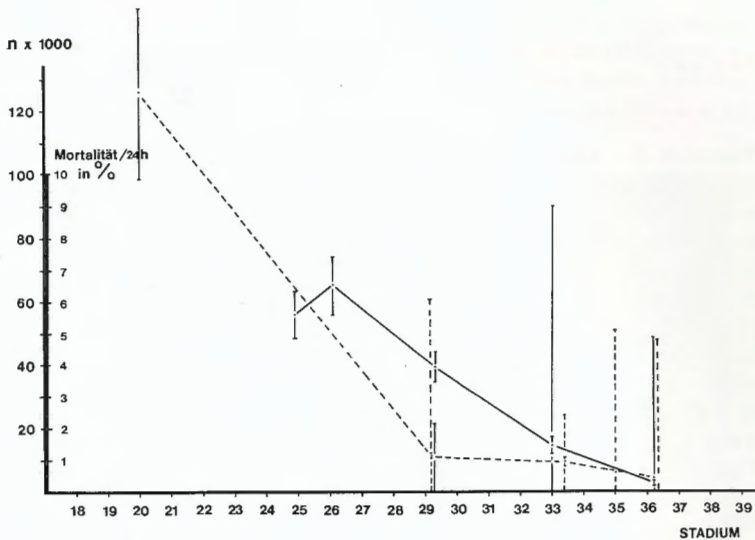


Abb. 1a. Überlebensrate (Kurven) und Mortalität (Säulen) in Köpfchenweiher (1976) und Kälberteich (1976), abgetragen gegen die Entwicklungsstadien. — Köpfchenweiher, — — — Kälberteich; — · — = Standardfehler.

Survivorship (curves) and mortality (columns) in Köpfchenweiher (1976) and Kälberteich (1976) plotted against the stages. — · — = standard error.

Der Verlauf der beiden Kurven ist bis einschließlich 3. VI. 1977 nahezu identisch (Abb. 3a, b). Die Fehlerbereiche überlappen sich. Auch der Anstieg am 29. V. muß unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden. Vom Einsetzen der acht Imagines von *Dytiscus marginalis* an sinkt die Abundanz im Prädationsteil beträchtlich, so daß dort zwischen dem 5. VI. und dem 24. VII. eine mehr als dreimal so große Mortalität herrscht (706 Larven) als im Kontrollteil (228 Larven). Dies bedeutet, daß jeder Gelbrandkäfer in diesem Zeitraum 88 Larven erbeutet, umgerechnet 1,8 Larven pro Tag und Gelbrand. Die Prädationsraten der anderen eingesetzten Prädatoren (fünf *Triturus cristatus*, vier Anisopteren- und sechs Aeshnidenlarven) liegen, wie schon angedeutet, im Fehlerbereich der Messungen. Die Überlebensrate beträgt vom Stadium 24.6 bis 35.7 in der Kontrolle 30,06%, im Prädationsteil bis Stadium 35.3 18,36%. Die Überlebensrate pro Laichpaar ist dann bei je zwei Laichpaaren 293 Larven im Prädationsteil und 515 Larven in der Kontrolle (Tab. 1).

Die Überlebensrate pro Laichpaar bis zum Abschluß der Metamorphose (St.45)

Da eine genaue Ermittlung der Anzahl der frisch metamorphosierte Erdkröten (St.45) unter den gegebenen Voraussetzungen im Freiland nicht möglich

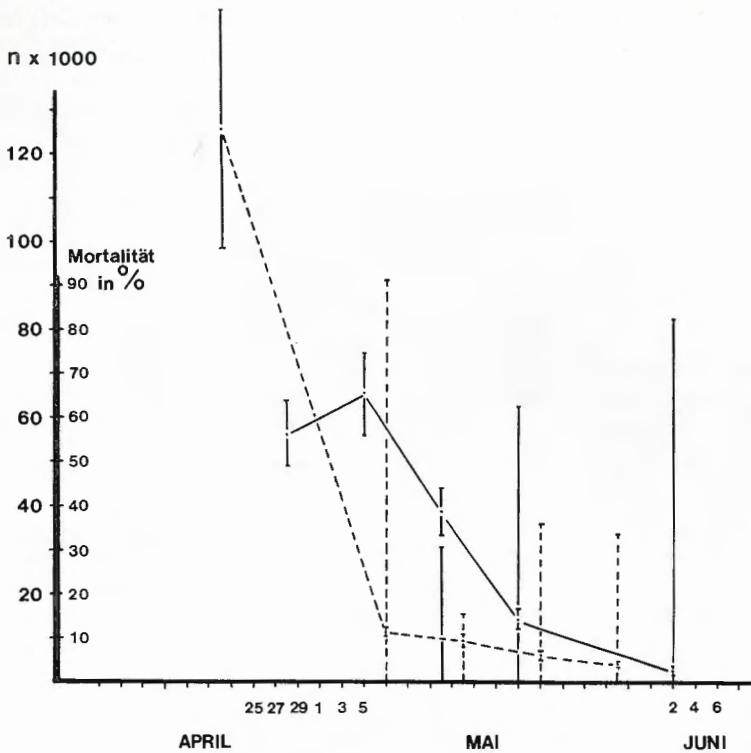


Abb. 1b. Überlebensrate (Kurven) und Mortalität (Säulen) in Köpfchenweiher (1976) und Kälberteich (1976), abgetragen gegen die jeweiligen Probetage. — Köpfchenweiher, — — — Kälberteich; — · — = Standardfehler.

Survivorship (curves) and mortality (columns) in Köpfchenweiher (1976) and Kälberteich (1976) plotted against the days of sample. — · — = standard error.

war, mußte von den Stadien 35.3, 35.7 im Versuchsteich, 36.2 im Köpfchenweiher und Kälberteich 1976, 37.4 im Köpfchenweiher 1977 und 37.7 im Teich an der Fasanerie ab an Hand der Individuen des St.45 des Versuchsteiches entsprechend in den Freilandbiotopen geschätzt werden. Die Schätzung zeigt große Schwankungen für die Population im Köpfchenweiher 1976 und 1977 und eine relativ hohe Individuenzahl im Teich an der Fasanerie (Tab. 1).

Prädation

Die Prädation errechnet sich aus der Mortalität in den Freilandbiotopen beziehungsweise dem Prädationsversuch im Versuchsteich abzüglich der Mortalität im Kontrollversuch (M - P) (Tab. 2).

Tab. 1. Überlebensraten und die Anzahl metamorphosierter Individuen von *Bufo bufo*.

Stad.	Abundanz	Stad.	Abundanz	Überlebens- rate in %	Meta- morphosierte Individuen*	Meta- morphosierte Individuen/ Laichpaar*
Versuchsteich 1977						
24.6 P	3191	35.3	586	18,36	75	38 bei 2 L.P.
24.6 K	3427	35.7	1030	30,06	98	49 bei 2 L.P.
Köpfchenweiher 1977						
25.3	31898	37.4	2800	8,78	(267) 270 (13.35)	13 bei 20 L.P.
Teich an der Fasanerie 1977						
28.8	28249	37.7	5529	19,57	(527) 530 (25.09)	25 bei 21 L.P.
Köpfchenweiher 1976						
24.9	56321	36.2	1100	1,95	(105) 110 (7.00)	7 bei 15 L.P.
Kälberteich 1976						
24.9	64000	36.2	4028	6,29	(384) 380 (6.62)	7 bei 58 L.P.

* (Individuen des St.45 für die Freilandbiotope an Hand der Ergebnisse aus dem Versuchsteich errechnet.) Errechnete Zahlen in Klammern, gerundete Zahlen dahinter.

Der Prädationsversuch zeigte eine vergleichsweise geringe Prädation. Die Prädationsraten sind im Freiland von Biotop zu Biotop umgekehrt abgestuft wie die Überlebensraten bis zur Vormetamorphose (cf. Abb. 1a, b; 2a, b; 3a, b).

Abiotische Faktoren

Der Gang der Temperatur während der Insolation erreicht erwartungsgemäß im Teich an der Fasanerie die höchsten Werte; handelt es sich doch um den einzigen Biotop, der im Offenland liegt und nicht der Beschattung umstehender Bäume unterliegt. Von den anderen Freilandbiotopen, als Auwaldteiche der Beschattung ausgesetzt, erreichte nur der Kälberteich ab 16.30 h am 13. VI. 1977 die Werte des Teiches an der Fasanerie. Diese stärkere Erwärmung des Kälberteiches, höher als am 10. V. 1977, hängt mit dem höheren Sonnenstand und der damit verbundenen Möglichkeit des Durchstrahlens durch eine Nordost-Lücke in der Waldkulisse zusammen. Minimum- und Maximumwerte des Versuchsteiches liegen an den entsprechenden Kontrolltagen in drei von zwölf Fällen über den Werten der Freilandbiotope.

Die Sauerstoffkurven der Freilandgewässer unterscheiden sich quantitativ erheblich, jedoch weniger in der Tendenz ihres Verlaufes. Die pH-Werte unterscheiden sich nicht wesentlich.

Abgesehen von dem höheren PO_4^{--} - und Ca^{++} - Gehalt im Teich an der Fasanerie, unterscheiden sich die Analysenergebnisse aus den Freilandbiotopen nicht wesentlich voneinander. Ihre Nitrat-, Nitrit-, Phosphat- (außer dem Teich an

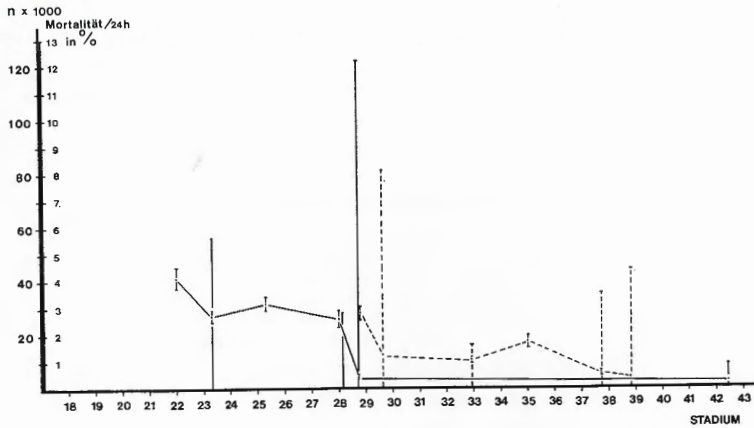


Abb. 2a. Überlebensrate (Kurven) und Mortalität (Säulen) in Köpfchenweiher (1977) und Teich an der Fasanerie (1977), abgetragen gegen die Entwicklungsstadien. — Köpfchenweiher, — — — Teich an der Fasanerie; — · — = Standardfehler.

Survivorship (curves) and mortality (columns) in Köpfchenweiher (1977) and Teich an der Fasanerie (1977) plotted against the stages. — · — = standard error.

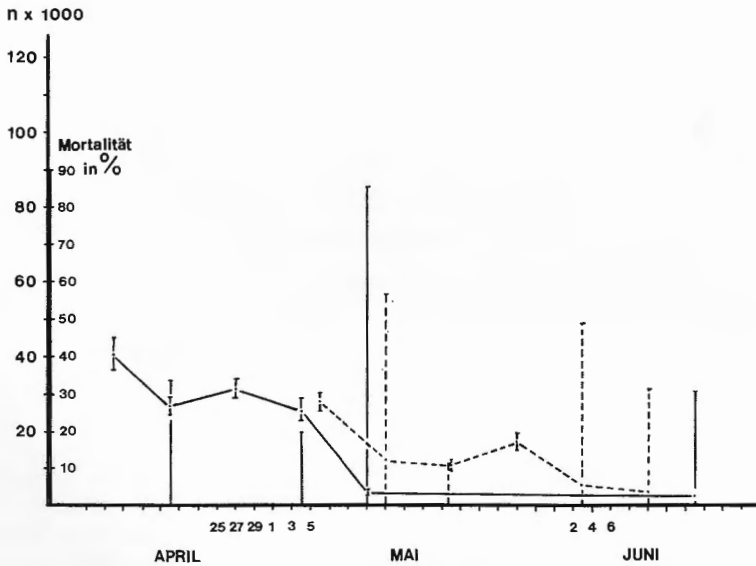


Abb. 2b. Überlebensrate (Kurven) und Mortalität (Säulen) in Köpfchenweiher (1977) und Teich an der Fasanerie (1977), abgetragen gegen die jeweiligen Probetage. — Köpfchenweiher, — — — Teich an der Fasanerie; — · — = Standardfehler.

Survivorship (curves) and mortality (columns) in Köpfchenweiher (1977) and Teich an der Fasanerie (1977) plotted against the days of sample. — · — = standard error.

der Fasanerie) und Eisengehalte entsprechen den Normalwerten für Trinkwasser (HÖLL 1970). Dagegen sind die Ammonium-, Chlorid- und Calciumgehalte erhöht. Die Karbonathärte ist auffällig hoch, ebenso wie der schon erwähnte Phosphatgehalt im Teich an der Fasanerie (Abb. 4, Tab. 3).

Tab. 2. M – P (Mortalität im Kontrollversuch), Gesamtmortalität und die errechnete Prädation.

M – P pro 24 h		Gesamtmortalität pro 24 h	Prädation pro 24 h
Kälberteich			
3,1‰ St.28.6 (21. V. 1977)		6,1‰ St.29.2 (7. V. 1976)	3,0‰
0,3‰ St.35.7 (26. VI. 1977)		5,1‰ St.35 (21. V. 1976)	4,8‰
Köpfchenweiher			
3,1‰ St.28.6 (21. V. 1977)		2,2‰ St.29.3 (12. V. 1976)	0,9‰ geringer M – P
3,1‰ St.28.6 (21. V. 1977)		12,2‰ St.28.7 (11. V. 1977)	9,1‰
0,3‰ St.35.7 (26. VI. 1977)		0,9‰ St.42.4 (15. VI. 1977)	0,6‰
Teich an der Fasanerie			
3,1‰ St.28.6 (21. V. 1977)		8,1‰ St.29.6 (13. V. 1977)	5,0‰
0,3‰ St.35.7 (26. VI. 1977)		2,6‰ St.37.7 (3. VI. 1977)	2,3‰
Prädationsversuch			
0,3‰ St.35.7 (26. VI. 1977)		1,5‰ St.35.3 (26. VI. 1977)	1,2‰

Diskussion

Abundanzen

Legt man die Zahlen zugrunde, die HEUSSER (1968c) an den Erdkrötenpopulationen des Gattikerweiher und des Waldweiher bei Thalwil (Zürich) von 1962 bis 1966 ermittelt hat, so kommt man zu dem folgenden Bild: HEUSSER gibt für geschlechtsreife Erdkröten eine Turnover-Rate (ODUM 1971) bei einer Zeit von vier bis fünf Jahren von 20 bis 25‰ pro Jahr an. Da das Turnover von der Metamorphose bis zur Geschlechtsreife genau so lang dauert (nämlich drei bis fünf Jahre), kann man die gleiche Turnover-Rate annehmen. Setzt man dabei vier Jahre als Mittel und 20‰ Verlust an, so überleben, bezogen auf Tab. 1, rund 54 (Köpfchenweiher 1976) und 76 Kröten (Kälberteich 1976) bis zur

Geschlechtsreife. Die Weibchenzahl (Geschlechtsverhältnis der Populationen jeweils in Klammern) wäre dann in obiger Reihenfolge rund acht (1:7), zwölf (1:9), vier (1:6) und elf (1:7). Dies würde bedeuten, daß nach vier Jahren rund 32, 48, 16 und 44 Weibchen reproduktionsfähig sind; das natürlich rechnerisch ohne Berücksichtigung der Tatsache, daß die einzelnen Jahrgänge nicht geschlossen geschlechtsreif werden (siehe oben). Die ermittelten Ergebnisse würden darauf hindeuten, daß die Populationen sich einigermaßen erhalten und, vorsichtig ausgedrückt, im Falle derjenigen vom Teich an der Fasanerie sogar leicht vergrößern können, wenn die Überlebensrate keinen zu großen Schwankungen unterworfen ist.

Die weit geringere Mortalität im Kontrollteil des Versuchsteiches gibt guten Aufschluß über die Einwirkung von Prädatoren sowohl im Prädationsteil des Versuchsteiches als auch in den Freilandbiotopen. Sie ist über siebenmal (Kälberteich 1976), dreimal (Köpfchenweiher 1976), fast 3,6mal (Köpfchenweiher 1977), 1,9mal (Teich an der Fasanerie) und 1,8mal (Prädationsteil) geringer als in den anderen untersuchten Biotopen. Die Mortalität im Kontrollteil ist die Gesamtmortalität abzüglich der Prädation ($M - P$). Bei Erdkröten ist sie vermutlich konstanter als bei anderen einheimischen Amphibien. Dies dürfte auf der großen Laichplatztreue (EIBL-EIBESFELDT 1950; HEUSSER 1958, 1960, 1968b; HEUSSER & OTT 1968; JUNGFER 1943, 1951) und der damit möglicherweise verstärkten Gendrift beruhen.

Ein Crowd-Effekt (intra- und interspezifische Konkurrenz ab einer bestimmten Individuendichte; ADOLPH 1929, ROSE 1960) kann bei der Versuchsanordnung mit rund 3000 l Wasser für anfänglich 6348 Embryonen hinsichtlich der Mortalität nach den Ergebnissen von KADEL (1975b) nicht angenommen werden.

Diese Überlegungen lassen es zu, $M - P$ in die weitere Diskussion als festen Parameter zu übernehmen.

$M - P$ ist bis zum Schlüpfen der Embryonen (St.18) mit 0,81% gering (cf. auch *Bufo cognatus*, BRAGG 1940). Die Änderung im Bereich der Stadien 28/29 im Verlauf der Überlebenskurve ist in den anderen Untersuchungsbiotopen ebenfalls repräsentiert (Ausnahme: Köpfchenweiher 1976, Abb. 1a, b), auch bei den noch zu diskutierenden Wachstumsraten und der Ätilität. HERREID & KINNEY (1966) ermittelten im Freiland (unter Prädationsbedingungen) den gleichen Kurvenverlauf für *Rana sylvatica*, wobei die Abundanzen nur gegen die Probedaten abgetragen sind und am eingangs besprochenen Knick nur „Hindlimbs“ steht. Dies entspricht offensichtlich dem angesprochenen Stadienbereich 28/29 (nach LIMBAUGH & VOLPE 1957). Auch der weitere Kurvenverlauf bei HERREID & KINNEY ähnelt den hier ermittelten Überlebenskurven, so derjenige vom Sheep Creek den beiden aus dem Versuchsteich. In beiden Fällen sinkt die Überlebensrate beim Erscheinen der Vorderextremitäten. Daß dies nicht nur mit dem nun auftretenden Endstadium 45 zu tun hat, das in der Überlebenskurve natürlich rein statistisch als „Fehlen“ und daher nicht sauber von der Mortalität trennbar erscheint, zeigt wiederum die Kontrollkurve: Die erhöhte $M - P$ ist schon vor Eintritt der Metamorphose vorhanden. Rechnet man die Anzahl (Tab. 1) der Metamorphosierten auf, so ist immer noch ein hoher ($M - P$)-Wert festzustellen.

In den Überlebenskurven des Kälberteiches 1976 und des Teiches an der Fasanerie 1977 ist ebenfalls in diesem Bereich eine erhöhte Mortalität angedeutet.

Die Überlebenskurve des Prädationsteiles des Versuchsteiches zeigt, daß die fünf eingesetzten *Triturus cristatus*, die vier Anisopteren-Larven, ebenso die sechs Aeshniden-Larven keine wesentlichen Larvenmengen erbeuteten. Dies steht etwas im Widerspruch zu den Angaben von HAJEK-HALKE (1949); möglicherweise deshalb, weil zumindest die Insekten unter den angeführten Räubern im Aquarientest Versuch Larven erbeuten. Das heißt aber nicht, daß sie dies im Freiland beim Vorhandensein anderer Beutetiere in gleichem Maße auch tun müssen. Tatsächlich war in dem hier durchgeführten Freilandversuch nur *Dytiscus marginalis* sicher Prädator (cf. auch HERREID & KINNEY 1966).

Die Einwirkung von M - P während der einzelnen Entwicklungsstadien wurde im Zusammenhang mit der Kontrollkurve ausführlich erörtert. Die Frage, die sich nun anschließt, muß natürlich die nach dem Einwirken der prädationsbedingten Mortalität im Verlaufe der Entwicklung sein. Hierbei dient M - P des Kontrollversuches als Vergleichsgröße. Die Abb. 1a, b, 2a, b und 3a, b lassen keinen Zweifel daran, daß zwar vom Schlüpfen an eine mehr oder weniger konstante Prädation festzustellen ist, die jedoch im Bereich der Stadien 28 bis 30 früh die zunächst höchste Rate erreicht. Die nächste größere Mortalität durch

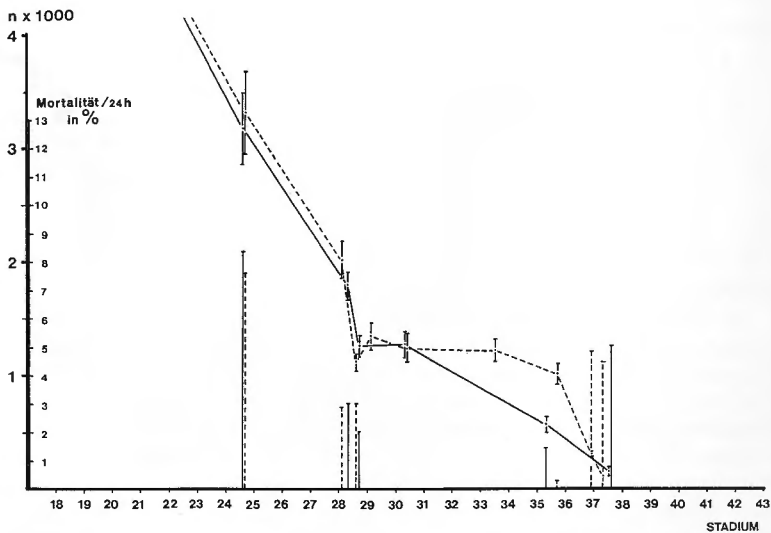


Abb. 3a. Überlebensrate (Kurven) und Mortalität (Säulen) im Versuchsteich, abgetragen gegen die Entwicklungsstadien. — Prädationsteil, - - - Kontrollteil; Zeitpunkt des Einsetzens der Prädatoren: a = 5 *Triturus cristatus*; b = 4 Zygoptera; c = 6 Aeshnidae; d = 3 *Dytiscus marginalis* (Imagines). - · - = Standardfehler.

Survivorship (curves) and mortality (columns) in the experimental pond plotted against the stages; time of exposition of the predators: a = 5 *Triturus cristatus*; b = 4 Zygoptera; c = 6 Aeshnidae; d = 3 *Dytiscus marginalis* (imagines). - · - = standard error.

Prädation tritt in der Vormetamorphose (St.35 bis 38 früh) auf. Dies deckt sich auffällig mit dem Einsetzen der erhöhten M - P. In der Konsequenz heißt dies, daß bei der Bildung der Hinterextremitäten und danach der Vorderextremitäten eine, offensichtlich entwicklungsbedingte, höhere M - P und eine höhere, ökologisch bedingte, Prädation einsetzen. Die erhöhte M - P fällt offenbar mit physiologischen Änderungen zusammen. So erhöht sich bei *Rana temporaria* zum Beispiel und weniger stark ausgeprägt bei *Bufo calamita* im Stadienbereich 28/30 die Herzfrequenz, um danach wieder geringfügig abzusinken, ebenso erhöht sie sich nochmals etwa im Stadienbereich 40 (JAEGER 1968).

Die prädatationsbedingte Abnahme vom Stadium 28 an ist nicht allein auf die nun größere Beweglichkeit zurückzuführen; setzt diese doch in den letzten Embryonalstadien (St.25) schon ein. Vielmehr kommt eine auf Grund der Verhaltensweise dieser Art bestimmte Dispersionsbedingung (SCHWERDTFEGER 1968) hinzu: Nach den am Köpfchenweiher 1976 gemachten Beobachtungen halten sich die Individuen im Stadium 26 (4. V. 1976) entweder noch direkt an den Resten der Gallerte oder höchstens 3 m davon entfernt in der extremen Flachwasserzone auf. Erst im Stadium 29 (10. V. 1976) entfernten sich die Larven bis zu 7,5 m

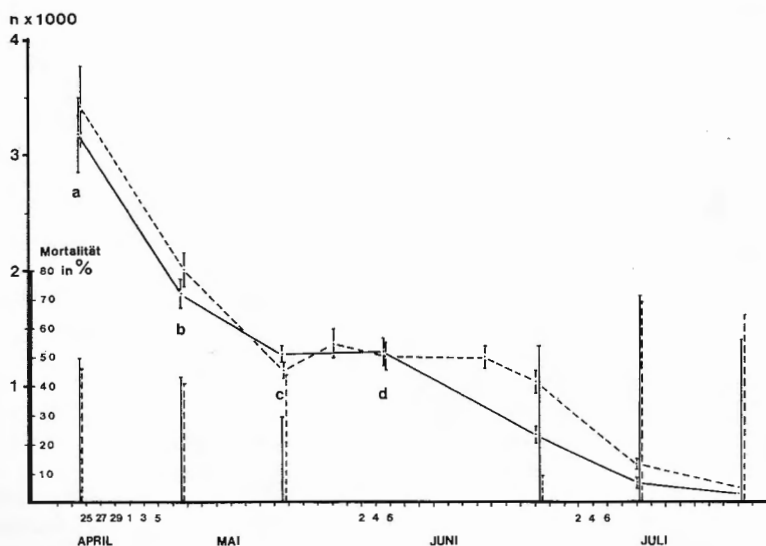


Abb. 3b. Überlebensrate (Kurven) und Mortalität (Säulen) im Versuchsteich, abgetragen gegen die jeweiligen Probetage; — Prädationsteil, - - - Kontrollteil; Zeitpunkt des Einsetzens der Prädatoren: a = 5 *Triturus cristatus*; b = 4 Zygoptera; c = 6 Aeshnidae; d = 3 *Dytiscus marginalis* (Imagines). - · - = Standardfehler.

Survivorship (curves) and mortality (columns) in the experimental pond plotted against the days of sample; time of exposition of the predators: a = 5 *Triturus cristatus*; b = 4 Zygoptera; c = 6 Aeshnidae; d = 3 *Dytiscus marginalis* (imagines). - · - = standard error.

weit vom Laichbiotop. Sie hielten sich ausschließlich in der tieferen Flachwasserzone (ca. 60 cm) auf (siehe Arbeitsmethoden). Beobachtungen im darauffolgenden Untersuchungsjahr bestätigen dies.

Erst in diesem Demotop können die Prädatoren, im vorliegenden Falle Fische, wie anschließend noch erörtert wird, ihre Beute erreichen. Der auf diese Phase folgende Abfall der Prädation (Abb. 1a, b; 2a, b; 3a, b) wird durch das nun ver-

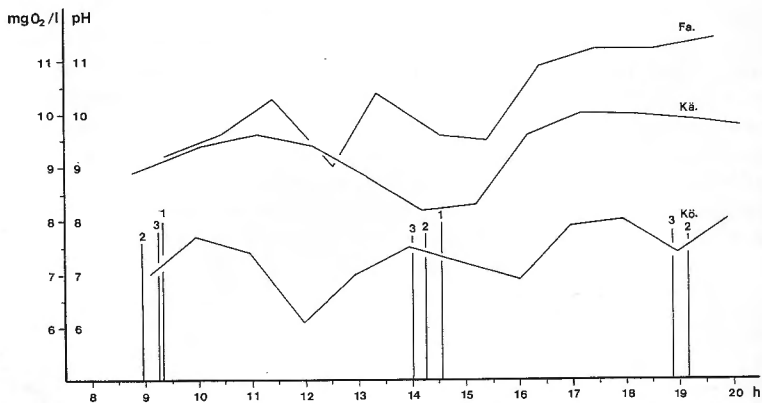


Abb. 4. Tagesgang von Sauerstoff (Kurve) und pH-Wert (Säulen) am 10. V. 1977; Fa., 1 = Teich an der Fasanerie; Kä., 2 = Kälberteich; Kö., 3 = Köpfchenweiher.

Oxygen curves and columns of pH on 10. May 1977.

änderte Zahlenverhältnis der Beute zum Räuber bedingt, da nun die Kontakthäufigkeit des Räubers mit der Beute, die ein Produkt aus N_1 (Abundanz des Räubers) mal N_2 (Abundanz der Larven) ist (SCHWERTFEGER 1975), geringer ist. Die gering erhöhte Prädation während der Vormetamorphose ist auf diese Weise nicht zu erklären. Beim derzeitigen Stand der Untersuchungen bietet sich keine Beantwortung der Frage an. Verglichen mit der Kontrollkurve des Versuchsteiches (M - P) bis zum Stadium 36.2 sind die Überlebensraten sieben- und (Kälberteich 1976), drei- und (Köpfchenweiher 1976), 3,6- und (Köpfchenweiher 1977), und 1,9mal (Teich an der Fasanerie) geringer. Diese Zahlen korrespondieren nicht nur mit den Prädationsraten (Tab. 2), sondern auch auffällig mit der Art des Fischbesatzes. Im Kälberteich waren bei dem sehr niedrigen Wasserstand des Jahres 1976 (75 cm, sonst etwa 200 cm, an der tiefsten Stelle gemessen) als mögliche Räuber eine hohe Dichte von *Perca fluviatilis* festzustellen (LELEK, mündl. Mitt.). Beobachtet wurde die Prädation von Krötenlarven durch die verwandte Art *Lepomis cyanellus* (Sonnenbarsch) von FLINDT & HEMMER (1969). Im Köpfchenweiher waren sowohl *Perca fluviatilis* als auch erstaunlich viele Exemplare von *Esox lucius* (LELEK, mündl. Mitt.), wobei bei dieser letzten Art die Prädation von *Bufo bufo*-Larven ebenfalls als erwiesen angesehen werden

muß (HAJEK-HALKE 1949). Die weit höhere Überlebensrate im Teich an der Fasanerie fügt sich wiederum gut in dieses Bild ein: Hier wurden nie Raubfische beobachtet. Es kamen nur Goldfische (*Carassius auratus gibelio*) und Weißfischarten (*Rutilus rutilus* und *Scardinius erythrophthalmus*) vor. Die Dichte der Wasserinsekten beziehungsweise ihrer Larven erschien insgesamt relativ gering. Im Köpfchenweiher 1976 wurden mit dem Stülprahmen auf 20 m² am Laichplatz nur drei Dytisciden und sieben Aeshnidenlarven gefangen: Unterstützt wird dieses Ergebnis in allen Untersuchungsbiotopen durch die Feststellung nur geringer Mengen der genannten möglichen Räuber bei den wöchentlichen Abundanz- und Probefängen. Weiterhin wurden in den Teichen nach der Laichzeit immer nur vereinzelte Exemplare von *Anas platyrhynchos* (Stockente) beobachtet. Gebrütet hat diese Art dort während der Untersuchungsdauer nicht. Daher kommt sie als Räuber wenig in Betracht. Daraus ergibt sich, daß offensichtlich die genannten Fischarten während der späten Embryonal- und folgenden Larvalentwicklung als Hauptprädatoren zu bezeichnen sind.

Nach SCHWERDTFEGER (1968) sind die ermittelten Überlebenskurven dem Mischtypus C-D zuzuordnen, wobei diejenige vom Kälberteich 1976 eine größere Tendenz zu D hat. Die von HERREID & KINNEY (1966) dargestellten Überlebenskurven von *Rana sylvatica* werden von den Verfassern klar einem Typ III zugeordnet, der hier C entspricht. Allerdings kann man diskutieren, ob diejenigen von Ballaine, Sheep Creek und der Experimentalfarm nicht doch zumindest einem Mischtypus C-D angehören. Die Grundform D ist durch hohe Jugendmortalität, die Grundform C durch einen gleichmäßigen hohen Abgang von Individuen gekennzeichnet (SLOBODKIN 1961).

Die Schwierigkeit der Einordnung der ermittelten Überlebenskurven in das vorgegebene Schema ergibt sich deswegen, weil, wie vorher ausgeführt wurde, die größte Abnahme der Abundanzen auf eine relativ kurze Phase (St.28/29) zusammengedrängt ist.

Die abiotischen Faktoren

Die vergleichsweise geringen wasseranalytischen Unterschiede in den Freilandbiotopen erhöhen ohne Zweifel den Wert ihrer Vergleichbarkeit. Der Versuchsteich jedoch zeichnet sich durch höheren Nitrat-, Nitrit-, Chlorid- und (am 30. V.) Ammoniumgehalt aus, wogegen der Phosphat- und Calciumgehalt und vor allem die Karbonathärte und fest gebundene Kohlensäure geringer sind. Diese erhöhten Werte sind durch den frisch eingebrachten Tümpelboden und die noch nicht eingespielte Folge von Reduzenten und Oxybionten verständlich (LIEBMANN 1962).

Die Ergebnisse der in den Freilandbiotopen synchronen Messung des Tagesganges der Temperatur zeigen gerade beim Vergleich der vier Wochen auseinanderliegenden Meßtage sehr deutlich die wechselnden Insolationseinflüsse im Rahmen des jahreszeitlich wechselnden Einstrahlungswinkels und des Tagesganges. Die absoluten Temperaturwerte der Meßtage sind autökologisch weniger von Bedeutung, da sie mit den verschiedenen Tiefen wechseln und Anurenlarven ihr Temperaturoptimum im Wasser aufsuchen (LUCAS & REYNOLDS 1967, RÜHMEKORF 1958).

Tab. 3. Abiotische Faktoren 1977.

Biotop	Datum	Temp. °C	O ₂ ppm	pH	NH ₄ ⁺ ppm	NO ₃ ⁻ ppm	NO ₂ ⁻ ppm
Versuchsteich	16. V.	15,0	13,5	8,45	0,31	1,6	
	30. V.	18,1	13,5	8,6	6,0	0,6	
	17. VI.	19,7	18,0	9,15	0,45	0,2	0,05
	21. VII.	17,8	11,0	9,25	0,3	0,02	<0,025
	5. IX.						
Köpfchenweiher	17. V.	16,7	6,4	7,7	0,45	0,05	
	31. V.	20,0	8,7	8,0	0,5	0	
	16. VI.	19,7	7,9	7,6	0,4	0	<0,025
	30. VIII.						
Kälberteich	17. V.	15,3	7,6	7,9	0,4	0	
	31. V.	17,8	7,6	7,8	0,5	0	
	16. VI.	19,7	7,9	7,6	0,45	0	<0,025
	30. VIII.						
Fasanerie	17. V.	16,7	6,4	7,7	0,62	0	
	31. V.	20,8	8,8	6,9	0,55	0	
	16. VI.	20,1	6,1	7,6	0,50	0	<0,025
	30. VIII.						

Biotop	Datum	PO ₄ µg	Cl ⁻ ppm	Fe ²⁺ u. Fe ³⁺ ppm	Karbonat- härte	Festgeb. Kohlen- säure Ca ²⁺ ppm
Versuchsteich	16. V.	7,5			8,12	63,8
	30. V.	14,0			7,39	58,1
	17. VI.	14,0		<0,1	4,34	34,1
	21. VII.	3,0		<0,1	3,7	29,0
	5. IX.		122			48
Köpfchenweiher	17. V.	19,0			13,7	107,6
	31. V.	18,0		<0,1	13,5	106,3
	16. VI.	12,0		<0,1	12,6	99,0
	30. VIII.		36			73
Kälberteich	17. V.	19,0			13,8	108,2
	31. V.	18,5		<0,1	13,7	108,0
	16. VI.	9,5		<0,1	12,2	95,9
	30. VIII.		62			88
Fasanerie	17. V.	26,5			14,6	115,1
	31. V.	39,5		<0,1	15,2	119,2
	16. VI.	80,0		<0,1	14,9	116,8
	30. VIII.		70			116

Der Sauerstoffgehalt hat in der gemessenen Größenordnung nach eigenen Beobachtungen offensichtlich keinen Einfluß auf die Larven. Die im Vergleich zu den Freilandbiotopen unterschiedlichen Werte der Wasseranalysen im Ver-

suchsteich sind in ihrer Bedeutung für die Mortalität, auf Grund fehlender empirischer Untersuchungen, nicht einschätzbar.

Zusammenfassung

Die Überlebensraten von *Bufo bufo*-Larven wurden in drei Freilandteichen und einem Versuchsteich ermittelt. $M - P$ (Gesamt mortalität minus Prädation) des Kontrollteiles des Versuchsteiches ermöglicht die rechnerische Darstellung der Prädationsraten in den Freilandbiotopen, ebenso die Zahl der neu metamorphosierten Erdkröten in den Freilandbiotopen durch die Überlebensraten bis zur Prometamorphose in Verbindung mit der Zahl der neu metamorphosierten Kröten des Versuchsteiches. Dabei ergaben sich Zusammenhänge zwischen Überlebensrate und der Art des Fischbesatzes der drei Teiche. Zusammen mit den von HEUSSER (1968c) an einer anderen Population ermittelten Turnover-Raten zeigen diese Zahlen, daß die Abundanzen der neu metamorphosierten Kröten in Kälberteich und Köpfchenweiher die Bestände der Adulti aufrecht erhalten. Im Teich an der Fasanerie ist sogar ein Anwachsen zu verzeichnen. Dies gilt natürlich nur für den Untersuchungszeitraum und ist rein rechnerisch bezogen. Das Absinken der Überlebenskurven im Bereich der Stadien 28 bis 30 und in der Prometamorphose fällt zeitlich mit physiologischen Parametern, wie dem Wechsel der Herzfrequenz und der Peptidsyntheserate, zusammen. Die Änderungen im Kurvenverlauf ähneln denen, die von HERREID & KINNEY (1966) bei *Rana sylvatica*-Larven beschrieben wurden.

Summary

The rates of survival of *Bufo bufo* larvae in three natural ponds and in an experimental pond were determined. $M - P$ (mortality minus predation) of the control section of the experimental pond enables the calculation of the predationship in the three ponds, further the number of metamorphosed toads in the three ponds by the number of metamorphosed toads in the experimental pond and the survivorship in the three ponds until prometamorphosis. Thereby, correlations of the survivorship and the species of fish in the ponds were turned out. This dates in account to the turnover calculations by HEUSSER (1968c) out of an other population pointed out that the numbers of metamorphosed toads of the Kälberteich and the Köpfchenweiher keep up the abundance of the adult toads. The numbers of the Teich an der Fasanerie, however, effect an increase of the population. The lapse of the survivorship curves in the range of the stages 28 to 30 and in prometamorphosis coincide with physiological parameters as the change of the frequency of heart-beat and of the synthesis of peptid. The changes of the survivorship curves are similar to those of *Rana sylvatica* larvae described by HERREID & KINNEY (1966).

Schriften

- ADOLPH, E. F. (1929): The quantitative effect of crowding on the rate of growth of tadpoles. — Anat. Rec., 44: 227. Philadelphia.
- Badische Anilin- & Soda-Fabrik: BASF-Kunststoffe. 4. Aufl. — Ludwigshafen.
- BAILEY, N. T. J. (1952): Improvements in the interpretation of recapture data. — J. Anim. Ecol., 21: 120-127. London.

- BRAGG, A. N. (1940): Observations on the ecology and natural history of Anura. I. Habits, habitat and breeding of *Bufo cognatus* SAY. — Amer. Naturalist, 74: 424-438. Lancaster.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1950): Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Behaviour, 2: 208-232. Leiden.
- FLINDT, R. & HEMMER, H. (1969): Gefahr für Froschlurche durch ausgesetzte Sonnensbarsche. — Aquar.-Terrar.-Z., 22 (1): 24-25. Stuttgart.
- HAJEK-HALKE, H. (1949): Freilandbeobachtungen an *Bufo bufo* LINNÉ aus dem westlichen Allgäu und Bodensee-Gebiet. — Wschr. Aquar.-Terrarienkde., 43: 264-267. Braunschweig.
- HERREID, C. F. & KINNEY, S. (1966): Survival of Alaskan woodfrog (*Rana sylvatica*) larvae. — Ecology, 47 (6): 1039-1041. Lancaster.
- HEUSSER, H. (1958): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz I. — Behaviour, 12: 208-232. Leiden.
- — — (1960): Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz II. — Behaviour, 16: 93-109. Leiden.
- — — (1963): Die Ovulation des Erdkrötenweibchens im Rahmen der Verhaltensorganisation von *Bufo bufo* L. — Rev. suisse Zool., 70: 741-758. Genève.
- — — (1968a): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.); Laichzeit: Umstimmung, Ovulation, Verhalten. — Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, 113: 257-289. Zürich.
- — — (1968b): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.), Wanderungen und Sommerquartiere. — Rev. suisse Zool., 75: 927-982. Genève.
- — — (1968c): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.), Größenfrequenzen und Populationsdynamik. — Mitt. naturforsch. Ges. Schaffhausen, 29: 1-29. Schaffhausen.
- HEUSSER, H. & OTT, J. (1968): Wandertrieb und populationspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte *Bufo bufo* (L.). — Rev. suisse Zool., 75: 1005-1022. Genève.
- HÖLL, K. (1970): Wasser. Untersuchung, Beurteilung, Aufbereitung, Chemie, Bakteriologie, Biologie. — Berlin.
- JAEGER, R. (1968): Zur Altersabhängigkeit der Herzfrequenz bei Anurenlarven. — Verh. dtsch. zool. Ges., 1968: 463-471. Innsbruck.
- JUNGFER, W. (1943): Beiträge zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 40: 117-157. Berlin.
- — — (1951): Wie findet die Erdkröte ihr Laichgewässer? — Kosmos, 47 (3): 136-138. Stuttgart.
- KADEL, K. (1975a): Freilandstudien zur Überlebensrate von Kreuzkrötenlarven (*Bufo calamita* LAUR.). — Rev. suisse Zool., 82 (2): 237-244. Genève.
- — — (1975b): Studien zur gegenseitigen Wachstumsbeeinflussung bei Larven von *Bufo calamita*, *Bufo viridis* und *Bufo bufo* im Hinblick auf ihre ökologische Bedeutung. — Diss. Univ. Mainz.
- LIEBMANN, H. (1962): Handbuch der Frisch- und Abwasserbiologie. — München.
- LIMBAUGH, B. A. & VOLPE, E. P. (1957): Early development of the Gulf Coast Toad, *Bufo valliceps* WIEGMANN. — Amer. Mus. Novit., 1842: 1-32. New York.
- LUCAS, E. A. & REYNOLDS, W. A. (1967): Temperature selection by amphibian larvae. — Physiol. Zool., 40: 159-171. Chicago.
- MERCK (o. J.): Die Untersuchung von Wasser. 4. Aufl.

- ODUM, E. P. (1971): Fundamentals of ecology. — Philadelphia, London, Toronto.
- RICKER, E. (1956): Uses of marking animals in ecological studies: The marking of fish. — *Ecology*, **37** (4): 665-669. Lancaster.
- ROMEIS, B. (1968): Mikroskopische Technik. — München, Wien.
- ROSE, S. M. (1960): A feedback mechanism of growth control in tadpoles. — *Ecology*, **41**: 188-199. London.
- RÜHMEKORF, E. (1958): Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salientia II. Temperaturwahl der Larven. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **47**: 20-36. Berlin.
- SAVAGE, R. M. (1934): The breeding behaviour of the Common Frog, *Rana temporaria temporaria* LINN. and of the Common Toad, *Bufo bufo bufo* LINN. — *Proc. zool. Soc. London*, **104**: 55-70. London.
- SCHWERDTFEGER, F. (1968): Ökologie der Tiere, 2. Demökologie. — Hamburg und Berlin.
- — — (1975): Ökologie der Tiere, 3. Synökologie. — Hamburg und Berlin.
- SCHWOERBEL, J. (1966): Methoden der Hydrobiologie. — Stuttgart.
- SLOBODKIN, L. B. (1961): Growth and regulation of animal populations. — New York.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1966): Ecological methods. — London.
- TISCHLER, W. (1976): Einführung in die Ökologie. — Stuttgart.
- WELCH, H. E. (1960): Two applications of a method of determining the error of population estimates of mosquito larvae by the mark and recapture technique. — *Ecology*, **41** (1): 228-229. Lancaster.

Verfasser: Dr. BRUNO VIERTTEL, Institut für Zoologie, Johannes-Gutenberg-Universität, Saarstraße 21, 6500 Mainz.