

Zur Wanderdynamik der Frösche des Kottenforstes bei Bonn — Bilanzen der jahreszeitlichen Einbindung

(Amphibia: Salientia: Ranidae)

JOSEF BLAB

Mit 1 Abbildung

1. Einleitung

Mit zahlenmäßigen Größen untermauerte, also sogenannte quantitative, Abhandlungen stehen zu Phänologie und Wanderverhalten bei deutschen Froschpopulationen noch aus. Auf der anderen Seite liegen nunmehr aus dem Kottenforst bei Bonn für den Zeitraum von 1976 bis 1979 relativ exakte Daten zur Wanderdynamik bei jeweils zwei Laichgesellschaften der drei Ranidenarten Grasfrosch (*Rana temporaria*), Springfrosch (*Rana dalmatina*) und „Wasserrfrosch“ (*Rana esculenta/lessonae*) vor, wobei bei letzterem auf die unter den Bedingungen der Freilandarbeit ohnehin nicht sichere Unterscheidung der *esculenta*- und *lessonae*-Individuen verzichtet wurde. Dieses Material ermittelten BLAB für die Jahre 1976 bis 1978 und LÜTTRINGHAUS für das Jahr 1979 mit Hilfe teilweise sehr aufwendiger Methoden. Es soll hier im Sinne einer Bilanzierung der jahreszeitlich gebundenen Wanderungen ausgewertet werden.

Die Zoologische Gesellschaft von 1858, Frankfurt am Main, unterstützte die Arbeiten finanziell. Für die engagierte Mithilfe im Freiland dankt der Autor Herrn K.-P. ZSIVANOVITS, Bonn.

2. Untersuchungsgebiet und Untersuchungsmethoden

Die Ausstattung des Untersuchungsgebietes, der Untersuchungsgewässer sowie eine Übersicht über die verwendeten Methoden sind bei BLAB (1978) sowie BLAB & BLAB (1981) ausführlich dargestellt. Kurz gefaßt gilt:

2.1. Untersuchungsgebiet

Lage — südwestlich von Bonn (Mefstischblatt 5308 Bonn-Bad Godesberg); Höhe — NN + 170 m; Böden — vorwiegend Pseudogleye, zur Staunässebildung neigend; Vegetation — naturnaher, nur lokal anthropogen abgewandelter Stieleichen-Hainbuchenwald; Klima — mittlere jährliche Lufttemperatur 9,5°C, Temperaturmittel Mai bis September 15,8°C, Winter relativ mild.

2.2. Untersuchungsgewässer

Obwohl keineswegs vulkanischen Ursprungs, werden die Gewässer im Volksmund Maare („die Maar“) genannt.

Maar A (innerhalb einer Schonung 8- bis 10jähriger Bestände aus Bergahorn und Winterlinde). Umfang ca. 110 m; maximaler Durchmesser ca. 25 m; Wassertiefen ca. $1,5 \text{ m} \pm 0,5 \text{ m}$ (in Abhängigkeit von den Niederschlags- und Temperaturverhältnissen); größtenteils sonnenexponiert, lediglich im Südwestteil durch Hochwald beschattet; Wasservegetation nur teilweise in den flacheren Bezirken als schmaler Gürtel vorhanden (Gesamtdeckung 10 bis 30%); inmitten des Gewässers liegt eine kleine, künstlich aufgeschüttete Insel.

Maar B (innerhalb von rund 100jährigem Stieleichen-Hainbuchen-Hochwald). Umfang ca. 130 m; maximaler Durchmesser ca. 40 m; Wassertiefen ca. $1 \text{ m} \pm 0,5 \text{ m}$; teilweise beschattet; breite Wasserpflanzengürtel, vor allem Wasserschwaden, Gesamtdeckung 60 bis 80%; inmitten des Gewässers liegen zwei kleinere Inseln.

2.3. Untersuchungsmethoden

Die Daten für die Ein- und Auswanderung der Frösche und ihre zeitliche Periodik wurden an den großflächigen Maaren A und B mittels stationärer Fangvorrichtungen gewonnen, die die Gewässer eng und vollständig umschließen. Den wandernden Tieren wurde mit Hilfe 10 cm tief im Boden verankerter und ca. 40 cm hoher, durch Holzpfosten und Spannschnüre an der Oberkante gespannter Plastikzäune die ungehinderte Zu- beziehungsweise Abwanderung vom Gewässer verwehrt. Beidseits dieser Abschränkungen wurden im Abstand von jeweils rund 8 m zur Hälfte mit Wasser gefüllte 10-l-Plastikeimer so vergraben, daß ihre Oberkante ebenerdig zu liegen kam. Um die Ränder der Eimeröffnungen wurde eine rund 5 bis 6 cm breite Plastikmanschette aufgezogen. Durch diese Vorkehrungen war gewährleistet, daß die gefangenen Frösche weder vom Eimerboden abspringen, noch herausklettern konnten.

Da die Frösche Hindernisse in der Regel zu umwandern versuchen, ziehen sie die Bahnen entlang und geraten dabei in die Fallen. Diese wurden für die Zeit von Anfang Februar 1976 bis Mitte Juni 1978 sowie von Ende Februar 1979 bis Juni 1979 fängig gehalten und gewartet. Leerungen erfolgen im Frühjahr nach Möglichkeit täglich, später im Jahr sowie bei kalter Witterung im Frühjahr zumeist im Zweitageturnus.

3. Allgemeines zur Phänologie der An- und Abwanderung vom Laichplatz

Die saisonale Wanderdynamik erwachsener Gras- und Springfrösche läßt sich grob gliedern in die Abschnitte Frühjahrswanderung zum Laichplatz, kurzer bis mehrmonatiger Gewässeraufenthalt einschließlich Fortpflanzung, Rückwanderung in die Sommerquartiere, weitgehend stationäres Landleben im Sommerquartier, Herbstwanderung und Winterstarre beziehungsweise Einwintern im Gewässer bei Teilen der Grasfroschpopulationen (vgl. Kap. 4). Beim überwiegend am Wasser lebenden „Wasserfrosch“, bei dem sich auch bereits die nicht geschlechtsreifen Jungtiere an Wasserstellen einfinden, sind im Kottenforst folgende Wanderabschnitte zu unterscheiden: Frühjahrswanderung zum Gewässer, geringfügiger Individuenaustausch zwischen verschiedenen Wasserstellen vor allem in der Nachlaichzeit, Abwanderung vom Gewässer im Herbst. Wasserüberwinterer konnten beim „Wasserfrosch“ im Kottenforst im

Gegensatz zu den Verhältnissen in anderen Regionen nicht nachgewiesen werden (vgl. BLAB 1978).

Einen Überblick über die wesentlichsten Kenndaten der Froschwanderungen geben die Tab. 1, 3, 4 und 5. Für die einzelnen Wanderabschnitte sind dabei für jede Art und jede Population jeweils Beginn und Ende der entsprechenden Phase sowie die Medianwerte festgehalten. Unter Medianwert wird hier der Kalendertag verstanden, an dem sich — aufgeschlüsselt nach Art und Geschlecht — jeweils die Hälfte der in diesem Wanderabschnitt an dem betreffenden Gewässer gefangenen Individuen in den Fallen einstellte.

Für eine Beurteilung der Phänologie und hier insbesondere der Frühjahrswanderung (vgl. Tab. 1, 3, 4 und 5) ist noch sehr wesentlich, daß es sich bei den einzelnen Untersuchungsjahren im Vergleich zum langjährigen klimatischen Mittel für dieses Gebiet handelte:

- 1976 und 1978 um klimatische Normaljahre;
- 1977 um ein ausgesprochen frühwarmes Jahr mit einem Temperaturmittel von 5,9°C statt üblicherweise 2,5°C im Februar und 8,2°C statt normalerweise 3,6°C im März. In diesem Jahr waren erstmals bereits am 6. Februar hinreichende Wanderbedingungen gegeben;
- 1979 um ein sehr spätes Frühjahr nach einem verhältnismäßig harten und langen Winter, wobei erstmals am 9. März ausreichende Wanderbedingungen herrschten.

4. Wanderdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*)

4.1. Frühjahrswanderung

Wie die Kalenderdaten des Migrationsbeginns (Tab. 1) zeigen, wandern bei dieser Art beide Geschlechter sehr zeitig im Frühjahr in die Gewässer ein. Die ersten Tiere kommen dabei in klimatischen Normaljahren in den letzten Februar- oder ersten Märztagen am Brutplatz an. In besonders frühwarmen Jahren (1977) wird dieser Termin bis maximal zehn Tage nach vorn, in besonders spätwarmen Jahren (1979) umgekehrt bis rund zehn Tage nach hinten im Jahr verlegt. Die Erstwanderer sind dabei in der Regel durchweg Männchen. Die ersten Weibchen treffen zumeist zwei bis drei Tage nach den ersten Männchen am Gewässer ein. Wie ein Vergleich des Wanderbeginns mit den Medianwerten zeigt (Tab. 1), überwiegen die Männchen zu Beginn der Frühjahrswanderung auch quantitativ sehr deutlich. Dieses Geschlecht zieht zu Beginn der Wanderphase bereits in so hoher Dichte, daß — zumindest bei Maar A — die Hälfte der Tiere bereits in der ersten Woche nach Wanderbeginn im Gewässer versammelt ist. Die Weibchen überschreiten die Medianwerte dagegen erst rund zwei Wochen nach Einsetzen der Wanderung und damit ein bis zwei Wochen später als die Männchen.

Interessant ist auch der aus Tab. 1 ableitbare Befund, daß sich beide Laichpopulationen trotz in etwa gleichzeitigem Wanderbeginn aus quantitativer Sicht im Migrationsverhalten auffallend unterscheiden (vgl. Medianwerte). Bei Maar B überschreitet die Population die Medianwerte in Normaljahren erst bis zu zehn Tage später als jene von Maar A (vgl. dazu auch Laichgeschehen, Abschn. 4.2).

Tab. 1. Phänologie der Wanderungen des Grasfrosches.

Phenology of migrations of the Common frog.

Grasfrosch <i>Rana temporaria</i>		Exemplare	Frühjahrswanderung			Abwanderung vom Laichplatz			Herbstwanderung zum Laichplatz				
	Jahr		Median	Beginn	Ende	Median	Beginn	Ende	Exemplare	Median	Beginn	Ende	
Maar A	♂♂	1976	38	06.III.	27.II.	01.IV.	10.V.	19.III.	12.VII.	20	10.X.	25.IX.	08.XI.
		1977	49	26.II.	18.II.	09.III.	26.IV.	16.III.	25.VI.	2b	24.X.	27.IX.	12.XI.
		1978	50	05.III.	02.III.	16.III.	28.III.	10.III.	27.V.	—	—	—	—
		1979	21	16.III.	12.III.	02.IV.	30.III.	16.III.	25.V.	—	—	—	—
	♀♀	1976	34	16.III.	01.III.	28.III.	31.III.	19.III.	12.VII.	7	20.X.	12.X.	05.XI.
		1977	58	07.III.	21.II.	16.III.	29.III.	10.III.	15.VI.	4	01.XI.	08.X.	12.XI.
		1978	24	11.III.	04.III.	01.IV.	22.III.	11.III.	13.V.	—	—	—	—
		1979	13	19.III.	14.III.	11.IV.	02.IV.	19.III.	15.V.	—	—	—	—
Maar B	♂♂	1976	43	16.III.	01.III.	30.III.	21.V.	19.III.	13.VII.	9	14.X.	29.IX.	10.XI.
		1977	53	04.III.	18.II.	23.III.	29.III.	14.III.	10.VI.	7	04.XI.	09.VIII.	25.XI.
		1978	?	02.III.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		1979	20	19.III.	16.III.	28.III.	12.V.	16.III.	25.V.	—	—	—	—
	♀♀	1976	45	26.III.	21.II.	31.III.	06.V.	19.III.	12.VII.	4	23.X.	14.X.	08.XI.
		1977	71	09.III.	26.II.	29.III.	29.III.	10.III.	06.VI.	5	12.XI.	06.X.	23.XII.
		1978	?	11.III.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		1979	26	26.III.	14.III.	14.IV.	14.IV.	16.III.	25.V.	—	—	—	—

* *) Exakte Werte für 1978 wegen Fallüberflutung nicht zugänglich

Es liegen demnach offensichtlich unterschiedliche populäre Sollzeiten (vgl. HEUSSER 1961) für die Frühjahrsmigration beim Grasfrosch vor.

Die Zuwanderung ist im wesentlichen bis zum Ende des zweiten Märdrittels abgeschlossen. Später kommen nur noch einige wenige Nachzügler am Laichplatz an. Im vierjährigen Mittel (vgl. Tab. 5) überschreiten die Männchen an Maar A die Medianwerte am 6. März und an Maar B am 13. März. Die Weibchen wiederum erreichen diese Marke an Maar A am 13. März und an Maar B am 19. März. Die Tatsache, daß der Grasfrosch im extrem frühwarmen Jahr 1977 im Gegensatz etwa zum Springfrosch nicht spontan zu wandern begann, als bereits Anfang Februar hinreichende Migrationsbedingungen herrschten, kann als Beleg herangezogen werden, daß diese Art, ähnlich wie die Erdkröte (zum Beispiel HEUSSER & OTT 1968), in ein strenges überindividuelles Zeitsystem eingespannt ist (vgl. auch HEUSSER 1970).

Bei der Population von Maar B nahmen 1976 ein, 1977 sieben, 1978 zwei und 1979 fünf nicht geschlechtsreife Jungtiere an der Frühjahrswanderung teil. Die jahreszeitliche Einbindung war dabei mit der der Alttiere identisch. An Maar A wurde nur 1977 ein Jungtier gefangen.

4.2. Laichgeschehen

Im Gegensatz etwa zu Springfröschen sind die früh am Laichplatz eintreffenden Grasfrösche nicht sofort paarungsbereit. Vielmehr wird die Paarungsbereitschaft und damit der Zeitpunkt der Laichabgabe überwiegend endogen gesteuert. Vermutlich geschieht dies vor allem über einen von den aktuellen Temperaturbedingungen allerdings sehr deutlich mitbeeinflussten Hormonaufbau (vgl. dazu OBERT 1976, BLAB 1978). Trotz dieser vorwiegend endogenen Steuerung wird die zum Ablachen notwendige Reizsumme im Kottenforst aber mit hoher Regelmäßigkeit alljährlich erstmals an sonnigen Märdnachmittagen erreicht.

An allen neun bekannten Grasfroschlaichplätzen des engeren Untersuchungsgebietes erfolgte in den Kontrolljahren 1976 bis 1978 der erste Laichschub jeweils am gleichen Kalendertag und dabei immer an sonnigen Tagen mit hohen Tagestemperaturen in besonders sonnenexponierten Flachwasserbereichen: 1976 am 18. März, 1977 am 9. März und 1978 am 10. März. Meist ist auch noch der zweite Laichschub gut koordiniert. Er erfolgt eben dann, wenn wieder ein wesentlicher Teil der Population den Laichplatz erreicht hat und erneut sehr gute Witterungsbedingungen herrschen (zum Beispiel 1976 am 24. März, 1977 vor allem am 16. März). Allerdings wurden 1977 wegen der durchweg hervorragenden Witterungsbedingungen auch zwischen den beiden großen Laichschüben zahlreiche Ballen von Einzelpaaren oder kleinen Laichgesellschaften abgesetzt. Nach diesen beiden großen Laichschüben wandern noch vereinzelt Weibchen zu. Es herrschen nunmehr in der Regel aber bereits so günstige Witterungsverhältnisse, daß die Tiere meist sehr spontan ablaichen, wenn sie die Wasserstellen erreicht haben. Die Paare stellen dann kaum mehr eine Beziehung zueinander her. Gelegentlich nehmen sie allerdings Kontakt zu den laichenden Erdkröten auf.

Bemerkenswert ist die Feststellung, daß in allen Beobachtungsjahren bei allen neun Kontrollpopulationen regelmäßig zwei große Laichschübe sowie eine Vielzahl unkoordinierter Einzelabgaben der Laichballen zu beobachten waren. Dabei kommt den Hauptlaichschüben bei den einzelnen Populationen durchaus sehr unterschiedliches Gewicht zu, wobei die Größenordnungen hier bei den besonders intensiv kontrollierten Populationen Jahr für Jahr in etwa gleich blieben. So beteiligten sich an Maar A am ersten Laichschub jeweils zwischen 60 und 80% aller Weibchen, während die Zahlen für den zweiten Hauptlaichschub bei 10 und 20% der Weibchenpopulation lagen. An Maar B nahmen dagegen am ersten Laichschub jeweils zwischen 40 und 50% und am zweiten zwischen 25 und 40% der Weibchen teil.

Die ersten Larven schlüpfen 1976 am 2. April und 1977 (trotz der früheren Laichabgabe wegen eines Kälteeinbruchs gegen Ende März) erst am 4. April. Obwohl die ersten Springfrösche alljährlich deutlich vor den Grasfröschen ablaichen, schlüpfen die ersten Grasfroschlarven im Regelfall vor den ersten Springfroschlarven. Hier könnte unter Umständen auch die Brennglaswirkung der der Wasseroberfläche anliegenden Gallerte des Grasfroschballens den Ausschlag geben, während dieser Faktor bei den im allgemeinen unter Wasser festgehefteten Laichballen des Springfrosches zunächst, das heißt, bis sich die Ballen lösen und dann an der Wasseroberfläche driften, weniger zum Tragen kommt.

4.3. Abwanderung vom Laichplatz

Unmittelbar im Anschluß an den Laichakt erfahren die am Brutgeschäft beteiligten Grasfrösche eine Umstimmung, als deren Folge sie die Gewässer meist spontan verlassen, um sich im engsten Uferbezirk unter Binsenbulten, Brettern, in Erdlöchern usw. zu verstecken. Einzelne Weibchen und — weniger — Männchen entfernen sich dabei auch sofort etwas weiter vom Gewässer fort und wandern dann in die Fallen ein. Entsprechend finden sich diese Tiere dort alljährlich bereits (methodisch bedingt) in dem auf die Laichabgabe folgenden Tag.

Da der erste Laichschub in allen Laichgesellschaften des Kottenforstes im Untersuchungszeitraum am selben Tag stattfand, setzt die Abwanderung an Maar A und B jeweils am gleichen Tag ein. Sie erstreckt sich dabei insgesamt zumeist bis Ende Mai, nicht selten auch bis Ende Juni. Im besonders trockenen Jahr 1976 lösten sich die letzten Frösche (Männchen und Weibchen) sogar erst Mitte Juli vom Laichplatz (vgl. Tab. 1). Während die Abwanderung im März nicht zwingend an Niederschläge gebunden ist, wandern die Grasfrösche später im Jahr in der Regel nur mehr im Zuge stärkerer Regengüsse, vereinzelt auch bereits beim Luftdruckabfall vor Niederschlägen in Schüben aus (vgl. BLAB 1978).

Wie die Medianwerte zeigen (Tab. 1), wandern die Weibchen quantitativ gesehen deutlich vor den Männchen aus. An Maar A geschieht dies bei der Hälfte der Tiere bereits bis Ende März. Die Männchen lösen sich dagegen in der Mehrzahl ungleich später vom Gewässer. Besonders stark ist diese Beharrungstendenz in extrem trockenen Jahren (wie 1976) ausgeprägt. Vereinzelt wanderten in diesem Jahr Tiere, die die Gewässer bereits im März verlassen hatten und ihre Latenzzeit in Laichplatznähe verbrachten, mit Aufnahme der Sommeraktivität gegen Ende April wieder dem Laichplatz zu, um dann erst viel später endgültig in die Sommerquartiere abzuwandern.

4.4. Herbstwanderung zum Laichplatz

Alljährlich im Frühherbst — die ersten Vorläufer ab Anfang September, die Masse der Tiere gegen Mitte bis Ende September — gibt das Gros oder wenigstens nennenswerte Teile der Grasfroschpopulationen die relativ stationäre Lebensweise des Sommers auf und wandert den Gewässern zu. Die ersten der im Durchschnitt laichplatznäher lebenden Männchen erreichen dabei die Wasserstellen zumeist in der letzten Septemberwoche (Sonderfall naßkalter Sommer 1977, in dem sich das erste Männchen bereits am 9. August wieder am Gewässer einstellte) und damit deutlich vor den ersten Weibchen, die sich erstmals in der zweiten Oktoberwoche einfinden (vgl. Tab. 1).

Quantitativ gesehen erreichen die Weibchen die Laichplätze im Herbst knapp zehn Tage nach den Männchen (Maar A: 17. Oktober zu 26. Oktober, Maar B: 25. Oktober zu 2. November; vgl. Tab. 5). Bis Mitte November wird diese Herbstwanderung zumeist abgeschlossen. In zwei Fällen war jedoch auch noch spätere Aktivität zu verzeichnen (vgl. Tab. 1). Interessant ist hier wiederum der Befund, daß — ähnlich wie im Frühjahr — beide Geschlechter der Population von Maar B deutlich später als die von Maar A am Gewässer ankommen. Wie Tab. 2 belegt, schwankt der Prozentsatz an Wasserüberwinterern von Population zu Population teilweise erheblich (vgl. auch HEUSSER 1961). Außerdem überwintern in beiden Populationen prozentual deutlich mehr Männchen als Weibchen im Wasser. Eine Übersicht über die Größenordnungen der Wasserüberwinterer an der Gesamtlaiichpopulation zweier Jahre gibt Tab. 2.

Hinsichtlich der Wiederfunde ist augenfällig, daß sich insbesondere solche Tiere sehr zeitig im Herbst am Gewässer einstellen, die erst sehr spät im Frühjahr von dort abwanderten. Vermutlich liegen die Sommerquartiere dieser Tiere insgesamt laichplatznäher als diejenigen der frühzeitiger abwandernden Individuen.

Tab. 2. Prozentualer Anteil (gerundet) der im Wasser überwinternden Grasfrösche an der gesamten Laichgesellschaft.

Population (in %) of water-hibernating Common frogs in relation to the breeding population collectively.

Jahr	Maar A		Maar B	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1976/77	30 %	11 %	15 %	5 %
1977/78	33 %	14 %	*)	*)

*) Exakte Werte für 1978 wegen Fallenüberflutung nicht zugänglich

Bemerkenswert ist auch die Beobachtung, daß immerhin zwölf Grasfrösche erfolgreich im milden Winter 1976 und 1977 in nur 20 cm tiefem Wasser des Rohres einer Wegunterführung überwinterten, und daß sich unter diesen Tieren ein Männchen befand, das bereits in der Nachlaichzeit des sehr trockenen Sommers 1976 an dieser nicht als Laichplatz genutzten Wasserstelle über die zweite Mai- und erste Junihälfte anzutreffen war (Ortsgedächtnis, nahegelegenes Sommerquartier?).

5. Wanderdynamik des Springfrosches (*Rana dalmatina*)

5.1. Frühjahrswanderung

Zumindest ab Anfang Februar beginnt der Springfrosch auf steigende Temperaturen hin geradezu reflexartig zu wandern (vgl. Tab. 3). Zunächst dominieren dabei eindeutig die Männchen unter den Anwanderern. Die ersten Weibchen treffen im Durchschnitt sieben bis zehn Tage nach den ersten Männchen am Laichplatz ein. Auch die Masse der Tiere beider Geschlechter zieht etwa mit dieser zeitlichen Verschiebung (vgl. Medianwerte, Tab. 3). Eine Ausnahme stellen hierbei lediglich extrem spätwarne Jahre, wie zum Beispiel 1979, dar. Hier war der Wandertrieb in der Gesamtpopulation bereits so stark, daß beide Geschlechter spontan zu wandern begannen, als Ende des ersten Märzmittels die Witterung erstmals Aktivitäten zuließ. (Die im Durchschnitt laichplatzferner einwinternden Weibchen benötigten dennoch etwas mehr Zeit als die ersten Männchen, um in die Fallen einzuwandern.) Insgesamt umspannt die Frühjahrswanderung die Monate Februar bis Mitte April. Sie kann dabei bei sehr wechselhaftem Wetter mehrfach unterbrochen werden. Anders als beim Grasfrosch (Abschn. 4.1) können bei dieser Art extrem frühwarne Jahre wenigstens ab Anfang Februar aber nicht mehr als kritischer Versuch für das Vorliegen eines Zeitsystems zur Organisation der Laichplatzwanderung herangezogen werden.

Die Medianwerte überschreitet der Springfrosch im allgemeinen zwei bis drei Wochen nach Beginn der Wanderung (vgl. Tab. 3). Damit läßt sich auch sehr anschaulich beweisen, daß die Gesamtwanderung dieser Art zeitlich sehr viel stärker gedehnt ist als beispielsweise beim Grasfrosch. Im vierjährigen Mittel überschreiten die Männchen von Maar A die Medianwerte am 6. März und an Maar B am 17. März, während die Weibchen diesen Stichtag an Maar A am 14. März und an Maar B am 25. März erreichen (vgl. Tab. 5).

Insbesondere im sehr zeitigen Frühjahr sind die Wandergeschwindigkeiten beim Springfrosch zumeist gering. Manche Tiere benötigen mehr als eine Woche für Distanzen von 10 m. Ein Weibchen benötigte 19 Tage, um 150 m zurückzulegen.

5.2. Laichgeschehen

Im Gegensatz zum Grasfrosch ist der Springfrosch am Laichplatz sofort paarungsbereit. Die Paarungsstimmung und Laichabgabe wird dabei im wesentlichen durch die Wassertemperatur ($\geq 6,5^{\circ}\text{C}$) bestimmt. Die Weibchen laichen im Regelfall kurze Zeit nach Einwandern in die Gewässer ab und verlassen die Wasserstellen daraufhin zumeist sofort, um in die Sommerquartiere fortzuziehen beziehungsweise, um sich im engsten Uferbereich zu vergraben. Damit beginnt das Laichgeschäft der Springfrösche in jedem Jahr deutlich und regelmäßig vor dem der Grasfrösche, erstreckt sich aber nicht zuletzt wegen der langgezogenen Anwanderphase der Weibchen viel später in das Frühjahr hinein als beim Grasfrosch. Insbesondere an sehr sonnigen und warmen Tagen ab Mitte März kommt es auch zu ausgiebigen Balzgesängen der Männchen. Während sich die Tiere vor diesen Tagen zumeist sehr unauffällig benehmen und ihre Rufserien nur sporadisch und in der Regel unter Wasser ausstoßen, kann es jetzt an einzelnen Sonnentagen zu ausgedehnten Balzspielen kommen. Dabei benehmen sich die

Tab. 3. Phänologie der Wanderungen des Springfrosches.

Phenology of migrations of the Agile frog.

Springfrosch <i>Rana dalmatina</i>	Jahr	Exemplare	Frühjahrswanderung			Abwanderung vom Laichplatz			Herbstwanderung zum Laichplatz		
			Median	Beginn	Ende	Median	Beginn	Ende	Median	Beginn	Ende
Maar A	♂♂	1976	172	10.III.	24.II.	26.III.	12.III.	11.VII.	10.X. (2 Ex.)		
		1977	334	21.II.	08.II.	25.III.	29.III.	05.III.	20.V.		
		1978	252	03.III.	25.II.	28.III.	29.III.	05.III.	03.V.		
		1979	141	16.III.	10.III.	14.IV.	14.IV.	16.III.	12.V.		
	♀♀	1976	139	16.III.	01.III.	11.IV.	16.III.	12.III.	24.IV.	0	
		1977	102	09.III.	18.II.	18.IV.	19.III.	25.II.	13.V.	0	
		1978	106	11.III.	03.III.	25.III.	14.III.	10.III.	18.IV.	—	
		1979	80	19.III.	12.III.	04.IV.	28.III.	17.III.	14.IV.	—	
Maar B	♂♂	1976	88	24.III.	02.III.	11.IV.	31.III.	12.III.	31.V.	0	
		1977	144	09.III.	21.II.	08.IV.	29.III.	05.III.	29.VI.	0	
		1978	7 *)		03.III.					—	
		1979	55	19.III.	12.III.	23.IV.	30.IV.	17.III.	12.V.	—	
	♀♀	1976	75	26.III.	11.III.	19.IV.	29.III.	12.III.	25.IV.	0	
		1977	101	25.III.	26.II.	28.IV.	29.III.	07.III.	18.VI.	0	
		1978	7 *)		10.III.					—	
		1979	53	23.III.	19.III.	04.IV.	30.III.	21.III.	25.V.	—	

*) Exakte Werte für 1978 wegen Fallenzübrutung nicht zugänglich

Männchengesellschaften ähnlich den Chören des Wasserfrosches. Die Tiere sitzen im flachen Wasser, treiben an der Oberfläche oder sitzen auf abgestorbenen Wasserpflanzen und geben regelrechte Rufserien ab. Einzelnen Individuen kommt dabei gleichsam die Rolle des Vorsängers zu. Von diesen Warten aus stürzen sich die Männchen auf alles, was sich bewegt. So versuchen sie beispielsweise, andere Springfroschmännchen oder auch vorbeischwimmende Erdkrötenmännchen zu klammern. Insgesamt kommt es alljährlich aber nur für wenige Tage zu dieser Chorbildung. Später balzen dann Einzeltiere noch bis Mitte April im (und vor allem unter) Wasser fort, benehmen sich jetzt jedoch wiederum so unauffällig wie zu Beginn der Rufperiode. Die Laichballen werden meist unter Wasser, sehr häufig 10 bis 20 cm unter der Wasseroberfläche festgeheftet. Schwerpunktmäßig geschieht dies an verkrauteten Stellen, die nachmittags lange besonnt sind. Ein aktiver Bezug laichender Paare zueinander ist nicht feststellbar. Die Larven schlüpfen in der Regel später als die Grasfroschlarven (vgl. Abschn. 4.2.). Allerdings sind die bereits langgeschwänzten frischgeschlüpften Springfrosch-Kaulquappen ungleich beweglicher als jene des Grasfrosches.

5.3. Abwanderung vom Laichplatz

Nach vollzogener Laichabgabe verlassen die Springfrösche — die Weibchen meist spontan, die Männchen etwas später — die Gewässer und verstecken sich im Uferbereich. Männchen, die wegen des Überhangs dieses Geschlechts nicht zur Begattung kamen, bleiben zunächst brünstig und oft bis Ende April im Wasser. In den folgenden Tagen wandern diese Tiere einzeln oder in kleinen Schüben distalwärts ab. Wie die Medianwerte von Tab. 3 belegen, haben mehr als die Hälfte aller Tiere das Brutgewässer in Normaljahren bis spätestens Ende März verlassen. Letzte Nachzügler finden sich dagegen oft noch bis Mai oder Juni am Gewässerrand (im extrem trockenen Sommer 1976 ein Männchen sogar bis 11. Juli). Zumeist sind dies Tiere, die die Latenzzeit im engsten Einzugsbereich der Gewässer verbrachten. Obwohl auch hier — wie beim Grasfrosch — Regenwetter beziehungsweise der Abfall des Luftdruckes vor Niederschlägen die Abwanderung fördern, ist dieselbe beim Springfrosch deutlich regenunabhängiger.

5.4. Herbstwanderung zum Laichplatz

Ab Ende September oder Anfang Oktober gibt ein Teil der Springfrösche die mehr oder weniger stationäre Lebensweise des Sommers auf und wandert dem Laichplatz zu. Vor allem Männchen, vereinzelt auch Weibchen, rücken dabei recht nahe an die Gewässer heran. Bis zu den Fallen drängen in zwei Jahren jedoch insgesamt nur drei Männchen vor (vgl. Tab. 3), die dazu nicht im Wasser, sondern an Land überwinterten.

Trotz vielfältiger Bemühungen gelang es an keiner einzigen Wasserstelle, einen im Wasser überwinternden Springfrosch zu erbeuten. (Wohl aber beispielsweise Grasfrösche und Kammolchmännchen.) Da insbesondere Springfroschmännchen ausgesprochen zeitig im Frühjahr in die Gewässer einwandern (vgl. Abschn. 5.2.), könnten sich die Literaturangaben, die besagen, daß bei dieser Art

die Männchen im Wasser überwintern, fälschlich auf Tiere beziehen, die bereits im Februar in die Gewässer einwanderten. Es ist freilich auch nicht auszuschließen, daß sich geographisch weit getrennte Springfroschpopulationen hinsichtlich dieses Merkmals deutlich unterscheiden.

6. Wanderdynamik des „Wasserfrosches“ (*Rana esculenta/lessonae*)

6.1. Frühjahrswanderung

Quantitativ betrachtet stellt sich diese „Lurchart“ im Untersuchungsgebiet erst relativ spät im Jahr am Laichplatz ein. Zwar sind Einzeltiere durchaus bereits ab März aktiv, die Masse der „Wasserfrösche“ wandert jedoch erst vom letzten Aprildrittel bis Anfang Juni in die Gewässer ein, sieht man einmal von klimatischen Ausnahmejahren wie 1977 ab. Ihren Abschluß findet diese Laichwanderung zumeist Mitte bis Ende Juni (Tab. 4). Insbesondere im März und in der ersten Aprilhälfte kommt der Tagwanderung sehr große Bedeutung zu.

Die Medianwerte werden im Kottenforst in Normaljahren zumeist im zweiten Maidrittel überschritten. In spätwarmen Jahren verschiebt sich die Gesamtanwanderung deutlich nach hinten im Jahr, in frühwarmen Jahren dagegen nach vorne (Tab. 4). Im dreijährigen Mittel werden die Medianwerte an Maar A von den Männchen am 10. Mai, von den Weibchen am 15. Mai und den Jungtieren am 18. Mai erreicht. Die Werte für Maar B fallen im Durchschnitt geringfügig früher aus (vgl. Tab. 5). Der Grund hierfür ist vermutlich darin zu suchen, daß sich die Anwanderung der Population von Maar A, das von wassergefüllten Gräben und Tümpeln umgeben ist, im Gegensatz zu der des isoliert gelegenen Maar B, insgesamt durch mehrtägige bis mehrwöchige Zwischenaufenthalte in diesen Naßstellen erheblich verzögert. Daß Einzeltiere der Population von Maar A oft wochenlang an diesen Kleingewässern lebten, ist durch Wiederfänge markierter Tiere eindeutig belegt. Der Aufbruch der geschlechtsreifen Tiere aus diesen Zwischenaufenthaltssorten ist dabei aber deutlich überindividuell koordiniert und erfolgt schwerpunktmäßig vor den Tagen mit Hochbalz (vgl. BLAB 1978).

Nicht geschlechtsreife Jungtiere wandern dagegen nicht so stark, auf ein bestimmtes Gewässer bezogen. Sie halten sich vielmehr das ganze Jahr über auch in kleineren, nicht als Laichplatz genutzten Wasserstellen auf, soweit diese besonnt sind. Dieses Verhalten trägt sicherlich mit dazu bei, den innerartlichen Konkurrenzdruck etwas zu mildern. Allerdings halten sich die Jungtiere an solchen Wasserstellen zumeist nur wenige Wochen auf. Wie Markierungen zeigen, ziehen sie insbesondere im Zuge von Regenfällen weiter, während nunmehr nicht selten andere Jungtiere neu in diese Pfützen einwandern (oft totaler Individuenaustausch).

In anderen Regionen seines deutschen Verbreitungsgebietes scheint der „Wasserfrosch“ insgesamt zeitiger im Frühjahr in die Gewässer einzuwandern. So wies BLAB (1973) an einem zwischen Winterquartier und Laichplatz gelegenen Straßenabschnitt bei Erlangen die absolute Aktivitätsspitze dieser „Art“ für das Jahr 1973 am 28. April nach (allein 1600 Straßenopfer und mehrere hundert

Tab. 4. Phänologie der Wanderungen des „Wasserfrosches“.
Phenology of migrations of the Edible frog.

"Wasserfrosch" <i>Rana esculenta/lessonae</i>		Jahr	Frühjahrswanderung				Wanderungen der Nachlaichzeit			Herbstabwanderung vom Laichplatz		
			Exemplare	Median	Beginn	Ende	Median	Beginn	Ende	Median	Beginn	Ende
Maar A	♂♂	1976	47	10.V.	10.III.	22.VI.	17.VII. (2 Ex.)			11.X.	24.IX.	02.XI.
		1977	161	26.IV.	05.III.	29.VI.	10.VII.	10.VI.	05.IX.	06.X.	23.IX.	04.XI.
		1978	18		12.III. **)							
		1979	27	23.V.	14.IV.	13.VI.						
	♀♀	1976	27	11.V.	26.III.	15.VI.	15.VII. (1 Ex.)			14.X.	02.X.	25.X.
		1977	119	10.V.	21.III.	22.VI.	01.VIII.	13.VII.	06.IX.	10.X.	27.IX.	04.XI.
		1978	13		12.III. **)							
		1979	27	23.V.	23.IV.	13.VI.						
	juv.	1976	132	19.V.	09.III.	30.VI.	15.VII.	12.VII.	05.IX.	02.X.	16.IX.	14.X.
		1977	142	10.V.	09.III.	25.VI.	12.VII.	10.VI.	07.IX.	06.X.	23.IX.	01.XI.
		1978	18		03.V. **)							
		1979	5	23.V.	12.V.	25.V.						
Maar B	♂♂	1976	13	22.V.	10.III.	23.VI.		0		28.IX.	28.IX.	02.XI.
		1977	60	24.IV.	09.III.	20.VI.	04.VII. (1 Ex.)			06.X.	23.IX.	24.X.
		1978	?	?)	?							
		1979	13	12.V.	14.IV.	02.VI.						
	♀♀	1976	12	14.V.	26.III.	06.VI.		0		29.IX.	28.IX.	13.X.
		1977	57	28.IV.	18.III.	09.VI.	09.VII.	20.VI.	18.VII.	06.X.	06.X.	04.XI.
		1978	?	?)	?							
		1979	11	12.V.	14.IV.	13.VI.						
	juv.	1976	186	13.V.	10.III.	28.VI.	15.VII.	13.VII.	13.VIII.	02.X.	02.X.	25.X.
		1977	195	28.IV.	20.II.	15.VI.		0		06.X.	06.X.	29.X.
		1978	?	?)	?							
		1979	5	19.V.	21.IV.	23.V.						

*) Exakte Werte für 1978 wegen Fallüberflutung nicht zugänglich

**) Gesamtauswertung der Frühjahrswanderung 1978 wegen zu frühem Fallenaabbau nicht möglich

Überlebende, während auf dieser Strecke in den Wochen davor und danach nur sehr geringfügige Wasserfroschaktivität zu verzeichnen war). Regelmäßige Zählungen an einem gefährdeten Straßenabschnitt bei Forchheim, der rund 20 km von oben genannter Stelle entfernt liegt, ergaben, daß das Gros der „Wasserfrösche“ dort im besonders frühwarmen Jahr 1977 bereits am 17. März in die Gewässer einwanderte (SCHOLL in litt. 1978). (Die Zahl der Verkehrsoffer unter den „Wasserfröschen“ belief sich auf diesem Straßenabschnitt allein an diesem einen Tag auf rund 400 Tiere.)

Hinsichtlich seines Wandervermögens zählt der „Wasserfrosch“ zu den aktivsten Arten. Als beste während dieser Erhebungen festgestellte Wanderleistung legte ein markiertes Männchen die Strecke von 400 m in einer Nacht zurück.

6.2. Laichgeschehen

Die populäre Laichzeit erstreckt sich bei dieser „Art“ über mehrere Wochen. Nach WAHL (1969) weist der „Wasserfrosch“ eine einzige Rufperiode auf, die in Vorlaichzeit, Laichzeit und Nachlaichzeit gegliedert ist und durch ungünstige Witterung in mehrere Phasen zerlegt werden kann. Dabei wird die Rufaktivität eines Tages durch die Witterungsbedingungen des vorausgehenden Tages bestimmt.

1976 waren die ersten Rufe am 13. April und 1977 am 23. April zu hören. In dieser Phase der Vorlaichzeit balzen dabei einzelne Tiere durchaus auch in

kleineren Pfützen, die sie dann später, mit Heranrücken der eigentlichen Laichzeit, in Richtung definitiven Brutplatz verlassen.

Die ersten kopulierenden Paare wurden 1976 am 14. Mai und 1977 am 13. Mai angetroffen. Während die Laichzeit 1976 bis Mitte Juni und die Nachlaichzeit bis Mitte Juli abgeschlossen waren, kam es 1977 infolge der ungünstigen Witterung nur selten zu ausgeprägtem Chorrufen und noch im ersten Julidrittel wurden kopulierende Paare beobachtet. 1977 war der Fortpflanzungserfolg im Kottenforst auch völlig unbedeutend (vgl. dazu Kap. 8 sowie Zahlen der Jungtiere 1978 in Tab. 4). Anders als im Kottenforst war bei Stichprobenuntersuchungen des Autors Mitte Juli 1977 im Regnitzbecken bei Erlangen bei den im allgemeinen früher wandernden „Wasserfroschpopulationen“ (vgl. vorstehender Abschnitt) ein guter Besatz mit nicht selten bereits großen vierbeinigen Larven festzustellen!

6.3. Wanderungen in der Nachlaichzeit

Der Zeitpunkt der Laichabgabe erfolgt nicht sonderlich straff auf Populationsniveau koordiniert, sondern streut zeitlich erheblich. Nach Abschluß des Laichgeschäftes geben insbesondere im Anschluß an ausgiebige Regenfälle untertags Einzeltiere die weitgehend stationäre Lebensweise am Laichplatz auf und entfernen sich weiter vom Ufer weg. Gelegentlich wandern sie dabei auch weite Strecken über Land anderen Wasserstellen zu, so daß es zu einem geringfügigen Individuenaustausch zwischen verschiedenen Populationen kommt. Diese Abwanderung setzt ab Ende Juni ein, findet ihren Höhepunkt zumeist in der ersten Julihälfte (Medianwerte, Tab. 5) und kann bis Anfang September andauern.

Auffallend ist, daß sich im extremen Trockensommer 1976 an beiden Untersuchungsgewässern insgesamt nur drei adulte und 27 juvenile Tiere an diesen Wanderungen der Nachlaichzeit beteiligten (nicht zu verwechseln mit Ausdehnung der Aktivität der „Wasserfrosch“-Populationen auf die engere Gewässerumgebung im Zuge von Regenfällen, wonach die Tiere in der Regel aber vollständig zum Gewässer zurückkehren). Auffallend ist auch, daß bei deutlich isoliert liegenden Gewässern wie Maar B dieser Individuenaustausch in der Nachlaichzeit nur minimal ist (1976: 0/0/11; 1977: 1/5/0).

6.4. Verhalten bei Austrocknen der Gewässer

In besonders trockenwarmen Sommern (wie 1976) können einzelne der von kleinen Wasserfroschgruppen besiedelten Tümpel völlig trockenfallen. Vor allem wenn diese Stellen isoliert von anderen Gewässern liegen, gehen die „Wasserfrösche“ dann über Wochen und Monate zum Landleben über. Die Tiere leben dabei untertags versteckt an den nassesten Stellen dieser auch dann noch im Vergleich zur Umgebung feuchteren Inseln und dehnen ihre Nahrungssuche nur bei abendlichem Taufall oder leichtem Regen auf die Umgebung aus (Aktivitätskerne auch bei hoher Trockenheit). Weite Überlandwanderungen sind nur im Anschluß an sehr ergiebige Regenfälle zu verzeichnen.

Bemerkenswert ist auch, daß die an Amphibien parasitierende Schmeißfliege *Lucilia bufonivora* (die im Trockenjahr 1976 geradezu seuchenartig an den Erdkrötenbeständen des Kottenforstes auftrat, im naß-kalten Jahr 1977 dagegen kaum gefunden wurde) diese landlebenden „Wasserfroschbestände“ befiel, während der Parasit bei den am Gewässer erbeuteten „Wasserfröschen“ nicht festgestellt werden konnte. (Es ist allerdings auch denkbar, daß parasitierte Frösche bald ertrinken!)

Tab. 5. Mehrjährige Mittelwerte für die Medianen der einzelnen jahreszeitlich bedingten Wanderabschnitte.

Mean values of seasonal migration periods for several years.

		Grasfrosch <i>Rana temporaria</i>			Springfrosch <i>Rana dalmatina</i>			"Wasserfrosch" <i>Rana esculenta/lessonae</i>		
		Frühjahrs- wanderung	Abwanderung v. Laichplatz	Herbst- wanderung	Frühjahrs- wanderung	Abwanderung v. Laichplatz	Herbst- wanderung	Frühjahrs- wanderung	Wanderung der Nachlaichzeit	Herbst- wanderung
Maar A	♂♂	06.III.	16.IV.	17.X.	06.III.	06.IV.	24.X.	10.V.	14.VII.	09.X.
	♀♀	13.III.	29.III.	26.X.	14.III.	19.III.	—	15.V.	23.VII.	12.X.
	juv.	—	—	—	—	—	—	18.V.	14.VII.	04.X.
Maar B	♂♂	13.III.	30.IV.	25.X.	17.III.	09.IV.	—	09.V.	04.VII.	02.X.
	♀♀	19.III.	16.IV.	02.XI.	25.III.	29.III.	—	08.V.	09.VII.	02.X.
	juv.	—	—	—	—	—	—	10.V.	15.VII.	04.X.

6.5. Herbstabwanderung vom Laichplatz

Ab dem letzten Septembertertel wandern die „Wasserfrösche“ vom Gewässer ab. Die Abwanderung erfolgt keineswegs kontinuierlich, sondern schubweise. Ausgelöst wird sie durch eine deutliche Abkühlung der Lufttemperaturen, insbesondere wenn die Tagesminima mehrmals für einige Tage auf unter 10°C sinken. Da der „Wasserfrosch“ aber dennoch relativ hohe Temperaturen zum Wandern bevorzugt, verlassen die Tiere die Gewässer schwerpunktmäßig an wärmeren Tagen (später im Jahr insbesondere untertags), die auf die Kälteeinbrüche folgen. Die Abwanderung dauert zumeist bis Ende Oktober/Anfang November an und erreicht ihren Höhepunkt vor allem in der ersten Oktoberhälfte, vereinzelt auch bereits in den letzten Septembertagen (vgl. Medianwerte von Tab. 4). Im zweijährigen Durchschnitt werden die Medianwerte am stärker beschatteten Maar B in den ersten Oktobertagen und damit bei den Alttieren rund eine Woche früher als an Maar A überschritten (Tab. 5).

7. Mehrjährige Mittelwerte für die einzelnen Wanderphasen

Nicht zuletzt auch für überregionale Vergleiche ist es vorteilhaft, die Medianwerte der einzelnen Jahre im Sinne mehrjähriger Durchschnittswerte zusammenzufassen. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 festgehalten. Wie vorne dar-

gestellt, handelte es sich in klimatischer Hinsicht im vierjährigen Untersuchungszeitraum um zwei normal- sowie ein früh- und ein spätwarmes Jahr. Da frühbeziehungsweise spätwarme Jahre im vieljährigen Durchschnitt wohl gleich häufig auftreten, ist die hier vorgefundene Konstellation im Hinblick auf eine abgesicherte Mittelwertbildung sehr günstig.

Im einzelnen fanden dabei für die Errechnung der mehrjährigen Medianen Berücksichtigung: Beim Gras- und Springfrosch für Frühjahrswanderung und Abwanderung an Maar A die Werte von 1976 bis 1979, an Maar B dieselbe Zeitspanne ohne das Jahr 1978. Für die Herbstwanderung wurden jeweils die Mittelwerte der Jahre 1976 und 1977 herangezogen. Beim „Wasserfrosch“ liegen der Berechnung zugrunde: Ergebnisse von 1976, 1977 und 1979 für die Frühjahrswanderung und die Medianen von 1976 und 1977 für die Wanderungen der Nachlaichzeit und die Herbstmigration.

Aus Tab. 5 geht hervor, daß Gras- und Springfrosch, und zwar in beiden Geschlechtern, an Maar A den Medianwert der Frühjahrswanderung am selben Kalendertag erreichen und dies, obwohl die Springfroschwanderung alljährlich zeitlich deutlich früher einsetzt. An Maar B überschreiten die Arten die Medianwerte dagegen deutlich später als an Maar A, wobei hier das Gros der Springfrösche sogar später als das der Grasfrösche zieht. Bezüglich der Abwanderung vom Laichplatz ist festzuhalten, daß die Mehrzahl der Springfrösche deutlich vor den Grasfröschen auswandert. Bei beiden Arten migrieren die Weibchen — gesamthaft gesehen — deutlich vor den Männchen. Der Schwerpunkt der Herbstwanderung liegt bei beiden Arten in der zweiten Oktoberhälfte. Springfrösche dringen dabei aber nur ausnahmsweise bis zum Gewässer vor. Beim „Wasserfrosch“ erreichen beide Geschlechter und die Jungtiere im dreijährigen Mittel die Medianwerte der Laichplatzwanderung Mitte Mai. Der Höhepunkt der Wanderungen der Nachlaichzeit liegt im Juli. Die Abwanderung vom Laichplatz erfolgt schwerpunktmäßig Ende September/Anfang Oktober. Dabei erreicht die Population von Maar B die Medianwerte rund sieben bis zehn Tage vor der Population von Maar A.

8. „Einnischung“ der Frösche am Gewässer in der Nachlaichzeit der Braunfrösche und der Vorlaichzeit der „Wasserfrösche“

Insbesondere in der zweiten April- und ersten Maihälfte, in der ein nennenswerter Teil der frühlaichenden Braunfrösche aus der Latenzzeitperiode erwacht und noch nicht vom Gewässer abgewandert ist und ein Teil der „Wasserfrösche“ bereits am Gewässer eingetroffen ist, besteht eine hohe Froschkonzentration an den Gewässerufeln. Wegen deutlicher Überlappung der Beutespektren ist dabei nennenswerte Nahrungskonkurrenz zu vermuten. Dieser Konkurrenzdruck wird dadurch deutlich gemindert, daß sich die einzelnen Arten schwerpunktmäßig auf verschiedenen Zonen am Gewässer verteilen (Abb. 1).

Der „Wasserfrosch“ besetzt dabei vor allem die Sonnplätze unmittelbar an der Wasserkante und jagt von dort aus am Ufersaum und auf der Wasser-

oberfläche anzutreffende Beute. Der Grasfrosch konzentriert sich in den landeinwärts folgenden nassen bis feuchten Ufersaum und versteckt sich gerne unter vorjährigen *Typha*-Beständen oder Brettern. Wiederum landeinwärts schließt sich ein schmaler Gürtel an, der schwerpunktmäßig vom Springfrosch besiedelt wird.

Diese „Einnischung“ ist besonders gut bei längerer Trockenheit zu beobachten. Bei Regenwetter oder nassem Boden verwischen sich dagegen die Grenzen, da dann die Frösche ihren Aktionsraum ausdehnen.

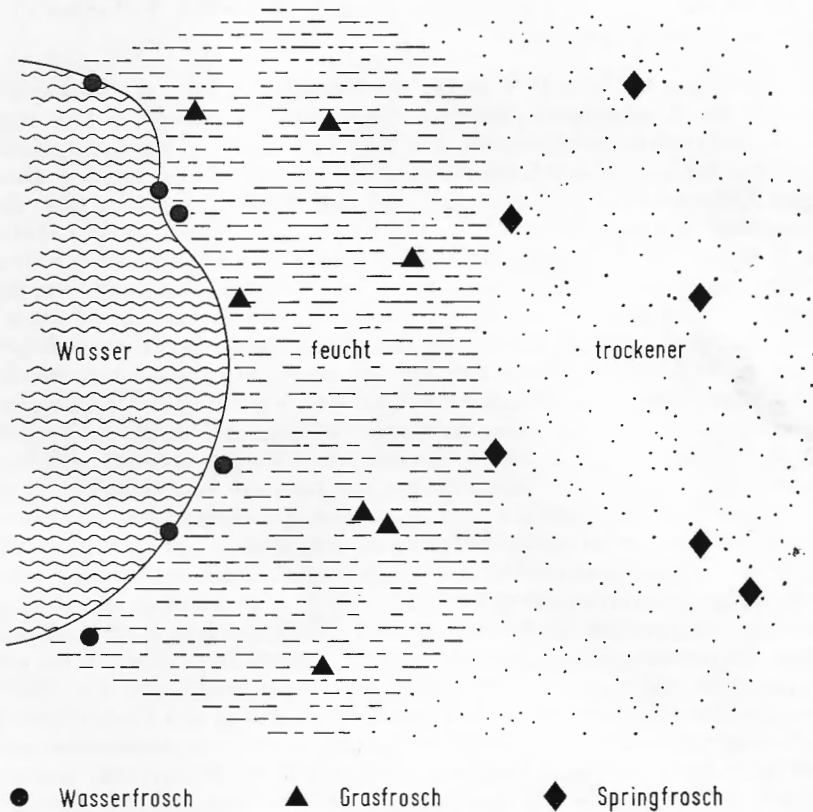


Abb. 1. Verteilungsmuster der Frösche am Gewässer in der Nachlaichzeit der Braun- und Vorlaichzeit der „Wasserfrösche“.

Pattern of distribution of the frogs at the breeding pond; Common and Agile frogs in the post-breeding period, Edible frog in the pre-breeding period.

Tab. 6. Abwanderndynamik (quantifiziert) frischmetamorphosierter Frösche im Jahr 1976.
Emigration of freshly metamorphosed frogs in 1976 (in %).

Arten	Abwanderung vom Geburtsgewässer					Zeitliche Verteilung der Abwanderquoten (in %)									
	Gewässer	Median	Beginn	Ende	Zahl d. Exemplare	16. – 30. VI.	01. – 15. VII.	16. – 31. VII.	01. – 15. VIII.	16. – 31. VIII.	01. – 15. IX.	16. – 30. IX.	01. – 15. X.	16. – 31. X.	
Spring- und Grasfrosch	Maar A	21.VII.	23.VI.	01.IX.	1 401	2	26	66	4	1	0,01	–	–	–	
<i>Rana dalmatina</i> et <i>Rana temporaria</i>	Maar B	28.VII.	22.VI.	15.IX.	1 564	2	27	57	12	2	1	–	–	–	
“Wasserfrosch”	Maar A	24.IX.	27.VIII.	02.XI.	1 225	–	–	–	–	7	35	48	9	1	
<i>Rana esculenta/lessonae</i>	Maar B	22.IX.	27.VIII.	12.X.	672	–	–	–	–	14	34	46	6	–	

9. Abwanderung der frischmetamorphosierten Frösche vom Geburtsgewässer

Insbesondere im Jahr 1976 wurde der Versuch angestellt, die Abwanderndynamik der Frischmetamorphosierten quantitativ zu erfassen und in ihrer zeitlichen Dynamik zu bilanzieren. Die Ergebnisse sind in Tab. 6 dargestellt. Dabei wurden Spring- und Grasfrosch zusammengefaßt, da die Jungtiere dieser beiden Arten vor allem in den ersten Tagen nach der Metamorphose unter den Versuchsbedingungen nicht immer zweifelsfrei anzusprechen sind. Hinsichtlich der Stichhaltigkeit der Individuenbilanzen ist noch einzuschränken, daß zwar versucht wurde, möglichst alle Abwanderer zu erfassen und zu markieren, daß aber — wie zahlreiche Einzelbeobachtungen zeigen — eine nicht abzuschätzende Zahl an Frischmetamorphosierten die Bahnen vor allem bei leichtem Regenwetter mit Hilfe unter anderem auch der Adhäsionskräfte der Körperunterseite überwinden konnte. Die Bilanzen der zeitlichen Verteilung der Abwanderer dürften dagegen die Verhältnisse recht exakt wiedergeben, da die Fehlerquelle für alle Phasen etwa gleich bleibt. Für das Jahr 1976 gilt demnach, daß beim Spring- und Grasfrosch die Abwanderung der Jungtiere vom Geburtsgewässer am 23. Juni an Maar A und am 22. Juni an Maar B einsetzte, ihren Höhepunkt in der ersten und vor allem der zweiten Julihälfte erreichte, um dann bis Mitte September langsam auszulaufen. Allerdings waren Einzeltiere durchaus schon etwas früher, nämlich mindestens seit dem 18. Juni an Land in den feuchten Bereichen zwischen dem Röhricht aktiv. Diese Tiere, die noch durch einen sehr langen Schwanzstummel ausgezeichnet waren, sprangen bereits über 10 cm weit und tauchten bei Störungen blitzschnell im Wasser unter. Zu den zuletzt abwandernden Tieren ist außerdem festzuhalten, daß es sich hierbei zumeist um Exemplare handelt, die erheblich größer als die früheren Abwanderer sind. Dies ist damit zu erklären und kann durch markierte Wiederfunde bestätigt werden, daß es sich dabei um Individuen handelt, die bereits früher metamorphosierten und sich erst später, nach mehrwöchigem Aufenthalt im engsten Uferbezirk, vom Geburtsgewässer entfernen.

Beim „Wasserfrosch“ wanderten die ersten Frischmetamorphosierten hier in den letzten Augusttagen ab (im Regnitzbecken teilweise schon im Juli). Die Abwanderung erfährt ihren Höhepunkt in der ersten und vor allem in der

zweiten Septemberhälfte. Quantitativ weitgehend abgeschlossen ist sie dann bis Mitte Oktober. Lediglich an Maar A fanden sich einzelne Abwanderer auch noch später. Im Jahr 1977, das ab April durch ausgesprochen naßkalte Witterung gekennzeichnet war, wichen die Verhältnisse teilweise deutlich von den Befunden des ausnehmend trocken-warmen Jahres 1976 ab. Einmal fiel die Zahl der festgestellten Jungtiere insgesamt bei allen drei Arten deutlich geringer aus (beim „Wasserfrosch“ wurden sogar nur acht Frischmetamorphosierte an Maar A und keiner an Maar B festgestellt), zum anderen verschob sich auch die Metamorphose deutlich in den Herbst hinein. So wanderte der erste Wasserfrosch erst am 23. September aus und die ersten frischmetamorphosierten Braunfrösche erst Ende Juli. Zudem metamorphosierte ein nennenswerter Teil der Braunfrösche (am langen Schwanzstummel erkennbar) erst in der zweiten Oktoberhälfte. Wieweit diese winzigen Tiere aus energetischen Gründen überhaupt eine Chance haben, den Winter zu überstehen, steht dahin.

Eine Metamorphose der Frösche, die ihre Larvalentwicklung im Herbst noch nicht abgeschlossen hatten, im Folgejahr, wie es in der Literatur immer wieder beschrieben wird, spielte im Untersuchungszeitraum keine Rolle. Hier konnten in vier Untersuchungsjahren im Frühjahr insgesamt nur zwei Braunfrösche und vier „Wasserfrösche“ festgestellt werden, die wegen ihres langen Schwanzstummels und ihrer geringen Körpergröße eindeutig als Frischmetamorphosierte ausgewiesen waren.

Zusammenfassung

1. Auf der Grundlage der Fallenfänge aus vier Untersuchungsjahren an zwei Laichgewässern im Kottenforst bei Bonn wurden die Kenndaten der saisonalen Wanderungen bei den Arten Gras-, Spring- und „Wasserfrosch“ ermittelt.

2. Die Gras- und Springfrösche beginnen im zeitigen Frühjahr zu wandern, zumeist unmittelbar nachdem ausreichende Migrationsbedingungen herrschen. Bei beiden Arten ziehen die Männchen — quantitativ gesehen — ein bis zwei Wochen vor den Weibchen. Ebenfalls wandert bei beiden Arten die Population von Maar A in normal- und frühwarmen Jahren insgesamt früher als die von Maar B in die Gewässer ein (vgl. Tab. 1, 3, 5). Während die Einwanderung beim Grasfrosch deutlich auf eine auch von den aktuellen Witterungsbedingungen einigermaßen unabhängige populäre Sollzeit angelegt ist, zieht der Springfrosch deutlich stärker witterungsbezogen, die ersten Tiere damit regelmäßig auch früher als beim Grasfrosch. Insgesamt streut die Einwanderung beim Springfrosch auch zeitlich mehr als beim Grasfrosch. Abgesehen von einzelnen, aus quantitativer Sicht unbedeutenden Nachzügeln, ist die Einwanderung in Normaljahren beim Grasfrosch im zweiten Märdrittel und beim Springfrosch Anfang April abgeschlossen.

Der spät laichende „Wasserfrosch“ wandert von Anfang März bis Ende Juni, die Masse der Tiere vom letzten April- bis ersten Junidrittel den Gewässern zu (vgl. Tab. 4). Bis Mitte April überwiegt dabei die Tagwanderung. In früh- beziehungsweise spätwarmen Jahren verschiebt sich die Gesamtanwanderung deutlich nach früher beziehungsweise später im Jahr. Nicht selten wird die Einwanderung für mehrere Tage beziehungsweise Wochen für Zwischenaufenthalte an anderen Wasserstellen unterbrochen.

3. Der Grasfrosch ist bis Anfang März nicht paarungsbereit. Vielmehr wird durch einen deutlich temperaturbeeinflussten Hormonaufbau zunächst die Laichstimmung auf-

gebaut mit der Folge, daß bei dieser Art das Hauptlaichgeschehen deutlich auf Populationsebene koordiniert verläuft. Der Springfrosch ist dagegen bei ausreichenden Wassertemperaturen ($\geq 6,5^{\circ}\text{C}$) sofort paarungs- und laichbereit. Damit streut die Laichabgabe bei dieser Art zeitlich deutlich stärker als beim Grasfrosch und ist im wesentlichen mit der Anwanderdynamik der Weibchen korreliert. An einigen wenigen Sonnentagen vor allem der zweiten Märzhälfte (der Hauptlaichzeit) kann es beim Springfrosch auch zu Chorbildung und Chorrufen kommen (wobei die Organisation der Rufgesellschaften der des „Wasserfrosches“ ähnelt). Die übrige Laichzeit balzen die Männchen dagegen meist nur vereinzelt und versteckt unter Wasser. Anders als beim Grasfrosch ist beim Springfrosch kein aktiver Bezug laichender Paare zueinander festzustellen.

Beim „Wasserfrosch“ streut die Laichzeit über mehrere Wochen. Dabei hängt der Fortpflanzungserfolg dieser „Art“ im Kottenforst entscheidend von den Witterungsbedingungen ab. Während das Aufkommen frischmetamorphosierter „Wasserfrösche“ im trockenwarmen Jahr 1976 sehr gut war (vgl. Tab. 6), fielen Jungtiere im Jahr 1977 mit naßkaltem Sommer nahezu völlig aus. Hier dürfte auch eine der Hauptursachen für die geradezu drastischen Populationsschwankungen des „Wasserfrosches“ (vgl. Tab. 4) im Kottenforst zu finden sein.

4. Die ersten Gras- und Springfrösche wandern in der Regel bereits unmittelbar nach dem Laichakt vom Gewässer ab. Insgesamt gesehen verläßt der Springfrosch die Laichplätze zügiger als der Grasfrosch (vgl. Medianwerte, Tab. 5). Außerdem wandern bei beiden Arten die Weibchen im Durchschnitt deutlich vor den Männchen aus den Gewässern aus (vgl. Tab. 1, 3, 5).

5. Nach Ablauf der Laichzeit, beginnend etwa mit Ende Juni und schwerpunktmäßig im Juli, siedeln Einzeltiere des „Wasserfrosches“ vor allem bei oder nach Regenfällen an andere Gewässer über. An isoliert gelegenen Wasserstellen spielt dieser Individuenaustausch jedoch nur eine sehr geringe Rolle. Ähnliches gilt für alle übrigen Populationen in Trockenjahren. Bei Trockenfallen von Gewässern können „Wasserfrösche“ auch für Wochen zu landgebundener Lebensweise übergehen.

6. Insbesondere ab Mitte bis Ende September sind bei Gras- und Springfrosch laichplatzbezogene Herbstwanderungen festzustellen, die zumeist bis Mitte November andauern. Die Männchen rücken dabei insgesamt deutlich näher an die Gewässer heran als die Weibchen. Beim Springfrosch dringen nur einzelne Tiere und dabei durchweg Männchen bis zum Laichplatz vor, die aber nicht unter Wasser überwintern. Beim Grasfrosch erreichen die Männchen die Gewässer auch im Herbst deutlich (nämlich im Durchschnitt zehn Tage) vor den Weibchen. Wie im Frühjahr migriert auch hier die Population von Maar B durchschnittlich später als jene von Maar A (Tab. 1, 5). Der Prozentsatz der Wasserüberwinterer schwankt beim Grasfrosch von Population zu Population erheblich (Tab. 2). In beiden Populationen überwiegen jedoch die Männchen sehr deutlich unter den Wasserüberwinterern. Der „Wasserfrosch“ wandert mit Beginn des letzten Septemberrittels bis Ende Oktober/Anfang November schubweise von den Gewässern ab. Der Höhepunkt der Abwanderung liegt dabei in der ersten Oktoberhälfte (Tab. 4, 5).

7. Die Abwanderung der frischmetamorphosierten Gras- und Springfrösche setzte 1976 in der zweiten Junihälfte ein, erreichte ihren Höhepunkt in der zweiten Julihälfte und lief im wesentlichen bis Mitte September aus. Die zuletzt abwandernden Tiere metamorphosierten dabei aber nahezu durchweg bereits früher im Jahr. Frischmetamorphosierte „Wasserfrösche“ gingen 1976 erstmals in den letzten Augusttagen an Land. Die Masse der Tiere wanderte insbesondere in der ersten und vor allem zweiten Septemberhälfte aus (vgl. Tab. 6). Im ab Ende April naßkalten Jahr 1977 weichen die Verhältnisse deutlich von den Befunden des trockenwarmen Jahres 1976 ab. Zum einen fiel die Anzahl der Jungtiere insgesamt erheblich gegenüber 1976 ab (beim „Wasserfrosch“ auf nahezu Null), zum anderen verschob sich der gesamte Metamorphoseverlauf

deutlich nach später im Jahr. Erste frischmetamorphosierte Braunfrösche wurden 1977 erst Ende Juli, erste frischmetamorphosierte „Wasserfrösche“ am 23. September festgestellt.

Summary

1. Seasonal migration of the Common frog (*Rana temporaria*), Agile frog (*Rana dalmatina*) and Edible frog (*Rana esculenta*) has been investigated at two breeding sites (ponds) in Kottenforst near Bonn over four years; the data have been obtained by trapping.

2. The Common and the Agile frogs start migrating in early spring, as soon as the conditions allow. Quantitatively expressed their males migrate one to two weeks before females. The population of pond A migrates to the breeding site in normal and early years sooner than that of pond B (cf. tab. 1, 3, 5). Migration of the Agile frog is influenced by the temporary weather conditions, especially during its early phase; the migration of the Common frog is less dependent on the weather and consequently its time is more constant. The migration of the Agile frog spans over a longer period than that of the Common frog. In normal years the migration is completed in the second third of March for the Common frog and in early April for the Agile frog, except for a few back markers.

The later breeding Edible frog migrates from the beginning of March until the end of June, the majority migrates from the last third of April until the first third of June (cf. tab. 4). Day migration predominates until mid-April. In early and late years the migration time changes respectively. The migration is not rarely interrupted for several days or even a few weeks; the migrating frogs spend this time around ponds in the vicinity of the breeding sites.

3. The Common frog is not prepared to mate until the beginning of March. Temperature influenced hormone production brings about the courtship period. The breeding is coordinated within the population. The Agile frog, on the other hand, is ready for mating as soon as the water temperature is adequate ($\geq 6.5^{\circ}\text{C}$). The breeding period is, therefore, longer than that of the Common frog. It is mainly correlated with the migration of females. Calling in choruses takes place on some sunny days in the second half of March (main breeding time), similar as with the Edible frog. Otherwise the males call mainly individually during the breeding period hidden under water. Contrary to the Common frog, active relationship among pairing adults does not exist in the Agile frog.

The breeding period of the Edible frog stretches over several weeks. In the Kottenforst successful reproduction depends especially on the weather conditions. Young frogs were numerous in the warm, dry year 1976 and almost absent in the cold, wet year 1977.

4. The first Common and Agile frogs migrate immediately after mating from the pond. Taken collectively, the Agile frog leaves the breeding site more uninterrupted than the Common frog (cf. tab. 5). Besides, the females of both species leave the water before the males (cf. tab. 1, 3, 5).

5. After the breeding period, not earlier than at the end of June, mainly in July, individual adults of the Edible frog migrate to other ponds. In case of isolated ponds this migration is of but little significance. Analogy applies to all populations in dry years. The species can readily adapt to land life in case of drying-up of the pond.

6. Breeding site related autumn migrations of the Common and Agile frog start from mid- to late September, they last mostly until mid-November. Males return considerably closer to the water than females. In the Agile frog only some specimens, chiefly males, migrate as far as the breeding site. They do not hibernate under water.

Common frog males also reach the pond in the autumn before the females, the average difference is about 10 days. As in spring, the population of pond B also migrates on an average later than that of pond A (cf. tab. 1, 5). The population of water-hibernating adults fluctuates considerably in the Common frog (tab. 2). In both populations water-hibernating males outnumber the females. The Edible frog migrates in groups from the beginning of the last third of September until the end of October or early November. The migration culminates in the first half of October.

7. In 1976 the freshly metamorphosed Common and Agile frogs began to leave the breeding site in the second half of June; culminating during the second half of July, the migration was nearly completed by the middle of September. Freshly metamorphosed Edible frogs left the water in the same year at the end of August, the majority left the breeding site during September, culminating during the second half of the month. The results obtained in the dry and warm year 1976 differ considerably from those of the cold and wet year 1977. The off-spring decreased in 1977 considerably in relation to 1976 in the Common and Agile frog, in the Edible frog it was near zero. The whole breeding period delayed and was completed much later. The first Common and Agile frogs completed their metamorphosis in 1977 as late as the end of July, first freshly metamorphosed Edible frogs appeared in late September (23. IX. 1977).

Schriften

- BLAB, J. (1973): Die Amphibien des Erlanger Raumes. Beiträge zu Vorkommen, Laichplatzwahl und Biologie. — 118 S. Examensarb. (unveröff.) Univ. Erlangen-Nürnberg.
- — — (1978): Untersuchungen zu Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. — Schr.-R. Landschaftspflege Naturschutz, 18: 1-146. Bonn-Bad Godesberg.
- BLAB, J. & BLAB, L. (1981): Quantitative Analysen zur Phänologie, Erfassbarkeit und Populationsdynamik von Molchbeständen des Kottenforstes bei Bonn. — Salamandra, 17 (3/4): 147-172. Frankfurt am Main.
- GEISSELMANN, B., FLINDT, R. & HEMMER, H. (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* BONAPARTE. — Zool. Jb., Syst., 98: 521-568. Jena.
- HEUSSER, H. (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Rev. suisse Zool., 68: 1-39. Genève.
- — — (1970): Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. — Salamandra, 6: 80-87. Frankfurt am Main.
- HEUSSER, H. & OTT, J. (1968): Wandertrieb und populationspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte *Bufo bufo* (L.). — Rev. suisse Zool., 75: 1005-1021. Genève.
- LÜTTRINGHAUS, C. (1980): Der Amphibienbestand zweier Gewässer des Kottenforstes während der Laichzeit und Untersuchungen zum Altersaufbau der Gras- und Springfrosch-Populationen. — 140 S. Examensarb. (unveröff.) Univ. Bonn.
- OBERT, H.-J. (1976): Some effects of external factors upon the reproductive behaviour of the Grass frog *Rana temporaria* L. (Ranidae, Anura). — Oecologia, 24: 43-55. Berlin.
- WAHL, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). — Oecologia, 3: 14-55. Berlin.

Verfasser: Dr. JOSEF BLAB, Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie, Institut Naturschutz und Tierökologie, Konstantinstraße 110, 5300 Bonn 2.