

Sukzession und Wachstum von Amphibienlarven in vier Kleingewässern in Wien und Niederösterreich

ANDREA WARINGER-LÖSCHENKOHL

Mit 9 Abbildungen

Abstract

In 1982 four ponds in Vienna and Lower Austria were visited in regular intervals and checked for amphibian spawn and sampled for larvae.

The length of the larval period varied in different ponds, depending on water temperature. The general larval density was highest during May and June. With advancing development larval density decreased. All five species overlapped in their temporal pattern except that *Bufo b. bufo* did not co-occur with *Rana ridibunda*.

In all anuran species sigmoidal growth curves flattened during stage 36 or 37. In *Triturus v. vulgaris* growth was exponential.

Key words: Amphibian larvae; growth and succession in field.

Einleitung

Obwohl bereits viele Arbeiten über Laichwanderungen und zeitliche Abfolge des Laichgeschehens europäischer Amphibien vorliegen, behandeln nur wenige die genauere zeitliche Einnischung der Larven (etwa DIAZ-PANLAGUA 1986 bei spanischen Arten). Mit wenigen Ausnahmen (etwa *Triturus v. vulgaris*: BELL & LAWTON 1974, *Bufo b. bufo*: VIERTTEL 1981, Gewichtszunahme von *B. b. bufo* und *Rana temporaria*: SAVAGE 1952) ist das Larvenwachstum im Freiland kaum untersucht. Gerade als Basis für Untersuchungen von Larvengemeinschaften (LÖSCHENKOHL 1986, WARINGER-LÖSCHENKOHL 1988 i. Druck) muß das zeitliche Zusammentreffen der verschiedenen Larvalstadien, als wichtiger Faktor für die Ressourcaufteilung (HEYER 1973, 1976, TOFT 1985), bekannt sein.

Innerhalb jeder Art beeinflussen geographische Lage und Seehöhe die Laichzeiten (BRAND & GROSSENBACHER 1979, SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU 1983). Die unterschiedlichen Laichzeiten der adulten Amphibien wiederum verursachen eine charakteristische Abfolge der Larven. In Mitteleuropa laichen Braunfrösche (*Rana arvalis*, *R. dalmatina*, *R. temporaria*) und Erdkröte (*B. b. bufo*) im zeitigen Frühjahr, die anderen Arten im späten Frühjahr und

Frühsommer. Bei den Frühlaichern wird das Laichdatum vor allem von inneren Mechanismen bestimmt (z. B. HEUSSER 1968), bei den Spätlaichern spielen meteorologische Parameter, wie Temperatur und Niederschläge, eine größere Rolle (z. B. BLAB 1978).

Die Dauer der Larvalentwicklung hängt hauptsächlich von der Wassertemperatur ab. Aber auch das Nahrungsangebot kann den Beginn der Metamorphose beeinflussen (WILBUR & COLLINS 1973, TRAVIS 1984). Arten, die in temporären Gewässern laichen, scheinen eine kürzere Larvalperiode zu haben als Arten in permanenten Gewässern. Zusätzlich kann die Dauer der Larvalentwicklung innerhalb derselben Art in Abhängigkeit vom Gewässertyp variieren (SALTHER & MECHAM 1974).

Die vorliegende Arbeit untersucht die zeitliche Einnischung sympatrischer Amphibienlarven in vier Kleingewässern.

Untersuchungsgebiet

Die Studie wurde 1982 an vier Kleingewässern in Wien und Niederösterreich durchgeführt: einem künstlichen Gewässer (Nr. 1) auf der Donauinsel in Wien, einer aufgelassenen Schottergrube in Oberradlberg bei St. Pölten (Nr. 2), einem temporären (Nr. 3) und einem permanenten (Nr. 4) Gewässer in den Traisenaunen bei Herzogenburg. Aus den darauf folgenden 3 Jahren liegen ergänzende Beobachtungen vor.

Der langgestreckte Teich Nr. 1 (Oberfläche: 1 720 m², maximale Wassertiefe: 1 m) liegt ganztägig in der Sonne und ist von einem dichten Röhrichtgürtel umgeben. Die submerse Vegetation ist gut entwickelt (genaue Beschreibung in LÖSCHENKOHL 1985). Gelegentlich wird das Gewässer über die Beregnungsanlage bewässert. Der Großteil der Amphibien wurde vor 1982 ausgesetzt. Folgende Arten laichten 1982: *Rana dalmatina*, *Hyla a. arborea*, *R. ridibunda*, einzelne Exemplare von *Pelobates f. fuscus*, *Bombina bombina*, *Triturus v. vulgaris* und *T. cristatus dobrogicus*.

Gewässer Nr. 2 hat eine Oberfläche von etwa 1 350 m², eine Durchschnittstiefe von 50 cm, ist ganztägig sonnenexponiert und dicht verwachsen (LÖSCHENKOHL 1985). Die Wasserspeisung erfolgt über das Traisengrundwasser. Folgende Arten laichten: *R. dalmatina*, *Bufo b. bufo*, *H. a. arborea*, *R. ridibunda*, *T. v. vulgaris* und einige Exemplare von *T. cristatus dobrogicus*.

Gewässer Nr. 3 ist ein kleiner Tümpel (Oberfläche: 63 m², Maximaltiefe: 60 cm), der periodisch vom Traisengrundwasser aufgefüllt wird. Lediglich am Nachmittag wird er von Sonne beschienen. Die Unterwasservegetation ist stark entwickelt (LÖSCHENKOHL 1985). 1982 trocknete er Ende August vollständig aus. Es laichten *R. dalmatina* und wenige *T. v. vulgaris*. 1982 riefen einige Erdkrötenmännchen, ein Ablaiichen konnte aber nicht beobachtet werden.

Gewässer Nr. 4 ist klein, aber permanent wasserführend (Traisengrundwasser, Oberfläche: 24 m², Maximaltiefe: 1 m). Es liegt völlig beschattet, submerse Vegetation fehlt. 1982 war die Wasseroberfläche völlig mit Wasserlinsen (*Lemna*

minor) bedeckt. Während des Sommers traten Sauerstoffzehrungen auf. *R. dalmatina* und einige Teichmolche laichten ab. Abbildung 1 zeigt Temperaturkurven für die Gewässer 1, 3, 4.

Methoden

Im Frühjahr wurden die Gewässer wöchentlich nach dem ersten Laich abgesehen. Von Mai bis Oktober wurde in ein- bis zweiwöchigen Intervallen nach Larven gekeschert. In den großen Gewässern (Nr. 1 und 2) besammelte ich etwa 40, in den beiden kleinen etwa 20 zufällig verteilte Stellen. Zur Abschätzung der Larvendichte protokollierte ich den Fangerfolg pro Zeitaufwand: eine Strecke von etwa 1 m wurde mit einem Kescher viermal gegenläufig abgestreift. Pro Probenentnahmetag wurden maximal 10 Tiere pro Art zur Stadienbestimmung und Vermessung ins Labor mitgenommen. Danach wurden sie wieder im Freiland ausgesetzt oder zur Bestätigung der Bestimmung im Labor aufgezogen.

Rumpflänge (Schnauzenspitze bis Anus) und Totallänge (Schnauzenspitze bis Schwanzspitze) wurden in einer mit Millimeterpapier unterlegten Petrischale am lebenden Tier (auf Millimeter genau) vermessen. Die Bestimmung der Entwicklungsstadien erfolgte nach GOSNER (1960) (Anurenlarven) und BRAND & GROSSENBACHER (1979) (Molchlarven). Den Wachstumskurven der Anurenlarven wurde die Rumpflänge zugrundegelegt, da viele Tiere Verletzungen an der Schwanzspitze aufwiesen.

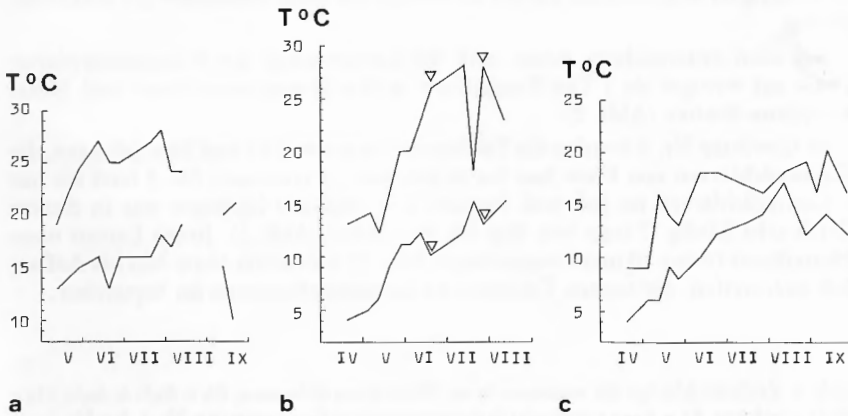


Abb. 1. Monatliche Minimum- und Maximum-Wassertemperaturen in drei der vier Untersuchungsgewässer (a = Nr. 1, b = Nr. 3, c = Nr. 4) im Jahr 1982. Die Pfeile markieren Temperaturen, die wegen der Austrocknung des Tümpels im Schlamm abgelesen wurden.

Minimum and maximum monthly water temperatures in three of the four investigated ponds (a = pond 1, b = pond 3, c = pond 4) in 1982. Arrows mark measurements taken in the muddy soil rather than the water proper due to drying of the pond.

In jedem Gewässer wurde ein Minimum-Maximum-Thermometer zur Bestimmung der Wassertemperatur exponiert. Da das Thermometer in der Schottergrube (Nr. 2) zerstört wurde, liegen aus diesem Gewässer keine Temperaturmessungen vor.

Ergebnisse

Abbildung 2 zeigt die Laichdaten und die zeitliche Verteilung der Kaulquappen der häufigsten Anurenarten in den untersuchten Gewässern. 1982 überlappten alle Arten mit Ausnahme von *B. b. bufo* in ihrem zeitlichen Auftreten.

Bedingt durch den späten Laichtermin von *R. ridibunda* waren die einzelnen Arten in Gewässer Nr. 2 zeitlich stärker voneinander getrennt als in Nr. 1, das eine ähnliche Artenzusammensetzung aufweist. Der erste Laich von *R. dalmatina* wurde in Nr. 1 in Wien Mitte März gefunden; in Nr. 2, 3 und 4 (in Niederösterreich) begann die Laichzeit synchron Ende März. In den Gewässern 1 und 2 beendete *R. dalmatina* die Metamorphose im Juli, in Nr. 3 im August vor dem Austrocknen des Tümpels. Im kühleren Gewässer Nr. 4 dauerte die Larvalentwicklung bis September.

B. b. bufo in Nr. 2 hatte die kürzeste Larvalzeit aller untersuchten Arten (Laich im zeitigen April, Metamorphose im Juni).

H. a. arborea laichte in Gewässer Nr. 2 später als in Nr. 1, *R. ridibunda* laichte nicht vor Juli. *R. ridibunda*-Larven konnten in Nr. 2 bis Ende Oktober gefangen werden. Möglicherweise überwinterten einige der Larven. In Nr. 1 laichten die Seefrösche im Mai, und alle Larven beendeten vor Ende September die Metamorphose.

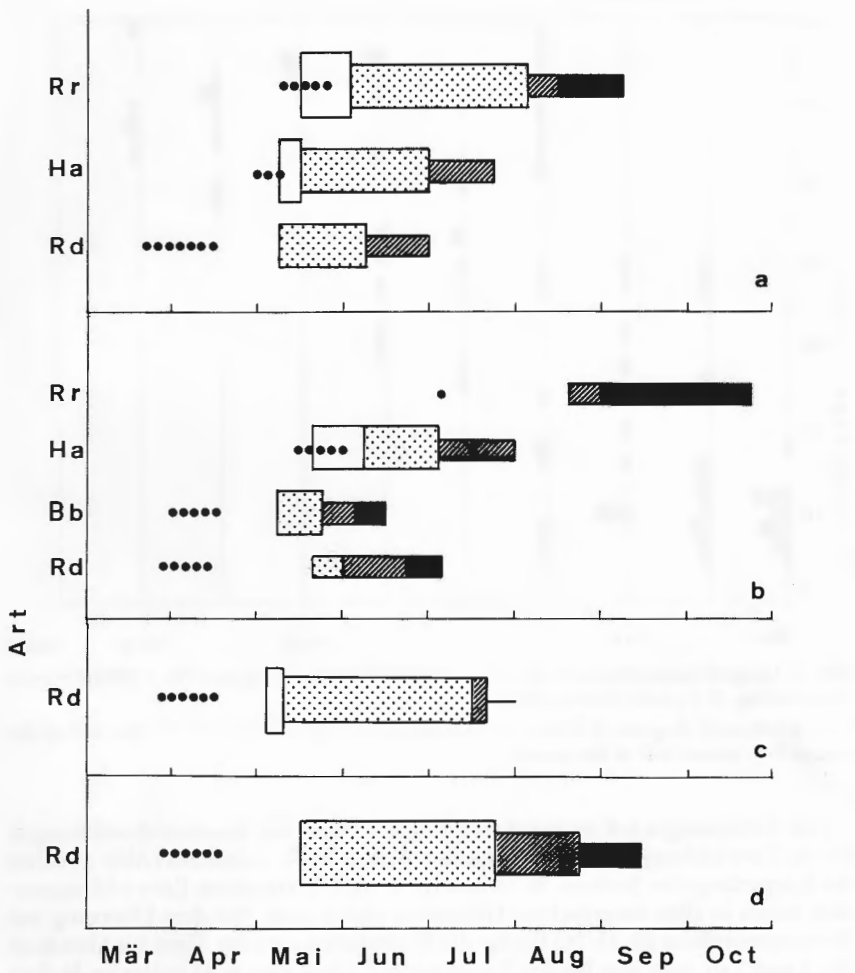
Bei allen untersuchten Arten sank die Larvendichte der Prämetamorphose-Phase auf weniger als 1 Tier/Fangeinheit in den Prometamorphose- und Metamorphose-Stadien (Abb. 2).

In Gewässer Nr. 1 wurden die Teichmolchlarven im Mai und Juni gefangen, die Kammolchlarven von Ende Juni bis in den Juli. In Gewässer Nr. 2 fand ich nur 2 Kammolchlarven im Juli und August. *T. v. vulgaris* hingegen war in diesem Teich sehr häufig (Fänge von Mai bis September, Abb. 3). Junge Larven ohne Hinterbeine (unter 10 mm Gesamtlänge, Abb. 8) waren von Mitte Mai bis Anfang Juli anzutreffen, die letzten Teichmolche metamorphosierten im September.

▷

Abb. 2. Zeitliche Abfolge der einzelnen Arten (Rd = *Rana dalmatina*, Bb = *Bufo b. bufo*, Ha = *Hyla a. arborea*, Rr = *Rana ridibunda*) in den untersuchten Gewässern (a = Nr. 1, b = Nr. 2, c = Nr. 3, d = Nr. 4) im Jahr 1982. Der Strich in c steht für Kaulquappen in St 41-46, die wegen der Tümpelaustrocknung nicht mehr mit der genormten Fangmethode erfaßt werden konnten.

Temporal pattern of the different species (Rd = *Rana dalmatina*, Bb = *Bufo b. bufo*, Ha = *Hyla a. arborea*, Rr = *Rana ridibunda*) in the studied ponds (a = pond 1, b = pond 2, c = pond 3, d = pond 4) in 1982. The line in c represents the presence of tadpoles in st 41-46, although no catch per unit effort-sampling could be done in the drying pond.



mehr als 10 Kaulquappen/Kescherzug

1 bis 10 Kaulquappen/Kescherzug

weniger als 1 Kaulquappe/Kescherzug

●●● Laichperiode

□ Stadium 23-25 nach GÖSNER 1960

▤ Stadium 26-35

▨ Stadium 36-40

■ Stadium 41-46

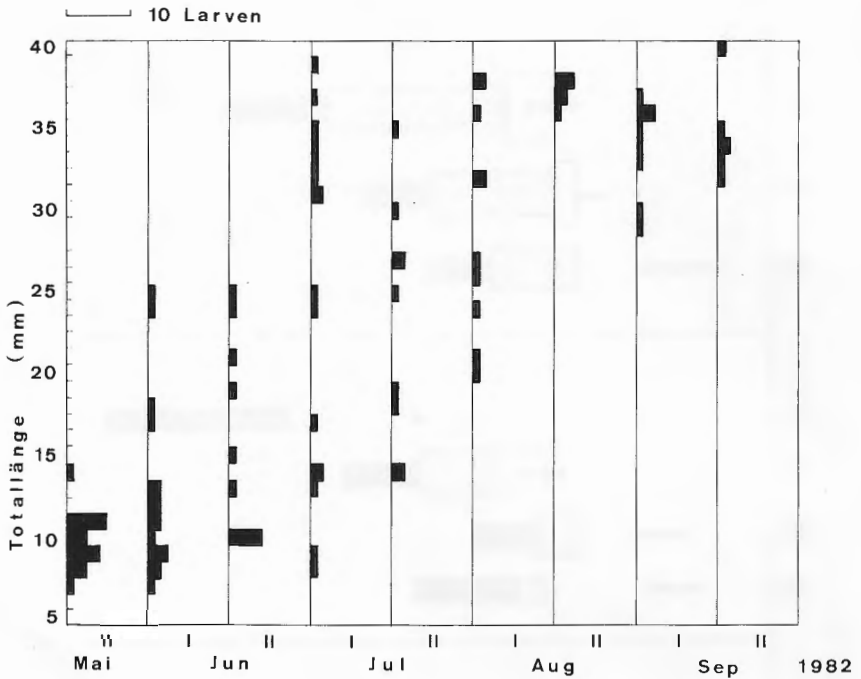


Abb. 3. Längenfrequenzdiagramm der *T.-v.-vulgaris*-Larven in Gewässer Nr. 2 1982. I = erste Monatshälfte, II = zweite Monatshälfte.

Length frequency diagram of *Triturus v. vulgaris* larvae in pond 2 in 1982. I = first half of the month, II = second half of the month.

Die Abbildungen 4-8 zeigen die mittleren Längen mit Standardabweichungen für die Entwicklungsstadien der einzelnen Arten. Bei *R. dalmatina* (Abb. 4) nahm die Körperlänge bis Stadium 36/37 beständig zu. Die einzelnen Entwicklungsstadien waren in allen untersuchten Gewässern gleich groß. Mit dem Übergang zur Prometamorphose (St 35/36) flachte die Wachstumskurve der Tiere aus Gewässer Nr. 1 und 3 ab, stieg aber bei den Tieren aus Nr. 2 und 4 bis St 37 weiter an. In dem austrocknenden Tümpel (Nr. 3) waren die älteren Larvenstadien kleiner als in den anderen Gewässern. Bei der Metamorphose hatten die Larven aller Gewässer wieder die gleiche Größe.

Bei den Kaulquappen der Erdkröte nahm die Körperlänge bis etwa St 35 zu, während der Prometamorphose stagnierte das Wachstum (Abb. 5).

Die Larven von *H. a. arborea* (Abb. 6) und *R. ridibunda* (Abb. 7) waren in Gewässer Nr. 1 und Nr. 2 etwa gleich groß, das Wachstum stagnierte ab St 37.

Die Gesamtlänge von *T. vulgaris* nahm bis St 6 (BRAND & GROSSENBACHER 1979) linear zu und stieg dann bis St 7 stark an (Abb. 8). In diesem Stadium war auch die Standardabweichung am größten.

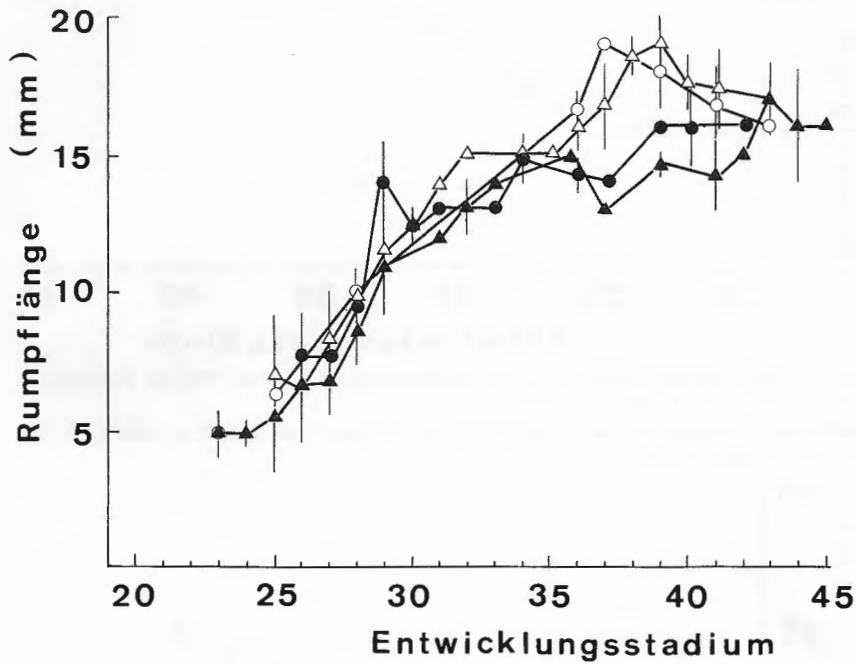


Abb. 4. Verhältnis von Rumpflänge und Entwicklungsstadium (GOSNER 1960) der Kaulquappen von *R. dalmatina* in den einzelnen Untersuchungsgewässern 1982.

● = Nr. 1, ○ = Nr. 2, ▲ = Nr. 3, △ = Nr. 4.

Relationship between body length and developmental stage (GOSNER 1960) in tadpoles of *Rana dalmatina* in different ponds in 1982.

● = pond 1, ○ = pond 2, ▲ = pond 3, △ = pond 4.

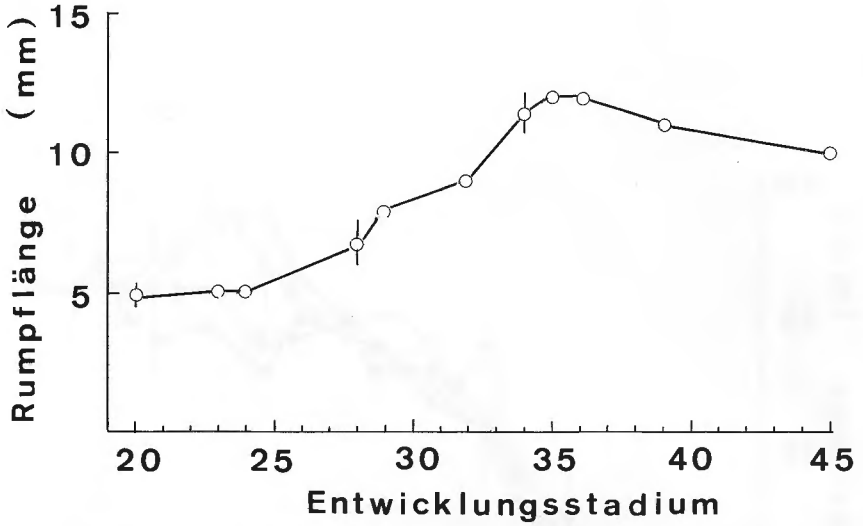


Abb. 5. Verhältnis von Rumpflänge zu Entwicklungsstadium (GOSNER 1960) der Kaulquappen von *B. b. bufo* in Gewässer Nr. 2 1982.

Relationship between body length and developmental stage (GOSNER 1960) in tadpoles of *Bufo b. bufo* in pond 2 in 1982.

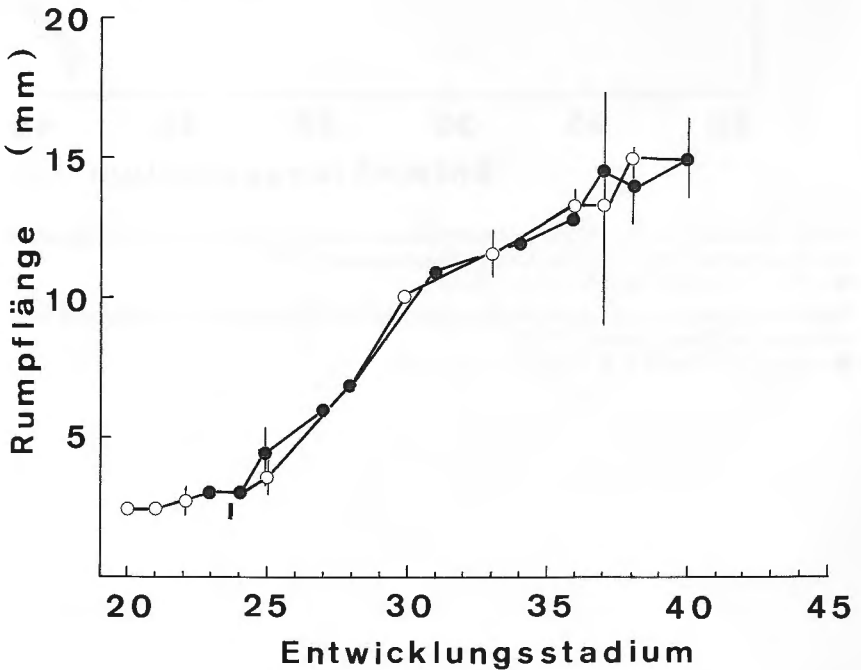


Abb. 6. Verhältnis von Rumpflänge zu Entwicklungsstadium (GOSNER 1960) der Kaulquappen von *H. a. arborea* in den Gewässern Nr. 1 (●) und Nr. 2 (○) 1982.

Relationship between body length and developmental stage (GOSNER 1960) in tadpoles of *Hyla a. arborea* in pond 1 (●) and pond 2 (○) in 1982.

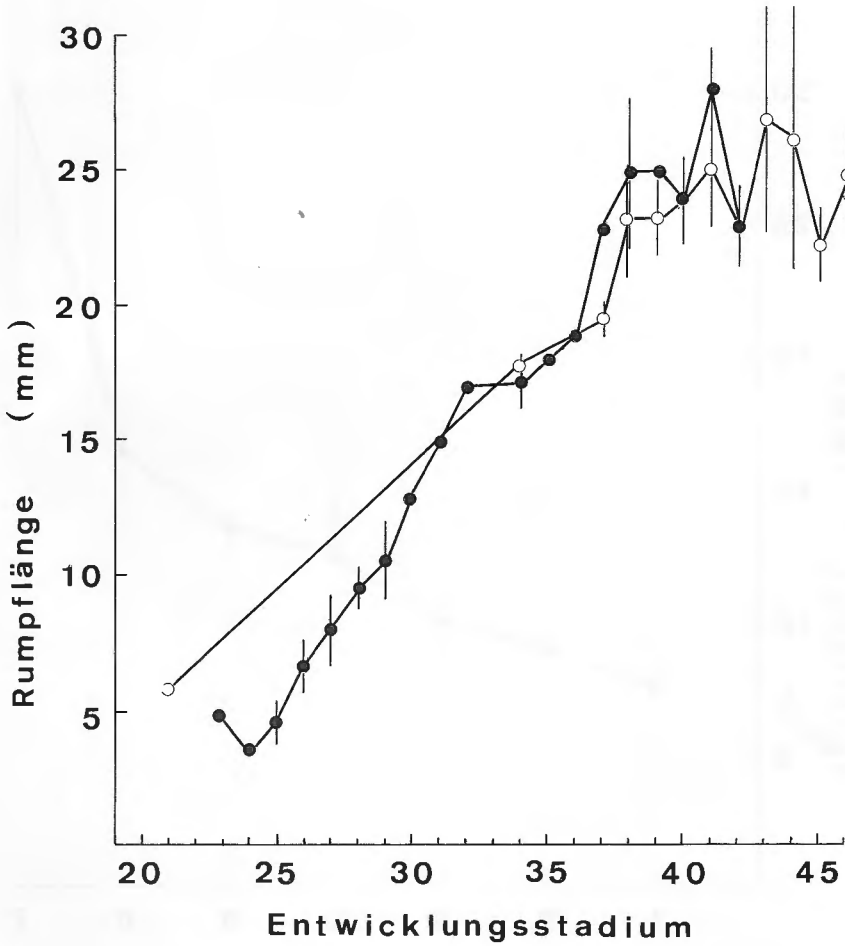


Abb. 7. Verhältnis von Rumpflänge zu Entwicklungsstadium (GOSNER 1960) der Kaulquappen von *R. ridibunda* in den Gewässern Nr. 1 (●) und Nr. 2 (○) 1982.
 Relationship between body length and developmental stage (GOSNER 1960) in tadpoles of *Rana ridibunda* in pond 1 (●) and pond 2 (○) in 1982.

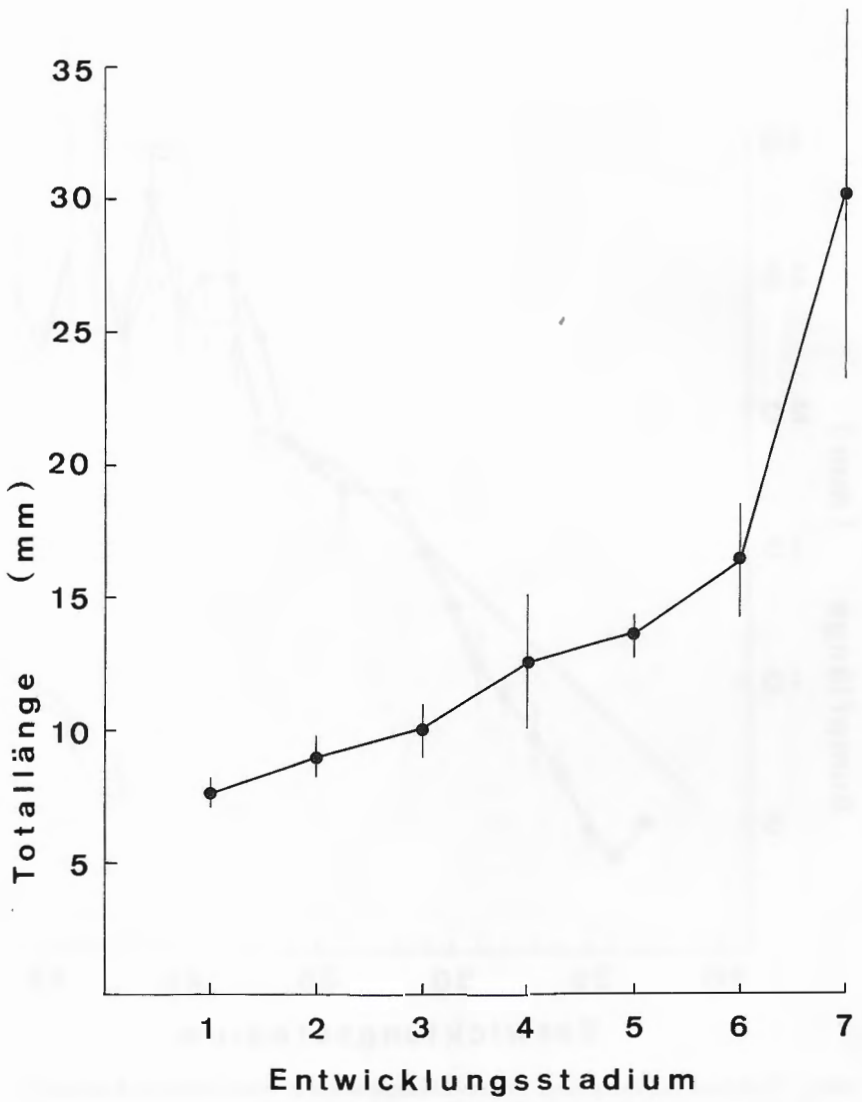


Abb. 8. Verhältnis von Totallänge und Entwicklungsstadium (BRAND & GROSSENBACHER 1978) der Larven von *T. v. vulgaris* in Gewässer Nr. 2 1982.

Relationship between total length and developmental stage (BRAND & GROSSENBACHER 1978) in larvae of *Triturus v. vulgaris* in pond 2 in 1982.

Diskussion

Die Laichgewohnheiten der Adulttiere und die unterschiedlichen Wetterbedingungen in jedem Jahr sind dafür verantwortlich, daß zwar die Abfolge der Laichtermine konstant bleibt, die zeitliche Überlappung aber durchaus variiert. So liegen beispielsweise aus dem Jahr 1984 Beobachtungen aus Gewässer Nr. 2 vor: Springfrösche und Erdkröten laichten so spät, daß ausgewachsene Erdkrötenlarven und Laubfroschkaulquappen zusammentrafen, was in den beiden vorhergehenden Jahren nie eingetreten war.

Abbildung 9 faßt Literaturdaten über das Zeitmuster der untersuchten Arten an verschiedenen europäischen Untersuchungsorten zusammen. Nur in wenigen Fällen sind diese Daten Ergebnisse gründlicher Studien. Der Großteil der Autoren beschreibt Zufallsbeobachtungen. Die Daten sind daher nicht in allen Punkten vergleichbar (etwa in Hinblick auf Dauer der Laichperiode, Dauer des Schlüpfens oder der Metamorphose). Trotzdem gibt die Abbildung einen guten Überblick über den groben Zeitplan der Embryonal- und Larvalentwicklung.

In allen Zitaten war der Springfrosch die erste Art, die im Frühjahr laichte, etwa 14 Tage später folgte die Erdkröte. Besonders bei den frühlaichenden Arten ist der Laichbeginn in den nördlichen Breiten und in größeren Seehöhen verzögert. Überraschenderweise scheint der Laubfrosch in Nord- und Mitteleuropa ziemlich synchron abzulaichen.

Der späte Laichtermin von *R. ridibunda* im Juli 1982 in Gewässer Nr. 2 (Abb. 2) war möglicherweise durch die späte Besiedlung dieses Gewässers Ende Mai 1982 verursacht; vor diesem Zeitpunkt wurden keine Rufe bemerkt. Im Mai begann ein einzelner Frosch zu rufen, während in allen anderen Jahren sonnenbadende Grünfrösche schon ab April gesehen wurden. Die Seefroschlarven beendeten die Metamorphose 1982 nicht vor Herbst. Es ist nicht klar, ob sie als Larven den Winter überlebten, bei Kescherfängen im folgenden Frühjahr konnte keine Seefroschlarve gefangen werden.

BELL & LAWTON (1974) konnten in ihrer Studie der Larvalentwicklung von *T. v. vulgaris* auf den Britischen Inseln (Zitat 14 in Abb. 9) in einigen Gewässern drei Larvenkohorten unterscheiden. Wahrscheinlich stammen die von Mai bis Juli geschlüpften Larven in Gewässer Nr. 2 aus einer einzigen Laichperiode und entsprechen der Hauptkohorte von BELL & LAWTON in den britischen Populationen.

Ein Vergleich der Körpergrößen der einzelnen Entwicklungsstadien mit den Daten anderer Autoren ist oft schwierig, da häufig unterschiedliche Stadien Tabellen benutzt wurden (z. B. KOPSCH 1952, CAMBAR & MARROT 1954, CAMBAR & GIPOULOUX 1956). Außerdem werden die Körperlängen teilweise auf Tagesgrade bezogen (AURIN 1970, BRAND & GROSSENBACHER 1979). Ein Vergleich mit Felddaten ist hier nicht möglich.

VIERTEL (1981) gibt Totallängen an und verwendete die Stadien-tabelle von LIMBAUGH & VOLPE (1957), deren Stadien mit denen GOSNERS übereinstimmen. Da das Verhältnis zwischen Rumpf- und Totallänge während der Stadien 26-41 konstant ist (LIMBAUGH & VOLPE 1957), kann der Kurvenverlauf verglichen wer-

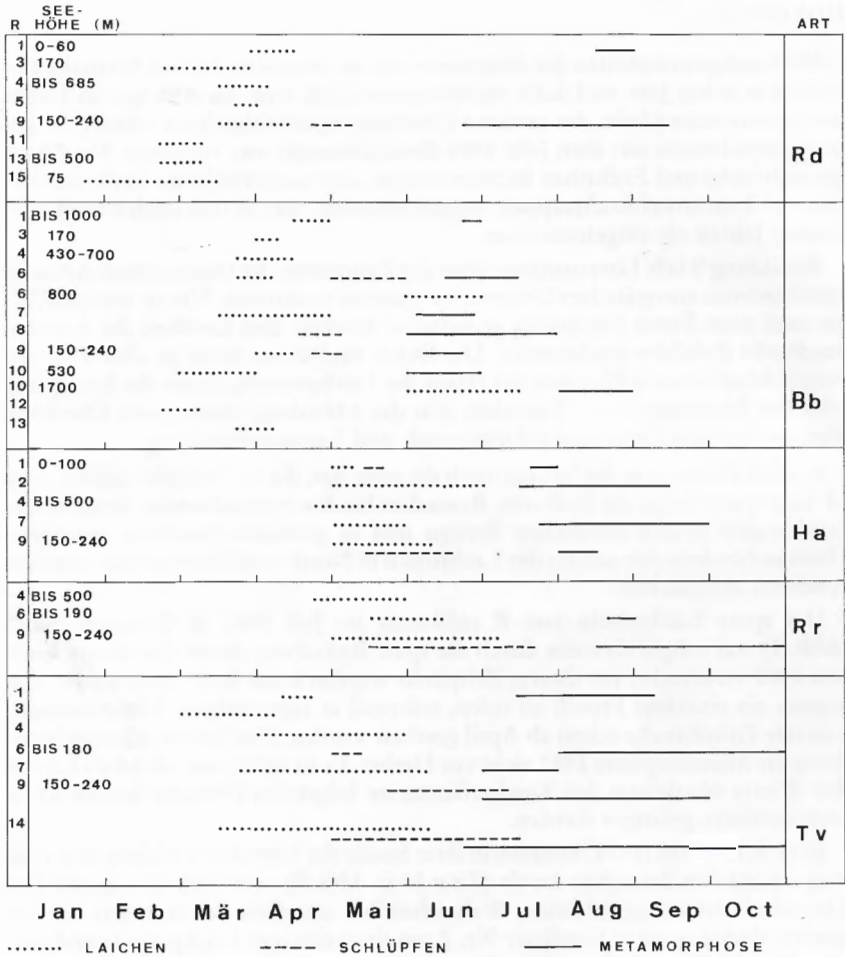


Abb. 9. Die zeitliche Abfolge der aquatischen Phase der untersuchten Arten (Rd = *Rana dalmatina*, Bb = *Bufo b. bufo*, Ha = *Hyla a. arborea*, Rr = *Rana ridibunda*, Tv = *Triturus v. vulgaris*) in verschiedenen europäischen Ländern. Wo vom Autor angegeben, wurde die Seehöhe des Untersuchungsortes vermerkt. Die Spalte „R“ verweist auf die Nummer des Zitates: Schweden: 1) GISLEN & KAURI 1959; Niederlande: 2) STUMPEL & HANEKAMP 1986 (Zeeuws-Vlaanderen); Bundesrepublik Deutschland: 3) BLAB 1978 (Bonn), 5) GEISELMANN et al. 1971 (Mainz), FELDMANN 1981 (Westfalen), SCHOLL & STÖCKLEIN 1980 (Mittelfranken), 8) VIERTEL 1981 (Hessen); Österreich: 9) vorliegende Arbeit; Schweiz: 10) BRAND & GROSSENBACHER 1979 (Alpen); Frankreich: 11) CAMBAR & MARROT 1954, 12) CAMBAR & GIPOULOUX 1956, 13) GUYETANT 1976; Großbritannien: 14) BELL & LAWTON 1974 (Oxford); Griechenland: 15) SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU 1983 (Thessaloniki).

The temporal pattern of reproduction in different species (Rd = *Rana dalmatina*, Bb = *Bufo b. bufo*, Ha = *Hyla a. arborea*, Rr = *Rana ridibunda*, Tv = *Triturus v. vulgaris*) in different

Art	Untersuchungs-ort	Maximallänge (mm) (Rumpf-/ Totallänge)	Zitat
<i>R. dalmatina</i>	Südschweden	-/67	GISLEN & KAURI 1959 BOULENGER 1898 vorliegende Arbeit
	? Gewässer Nr. 2	18/59 19/54 (St 41)	
<i>B. b. bufo</i>	Frankreich	-/33	CAMBAR & MARROT 1954
	Südschweden	-/35	GISLEN & KAURI 1959 BOULENGER 1898
	? BRD	12/32 -/24-28 (St 36/37)*	
<i>H. a. arborea</i>	Gewässer Nr. 2	11/26 (St 39)	vorliegende Arbeit
	Frankreich	-/28	CAMBAR & GIPOULOUX 1956
	Südschweden	-/41-47*)	GISLEN & KAURI 1959 BOULENGER 1898
? Gewässer Nr. 2	16/49 14/45 (St 40)		
<i>R. ridibunda</i>	? ?	-/90 -/111	vorliegende Arbeit BOULENGER 1898
	DDR	-/70	PFLÜGER in BOULENGER 1898 GÜNTHER 1978
<i>T. v. vulgaris</i>	Gewässer Nr. 1	30/80 (St 41)	vorliegende Arbeit
	Schweden	-/29-38*)	GISLEN & KAURI 1959
	Südschweden	-/33-45*)	
	Gewässer Nr. 2 Großbritannien	-/40 (St 7) -/30-34*)	vorliegende Arbeit BELL & LAWTON 1974

Tab. 1. Maximalgrößen von Amphibienlarven an verschiedenen Untersuchungsorten. *): Größenbereich ausgewachsener Larven.

Larval maximum sizes in different locations. *): Size range of fully grown larvae.

den: In beiden Untersuchungen wurde eine Wachstumsstagnation ab St 36 (Abb. 4) festgestellt.

Bei allen anderen Arten konnten nur die Maximalgrößen der Larven mit der Literatur verglichen werden. Tabelle 1 gibt eine Übersicht.

Danksagung

Herrn Univ. Doz. Dr. F. SCHIEMER danke ich herzlich für die Betreuung meiner Dissertation, Herrn Prof. Dr. R. WASSERSUG für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Die Arbeit wurde von der ÖNIAD und der Niederösterreichischen Landesregierung finanziell unterstützt.

European countries. If mentioned by the author the altitude of the study site is given. The column „R“ specifies the reference: Sweden: 1) GISLEN & KAURI 1959; Netherlands: 2) STUMPEL & HANEKAMP 1986 (Zeeuws-Vlaanderen); Germany: 3) BLAB 1978 (Bonn), 5) GEISSELMANN et al. 1971 (Mainz), 6) FELDMANN 1981 (Westfalen), 7) SCHOLL & STÖCKLEIN 1980 (Mittelfranken), 8) VIERTTEL 1981 (Hessen); Austria: 9) present study; Switzerland: 10) BRAND & GROSSENBACHER 1979 (Alps); France: 11) CAMBAR & MARROT 1954, 12) CAMBAR & GIPOULOUX 1956, 13) GUYETANT 1976; Great-Britain: 14) BELL & LAWTON 1974 (Oxford); Greece: 15) SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU 1983 (Thessaloniki).

Zusammenfassung

1982 wurde in vier Kleingewässern in Wien und Niederösterreich regelmäßig nach Amphibienlaich gesucht und nach Larven gekeschert.

Die Dauer der Larvalentwicklung variierte in den einzelnen Gewässern in Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Die Gesamtlarvendichte war im Mai und Juni am höchsten. Mit fortschreitender Entwicklung nahm die Larvendichte ab. Das Vorkommen aller fünf Arten überlappte, mit Ausnahme von *Bufo b. bufo*, deren Larven nicht mit *Rana ridibunda* zusammentrafen.

Die Freilandwachstumskurven zeigen bei allen Anurenarten eine Zunahme der Körperlänge nur bis Stadium 36 oder 37, während das Wachstum von *Triturus v. vulgaris* exponentiell verlief.

Schriften

- AURIN, G. (1970): Normentafel zur Entwicklung der Knoblauchkröte (*Pelobates f. fuscus* [LAURENTI]) — Modell eines Äquivalentstadiensystems für Froschlurche. — Dissertation, Universität Magdeburg.
- BELL, G. & J. H. LAWTON (1974): The ecology of the eggs and larvae of the smooth newt (*Triturus vulgaris*, L.). — J. Anim. Ecol., Oxford: 393-423.
- BLAB, J. (1978): Untersuchungen zur Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. — Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, 18: 1-141.
- BOULENGER, G. A. (1898): The tailless Batrachians of Europe. Part I. — London (Adlard & Son), 376 S.
- BRAND, M. & K. GROSSENBACHER (1979): Untersuchungen zur Entwicklungsgeschwindigkeit von *Triturus a. alpestris* (LAUR. 1768), *Bufo b. bufo* (L. 1758) und *Rana t. temporaria* (L. 1758) aus Populationen verschiedener Höhenstufen in den Schweizer Alpen. — Selbstverlag Bern, 260 S.
- CAMBAR, R. & J. D. GIPOULOUX (1956): Table chronologique du developpement embryonnaire et larvaire du crapaud commun: *Bufo bufo* L. — Bull. Biol. France et Belgique, Paris et Londres, 90: 198-217.
- CAMBAR, R. & B. MARROT (1954): Table chronologique du developpement de la grenouille agile (*Rana dalmatina* BON.). — Bull. Biol. France et Belgique, Paris et Londres, 88: 168-177.
- DIÁZ-PANIAGUA, C. (1986): Reproductive period of amphibians in the Biological Reserve of Doñana (Southwest-Spain). — Studies in Herpetology, ROČEK Z. (ed.), Prague: 429-432.
- FELDMANN, R. (1981): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. — Abh. Landesmus. Naturkunde Münster, Westfalen, 4: 1-161.
- GEISELMANN, B., R. FLINDT & H. HEMMER (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* BON. — Zool. Jb. Syst., Jena, 98: 521-568.
- GISLEN, T. & H. KAURI (1959): Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. — Acta Vertebratica, Stockholm, 1/3: 193-397.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — Herpetologica, Lawrence, 16: 183-190.
- GÜNTHER, R. (1978): Zur Larvenmorphologie von *Rana ridibunda* PALL., *Rana lessonae* CAM. und deren Bastard *Rana „esculenta“* L. (Anura, Ranidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 54: 161-179.
- GUYETANT, R. (1976): Les groupements de reproduction chez quelques amphibiens anoures et leurs consequences sur la vie larvaire. — Vie Milieu, Paris, 26: 91-114.

- HEUSSER, H. (1968): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Laichzeit: Umstimmung, Ovulation und Verhalten. — Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, **113**: 257-289.
- HEYER, W. R. (1973): Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. — J. Herpetol., Athens, Ohio, **7**: 337-361.
- (1976): Studies in larval amphibian habitat partitioning. — Smith. Contr. Zool., Washington, **242**: 1-27.
- KOPF, F. (1952): Die Entwicklung des braunen Grasfrosches *Rana fusca* ROESEL. — Stuttgart (G. Thieme), 52 S.
- LIMBAUGH, B. A. & E. P. VOLPE (1957): Early development of the Gulf Coast Toad *Bufo valliceps* WIEGMANN. — Am. Mus. Novit., New York, **1842**: 1-32.
- LÖSCHENKOHL, A. (1985): Freiland- und Laboruntersuchungen zur Ökologie der aquatischen Phase einheimischer Amphibienarten. — Dissertation, Univ. Wien, 165 S.
- (1986): Niche partitioning and competition in tadpoles. — Studies in Herpetology, ROČEK, Z. (ed.), Prague: 339-402.
- SALTHER, S. N. & J. S. MECHAM (1974): Reproductive and courtship patterns.: 309-521. — In: LOFTS, B. (ed.): Physiology of the Amphibia II, New York (Academic Press).
- SAVAGE, R. M. (1952): Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. — Proc. zool. Soc. London, **122**: 467-514.
- SCHOLL, G. & B. STÖCKLEIN (1980): Die Bedeutung der Kleingewässer für die Amphibien- und Wasserinsektenfauna. — Schriftenr. Naturschutz Landschaftspfl., Bonn-Bad Godesberg, **12**: 141-152.
- SOFIANIDOU, T. S. & P. KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1983): Studies on the biology of the frog *Rana dalmatina* BONAPARTE during the breeding season in Greece (Amphibia: Anura: Ranidae). — Amphibia-Reptilia, Leiden, **4**: 125-136.
- STUMPEL, A. H. P. & G. HANEKAMP (1986): Habitat and ecology of *Hyla arborea* in the Netherlands. — Studies in Herpetology, ROČEK, Z. (ed.), Prague: 409-412.
- TOFT, C. A. (1985): Resource partitioning in amphibians and reptiles. — Copeia, Washington, **1985** (1): 1-21.
- TRAVIS, J. (1984): Anuran size at metamorphosis: Experimental test of a model based on intra-specific competition. — Ecology, Brooklyn etc., **65**: 1155-1160.
- VIERTEL, B. (1981): Wachstumsraten, Gewichtszustandswert und Ältilität bei Erdkrötenlarven (*Bufo bufo* L.) im Freiland. — Salamandra, Frankfurt/M., **17**: 20-42.
- WARINGER-LÖSCHENKOHL, A. (1988): An experimental study of microhabitat selection and microhabitat shifts in European tadpoles. — Amphibia-Reptilia, Leiden, **9** (3): 219-236.
- WILBUR, H. M. & J. P. COLLINS (1973): Ecological aspects of amphibian metamorphosis. — Science, Washington, **182**: 1305-1314.

Eingangsdatum: 14. April 1988

Verfasserin: DR. ANDREA WARINGER-LÖSCHENKOHL, Zoologisches Institut der Universität Wien, Abteilung Limnologie, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.