

Notizen zur Populationsökologie einheimischer Molche (Gattung *Triturus*)

(Amphibia: Caudata: Salamandridae)

DIETER GLANDT

Einleitung

Biologisch-populationsökologische Untersuchungen an mitteleuropäischen Molchen (*Triturus*) fehlen noch weitgehend. Bemerkenswerte Ausnahmen bilden die Arbeiten von BELL & LAWTON (1975) und VAN GELDER (1973). Es erschien deshalb besonders reizvoll, mit biologisch-ökologischen Untersuchungen an ausgewählten *Triturus*-Populationen zu beginnen.

Der hier vorgelegte Beitrag bringt Ergebnisse orientierender Voruntersuchungen, die nicht zuletzt deshalb erforderlich waren, weil unsere Kenntnis insbesondere von der Jahresrhythmik unserer Molche noch außerordentlich lückenhaft ist. Die Arbeit wird zeigen, welche Schwierigkeiten sich ergeben beim Versuch zu Verallgemeinerungen zu kommen.

Berücksichtigung sollen im folgenden die Aspekte relative Häufigkeit (Dominanz), Geschlechterverhältnis und saisonales Gewässeraktivitäts-Muster finden. Im Zusammenhang mit den Gewässerbeschreibungen soll außerdem kurz auf einige weitere Aspekte eingegangen werden, so namentlich auf das larvale Überwintern von *Triturus vulgaris*.

Methodik

Die Populationen wurden im schwerpunktmäßigen Untersuchungszeitraum (März bis Juni 1976) zwei- bis mehrmals stichprobenartig erfaßt (spezielle Fangtag-Angaben siehe Tab. 3 und 5). Gefangen wurde mit Keschern geringer Maschenweite (ca. 5 mm). Zumeist waren die Gewässer derart trübe (lehmig-toniger Untergrund im Untersuchungsgebiet), daß weitgehend „blind“ gefangen wurde. Zusätzlich konnte an manchen Tagen „Sichtfang“ praktiziert werden, indem auf auftauchende Tiere gewartet wurde. Die „Blindfang“-Methode kann allerdings als die eindeutig bessere empfohlen werden. Zum einen, weil sie die nötigen Zufallsvoraussetzungen besser erfüllt, zum andern, weil neuerdings HIMSTEDT (1971) darauf verweist, daß *T. vulgaris* seine circadianen Aktivitätsgipfel (im Wasser) während der Abend- und Morgendämmerung erreicht und *T. alpestris* und *T. cristatus* ihr Maximum sogar „eindeutig in der Dunkelzeit“ (HIMSTEDT 1971: 199) haben. Die Bestandserhebungen mußten aus praktischen Gründen während der Tagesstunden erfolgen; gefangen wurde nicht vor 10.00 Uhr und nicht nach 18.00 Uhr. Die kombinierte Fangtechnik (Sicht- und Blindfang) erlaubt jedoch ohne Zweifel, den Rhythmickeffekt als vernachlässigbar klein zu erachten. Dies nicht zuletzt auch deshalb, weil HIMSTEDT selbst betont, daß die Rhythmik der Tiere nicht sehr ausgeprägt ist: „Von

den Versuchstieren zeigten immer nur wenige eine deutliche Rhythmik“ (HIMSTEDT 1971: 204). Außerdem zeigen die Kurven bei HIMSTEDT (1971: 200, Abb. 4), daß während der Tagesstunden alle drei Arten eine hohe — zudem etwa gleichhohe! — Aktivität zeigten.

Weitaus bedeutsamer ist ein anderer Umstand. Es zeigte sich, daß die Molche sehr empfindlich auf Beunruhigungen beziehungsweise durch das Keschern verursachte Erschütterungen reagierten, indem sie rasch ihren „Standort“ wechselten. Um dennoch die Tiere gut erfassen zu können, wurde ständig der Fangstandort am jeweiligen Gewässer geändert, das heißt, die Gewässer wurden beständig umkreist.

Die jeweils erfaßten Tiere wurden fangtagspezifisch markiert, und zwar durch Amputation der Phalangen beziehungsweise, falls erforderlich, auch der Schwanzspitze (vgl. hierzu HEUSSER 1958: 307). Entsprechende natürliche Verletzungen kommen bei den Adulti relativ selten vor, wie die jeweils erstmalige Erfassung der Populationen ergab. Eine ernsthafte Fehlerquelle (Unterscheidung von Erst- und Wiederfunden) stellen sie deshalb nicht dar.

Die Gewässer und ihre Populationen

Topographisch liegen die berücksichtigten Laichgewässer nördlich von Münster, im Raum Roxel — Gievenbeck — Nienberge — Häger (oberer linker Quadrant des Meßtischblattes 4011 Münster, sowie unterer linker Quadrant des Meßtischblattes 3911 Greven). Aus praktischen Gründen werden sie folgendermaßen bezeichnet: Roxel I, Gievenbeck I, Gievenbeck IV, Nienberge I, Nienberge II und Häger I. Die Höhenpositionen der Gewässer liegen zwischen 50 und 90 m NN.

Roxel I. Grabenartiger, langsam fließender Abschnitt eines schmalen Baches. Der Graben selbst stellt einen erweiterten Abschnitt dar (2 m Breite), seine Länge beträgt 50 m und die maximale Wassertiefe (Frühjahr) rund 50 cm. Weitgehend dichte submerse Vegetation. Teils sonnenexponiert, teils beschattet durch südlich angrenzenden Wald. Im ungewöhnlich heißen Sommer 1976 (bereits im Juli) war der Graben praktisch ausgetrocknet. Die Molche hielten sich deutlich bevorzugt in den sonnenexponierten Bereichen des Tümpels auf, wohl deshalb, weil hier die submerse Vegetation dichter ist als in den schattigen Partien. Besiedelt wird das Gewässer von einer kleinen *T. vulgaris*-Population und einer Kleinstpopulation des Kammmolches.

Gievenbeck I. Dieser Tümpel hatte ursprünglich — wie noch im Juli 1975 festgestellt werden konnte — eine Ausdehnung von etwa 30 m Länge und 10 m Breite, sowie eine Wassertiefe von mindestens ca. 1 m. Im März 1976 mußte jedoch festgestellt werden, daß der Besitzer den Tümpel weitgehend mit Schutt angefüllt hatte. Es verblieben ca. 10 m Länge und maximal 2 m Breite sowie maximal 30 cm Wassertiefe. Mittlerweile ist das Gewässer völlig zugekippt worden.

Es handelte sich um einen völlig sonnenexponierten Weidetümpel mit ehemals reicher submerse Vegetation und reichhaltigem Wirbellosen-Bestand. Besiedelt war der Tümpel von einer Kleinpopulation des Teichmolches und je einer Kleinstpopulation von *T. alpestris* und *T. cristatus*. Es erscheint freilich nicht ausgeschlossen, daß alle drei Arten in früheren Jahren zahlenmäßig wesentlich stärker vertreten waren.

Die kurz skizzierte Geschichte des Gewässers war nicht ohne Belang für das

Verhalten der Molche im Frühjahr 1976. Zwar wanderten die meisten Tiere schon recht früh an, einige kamen jedoch erst spät und gingen dann nicht mehr ins Wasser, sondern hielten sich unter zwei am Ufer liegenden Baumstämmen auf. Diese Tiere wurden jeweils mitkontrolliert beziehungsweise markiert und werden in den Tabellen zum Gesamtkollektiv der „Wasserpopulation“ gezählt. Dies darf man wohl tun, denn hätte der Tümpel seine alte Ausdehnung (vergleiche noch 1975) beibehalten, so wären die „Baumstamm“-Tiere des Jahres 1976 sicherlich ebenfalls ins Wasser gegangen. Es lag hier offensichtlich eine Situation vor, wie sie bereits HEUSSER (1961) ökethologisch schildert: „Erreicht das Gewässer in einem Jahr nicht seine normale Ausdehnung ..., so bleiben wenige Meter vom Ufer entfernt die nicht erreichten Molche unter den Steinen, während im Wasser daneben Paarungsbetrieb herrscht“ (HEUSSER 1961: 4).

Gievenbeck IV. Kreisrunder Weidetümpel mit maximalem Wasserkörper-Durchmesser (bei winterlichem Hochwasserstand) von 12 m und einer Wassertiefe von mehr als 3 m. Reiche submerse Vegetation (im Uferbereich überflutete Gräser, zum Zentrum hin Characeen, *Potamogeton natans*, *Ranunculus aquatilis* und andere), desgleichen reichhaltiger Wirbellosen-Bestand. *Triturus vulgaris* ist hier mit einer ausgesprochen großen Population vertreten; auch der Bergmolch ist stark vertreten, während der Kammolch eine kleinere Population aufgebaut hat (Tab. 4).

Interessant ist das Gewässer aber nicht nur wegen des starken Auftretens der Adulti, insbesondere der beachtlichen Bergmolch-Population (vergleiche hierzu nächstes Kapitel), sondern auch wegen des wiederholten Nachweises larvalen Überwinterns von Teichmolchen. Im Frühjahr 1975, desgleichen 1977 sowie im Winter 1977/78 wurden hier große Teichmolch-Larven gefangen, zumeist mit noch gut entwickelten Kiemen und Totallängen zwischen 35 und 50 mm. Die größte Larve wurde am 31. Mai 1977 gefangen (50 mm); sie hatte noch große Kiemen und wies nur eine sehr schwache Pigmentierung auf. Im Aquarium (bei Zimmertemperatur) verwandelte sie sich allerdings rasch und ging am 14. Juni 1977 an Land (bei nunmehr normaler, kräftigerer Pigmentierung). Es lag also eine „überjährige“ Larve vor beziehungsweise eine partiell-neotene (vergleiche HARTWIG & ROTMANN 1940: 196).

Im Vergleich zum Gewässer der Population Nienberge I (siehe dort) fanden sich in Gievenbeck IV freilich nur wenige Larven (bislang 9 Exemplare). Larvales Überwintern spielt in dieser Population deshalb keine nennenswerte quantitative Rolle, obwohl vom Gewässertyp her umfangreiches larvales Überwintern kein Problem darstellen würde. In Flachgewässern allerdings erscheint larvales Überwintern problematischer, vor allem, wenn während der Sommermonate starke Austrocknung erfolgt (vergleiche Roxel I).

Nienberge I. Halbkreisförmiger Weidetümpel mit maximaler (winterlicher) Ausdehnung von 14 m Länge und 9 m Breite sowie einer Wassertiefe von mehr als 2 m. Im Vergleich zum vorangegangenen Gewässer insgesamt spärlichere submerse Vegetation, die im unmittelbaren Uferbereich konzentriert bleibt. Auch die Wirbellosenfauna ist mäßiger entwickelt als in Gievenbeck IV.

Der Tümpel ist von einer mittelgroßen *T. vulgaris*-Population besiedelt (schätzungsweise 200 Adulti). Nur einmal konnte ein Bergmolch gefangen werden, seitdem keiner mehr. Offensichtlich handelte es sich um ein verirrtes Tier.

Sehr bemerkenswert wird diese Population durch das zahlenmäßig beachtliche Überwintern von Teichmolch-Larven. Im November 1977 wurde die Größe des die Überwinterung (Winter 1977/78) angetretenen Larvenkollektivs mittels LINCOLN-Index (vergleiche hierzu SCHWERTFEGER 1968: 41) auf etwa 170 Exemplare hochgerechnet. Die wahre Größe dürfte somit zwischen 120 und 220 Larven anzusetzen sein.

Ob es sich hierbei — wie im Falle von Gievenbeck IV — ebenfalls um eine regelmäßige (alljährliche) Erscheinung handelt, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden.

Ein Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen in den Populationen Gievenbeck IV und Roxel I zeigt, daß der Gewässertyp zwar die potentielle Möglichkeit larvalen Überwinterns vorgibt; für das tatsächliche Stattfinden, insbesondere aber für das jeweilige quantitative Ausmaß dieses Verhaltens (vergleiche Nienberge I mit Gievenbeck IV, beide Populationen ein Tiefgewässer bewohnend), müssen jedoch andere Ursachen in Frage kommen. Hierüber sollen weitere Untersuchungen Aufschluß geben.

Nienberge II. Nahezu kreisrunder Weidetümpel von 8 bis 10 m Durchmesser und einer Wassertiefe von gut einem Meter. Im Vergleich zu den übrigen Gewässern weist dieser Tümpel die reichhaltigste submerse Vegetation auf, namentlich einen umfangreichen Bestand von *Alisma plantago-aquatica*. Obwohl weitgehend sonnenexponiert, trocknete das Gewässer im trockenen Sommer 1976 keineswegs nennenswert aus, sondern behielt einen Wasserstand von etwa 60 bis 70 cm. Entsprechend den Vegetationsverhältnissen findet sich eine reichhaltige Wirbellosenfauna vor. Die Molchfauna besteht zum einen aus je einem guten Bestand an Teich- und Kammolchen, zum andern aus einer Kleinstpopulation des Bergmolches (vergleiche auch Tab. 4).

Bemerkenswert ist die Kammolch-Population. Im allgemeinen wandern bekanntlich nur geschlechtsreife, paarungswillige Molche zum Gewässer. Im Falle des Kammolches erwähnt indes schon STIEVE (1921: 189), daß „die jungen, einjährigen, noch nicht geschlechtsreifen Tiere häufig im Frühjahr zur Zeit der Fortpflanzung das Wasser ...“ aufsuchen und „... mehrere Wochen, ja Monate in ihm ...“ verbleiben (STIEVE 1921: 190). Dieses Phänomen ließ sich auch an der Population Nienberge II vorfinden. Am 26. Mai 1976 konnten — neben zahlreichen adulten *T. cristatus* — auch 26 Exemplare gefangen werden, die derart klein waren, daß eine Geschlechterbestimmung unmöglich war. Ein mitgenommenes, seziiertes Exemplar wies keinerlei (makroskopisch) erkennbare Gonade auf. Auch am 3. Juli 1976 (als eine dritte Bestandserhebung an diesem Gewässer vorgesehen war, die wegen Intervention des Besitzers leider nach einer knappen Stunde abgebrochen werden mußte) konnten sechs weitere Jungtiere im Wasser vorgefunden werden. Wiederfunde (markierte Tiere) waren nicht darunter. Da aber die Bestandserhebung unvollständig bleiben mußte, ist nicht ausgeschlossen, daß von den Maitieren im Juli noch welche im Wasser waren. Interessant ist noch, daß in der ersten Bestandserhebung (Anfang April) nach mehrstündigem Fangen kein einziges Jungtier ins Netz ging, lediglich einige Adulti.

Häger I. Ein etwa 10 m langer und 5 m breiter Weidetümpel mit geschätzt 2 m Wassertiefe. Submerse Vegetation fehlt nahezu; lediglich im Uferbereich finden sich überflutete Grasbüschel, die eigentliche Wasserpflanzenausstattung ist

aber spärlich. Dieses Gewässer lernte ich erst relativ spät im Jahr kennen (am 25. Mai 1976). Die Daten der beiden hier durchgeführten Bestandserhebungen (Mai/Juni) sollen deshalb lediglich in den „Bilanzen“ berücksichtigt werden (Tab. 1, 2, 4). In die Überlegungen zur saisonalen Dynamik sollen sie nicht eingehen, weshalb sie in den Tab. 3 und 5 fehlen.

Ergebnisse und Diskussionen

Dominanz

Unter Dominanz ist im folgenden stets der Prozentsatz zu verstehen, mit dem eine Art im gesamten *Triturus*-Kollektiv (Mischpopulationen) vertreten ist (vergleiche hierzu SCHWERDTFEGER 1975: 119). Dies entspricht der „relative abundance“ und nicht der „dominance“ bei KREBS (1972: 380—381).

Mit Hilfe der im Methodik-Abschnitt genannten Markierungsmethode konnte bei wiederholtem Erfassen der Populationen eine Unterscheidung von Erst- und Wiederfunden erfolgen. Zieht man sämtliche Wiederfunde sowie die 32 subadulten Kammolche der Population Nienberge II ab (vergleiche Gewässerbeschreibung), so ergibt sich für das Jahr 1976 eine Totalsumme (der Erstfunde) von 1139 Exemplaren. Diese verteilen sich auf die drei Arten derart, daß der Teichmolch der vorherrschende Gattungsvertreter ist (mit 805 Exemplaren beziehungsweise einer Dominanz von 71%). Gefolgt wird er vom Kammolch mit 217 Exemplaren beziehungsweise einer Dominanz von 19%. An letzter Stelle steht der Bergmolch mit 117 Exemplaren (Dominanz von 10%).

Die größte der sechs Populationen (Gievenbeck IV) war — so ließ sich schon am Ende der Saison 1976 vermuten — in Hinblick auf den Bergmolch nicht adäquat erfaßt worden.

Diese Population wurde deshalb 1977 erneut untersucht, wobei sich obige Vermutung bestätigte.

Korrigiert man nun die obigen Dominanzwerte, indem für Gievenbeck IV die Daten von 1977 genommen werden (für die übrigen Populationen diejenigen von 1976), so resultiert folgende Häufigkeitsskala:

Tab. 1. Relative Häufigkeit der *Triturus*-Arten im Raum Münster (Westfalen).

Relative abundance of *Triturus* species in the surroundings of Münster (Westfalen); species, number, and relative abundance (%).

Art	Anzahl	Dominanz (%)
<i>T. vulgaris</i>	1253	68
<i>T. cristatus</i>	227	12
<i>T. alpestris</i>	354	19
Summe	1834	99

Für *T. vulgaris* bleibt demnach trotz Vergrößerung des Stichproben-Gesamtumfanges um knapp 700 Exemplare die Dominanz von rund 70% erhalten. Der Bergmolch ist indes nun stärker vertreten als der Kammolch.

Die Tab. 2 schlüsselt die Daten nach Populationen getrennt auf (die Absolutwerte für die einzelnen Arten finden sich in der Tab. 4). Die Aufschlüsselung

zeigt, daß der Teichmolch stets die dominierende Art ist, indem zumindest etwa zwei Drittel einer Mischpopulation aus Teichmolchen bestehen. Indessen zeigen Berg- und Kammolch interpopular stark wechselnde Häufigkeitsanteile.

Tab. 2. Relative Häufigkeit der *Triturus*-Arten in sechs Populationen. Daten von 1976, in Klammern von 1977 (Gievenbeck IV).

Relative abundance of *Triturus* species in six populations; name of population, number, and relative abundance (%) of the three species. Data from 1976, in brackets data from 1977 (Gievenbeck IV).

Population	Anzahl	Dominanz (%)		
		<i>alpestris</i>	<i>cristatus</i>	<i>vulgaris</i>
Roxel I	34	—	9	91
Gievenbeck I	88	8	8	84
Gievenbeck IV	426 (1122)	21 (29)	16 (7)	63 (64)
Nienberge I	128	—	—	100
Nienberge II	406	3	31	66
Häger I	56	14	19	66

Die Tab. 1 und 2 beruhen auf Erstfundsummen, sie liefern Bilanzen. Die Tab. 3 hingegen bringt Daten zur saisonalen Dominanzdynamik in vier Mischpopulationen (Häger I bleibt ausgenommen, vergleiche Gewässerbeschreibung; ebenso Nienberge I, da es sich hierbei laut Tab. 2 um eine Reinpopulation handelt). Hierbei wird nun, bezogen auf den jeweiligen Fangtag, der gesamte Stichprobenumfang zugrunde gelegt; das heißt, es wird nicht zwischen Erst- und Wiederfunden unterschieden.

Die Tab. 3 zeigt, daß *T. vulgaris* fast immer die relativ häufigste Art bleibt, wenn sich auch saisonale Verschiebungen ergeben. Ausnahme bildet die April-Stichprobe von Gievenbeck IV, in der der Bergmolch äußerst stark vertreten ist. Für *T. cristatus* läßt sich — von Gievenbeck I abgesehen — ein Anstieg der Dominanz gegen die Jahresmitte hin erkennen. Beachtenswert sind die saisonalen Verschiebungen von Berg- und Kammolchanteilen; in der Population Gievenbeck IV verlaufen die Dominanzen dieser Arten gegenläufig, in der Population Nienberge II hingegen gleichsinnig.

Tab. 3. Saisonale Dominanzdynamik in vier *Triturus*-Mischpopulationen; n = Tagessumme (Summe aus Erst- und Wiederfunden); Dominanzangaben bezogen auf die jeweilige Tagessumme.

Seasonal dynamics of relative abundance in four *Triturus* mixed populations; date of capture (1976), n = number (sum of captures and recaptures), and relative abundance (%) of the three species.

Fangdatum	n	Dominanz (%)		
		<i>alpestris</i>	<i>cristatus</i>	<i>vulgaris</i>
Roxel I				
21. IV.	34	—	9	91
3. VI.	5	—	20	80

Fangdatum	n	Dominanz (‰)		
		<i>alpestris</i>	<i>cristatus</i>	<i>vulgaris</i>
Gievenbeck I				
31. III.	34	6	9	85
13. IV.	49	6	8	86
29. IV.	27	19	11	70
5. V.	11	27	9	64
8. V.	2	—	—	100
Gievenbeck IV				
25. IV.	76	54	3	43
18. V.	199	11	17	72
15. VI.	256	15	20	65
Nienberge II				
9. IV.	101	1	7	92
26. V.	328	4	37	59

Diskussion

Die Tab. 1 deutet für den Raum Münster an, daß der Bergmolch lokal betrachtet nach dem Teichmolch der zweithäufigste Molch im Tieflandsbereich sein kann. Seine starke Verbreitung beziehungsweise überragende Häufigkeit im südwestfälischen Bergland ist hinlänglich bekannt und verwundert heute nicht mehr (FELDMANN 1968 b, 1970); um so beachtenswerter erscheint sein relativ häufiges Auftreten im Untersuchungsgebiet. Dies deuteten die kurzen Hinweise von WESTHOFF (1893) bereits an, quantitative Daten fehlten jedoch bislang.

Daß *T. vulgaris* die häufigste Art ist, war nach den bislang vorliegenden Daten aus dem nordwestdeutschen Raum (Zusammenstellung bei GROTE 1976, wobei die Ergebnisse von BERNARDS 1976 noch nicht enthalten sind) zu erwarten. Ebenso war zu erwarten, daß *T. cristatus* in aller Regel mit *T. vulgaris* vergesellschaftet ist (vergleiche Tab. 2). Großräumig betrachtet dürfte die Kombination *vulgaris/cristatus* die häufigste des nordwestdeutschen Tieflandes darstellen.

Durch die weite Verbreitung von *T. alpestris* im inneren Münsterland (vergleiche schon WESTHOFF 1893) wird in Ergänzung zur genannten Zweierkombination häufiges Auftreten der Dreierkombination *vulgaris/cristatus/alpestris* zu erwarten sein. Auch die Kombination *vulgaris/alpestris* kommt im Untersuchungsgebiet vor (ein flacher Graben bei Münster, der bislang noch nicht quantitativ abgefangen wurde).

Das Fehlen von *T. helveticus* im Untersuchungsgebiet war zu erwarten. Ein völliges Fehlen im inneren Münsterland ist indes nicht anzunehmen (vergleiche die sporadischen Fundortangaben für das angrenzende Niederrheinische Tiefland bei GLANDT 1975), wie der Hinweis bei WESTHOFF (1890: 85) vermuten läßt.

Von dem zweifelsohne lokal zu wertenden hohen Bergmolch-Anteil abgesehen, fügen sich somit die Daten aus dem Raum Münster (Tab. 1, unter Hinzuziehen des Fehlens von *T. helveticus*) durchaus in das abstrahierte „Dominanz-Schema“ des nordwestdeutschen Raumes, so wie es FELDMANN (1968 b, 1970) am

Beispiel von Südwestfalen erarbeitet hat und wie es die Zusammenstellung der bisherigen „Dominanz-Arbeiten“ bei GROTE (1976: 47) erweiternd untermauert.

Grundsätzlich muß freilich angemerkt werden, daß dieses „Dominanz-Schema“ zunächst nur für den engeren nordwestdeutschen Raum (namentlich für Nordrhein-Westfalen) gelten kann. Hinweise aus anderen Landschaften deuten dies bereits unmißverständlich an; es sei hier nur auf die Arbeiten von FUHN & FREYTAG (1961) über *T. cristatus* in Rumänien und von BLAB, KAUFMANN & STÖCKLEIN (1976) über die Amphibien des fränkischen Raumes verwiesen. Die unbedingt notwendigen Vergleichsuntersuchungen aus anderen Teilen der Gesamtareale unserer *Triturus*-Arten werden zweifelsohne zu einem differenzierten Bild der sich geographisch wandelnden Dominanz-Schemata zwingen.

Die Daten zur saisonalen Dominanz-Dynamik (Tab. 3) zeigen, daß ausgeprägte saisonale Schwankungen zu registrieren sind, die durch die unterschiedlichen saisonalen Gewässeraktivitäts-Muster zustande kommen (vergleiche hierzu übernächstes Kapitel). Man vergleiche beispielsweise die Dominanzen der April-Stichprobe mit denen der Juni-Stichprobe in der Population Gievenbeck IV. Oder die April- mit der Mai-Stichprobe in der Population Nienberge II.

Die methodische Konsequenz, die angesichts derartiger saisonaler Schwankungen zu fordern ist, liegt auf der Hand: Zur Erstellung von Populationsbilanzen der relativen Häufigkeiten (Tab. 2) genügt es keinesfalls, die Populationen einmal pro Saison zu erfassen. Vielmehr müssen sie mindestens zweimal, besser drei- bis viermal pro Saison erfaßt werden, um den realen Gegebenheiten gerecht werden zu können. Die Populationsbilanzen könnten sodann durch Mittelwertbildung erstellt werden; besser erscheint es, die Tiere zu markieren und die Bilanzen durch Summierung aller Erstfunde einer jeweiligen Population zu berechnen. In diesem Sinne wurde die Tab. 2 auf der Basis der jeweiligen Erstfundsummen erstellt, während Tab. 3 (unter anderem deshalb, um die Forderung nach mehrmaligem Erfassen zu unterstreichen) auf Tagessummen (Summen aus Erst- und Wiederfunden) beruht.

Die Forderung nach angemessener Berücksichtigung der saisonalen Dominanz-Dynamik ist deshalb hier so nachhaltig betont, weil jene Dynamik bislang offensichtlich übersehen, zumindest nicht dokumentiert wurde, somit „folgerichtig“ bei den quantitativen Erhebungen auch keine Berücksichtigung fand.

Es sei sogleich eingeräumt, daß diese Forderung zunächst für den Populationsökologen gilt. Die bisherigen quantitativen *Triturus*-Erhebungen des nordwestdeutschen Raumes (Zusammenstellung der Arbeiten bei GROTE 1976) zielten hingegen auf eine großräumige Charakterisierung der Molchfauna ab. Es ging um „flächendeckende“ Aussagen, die zumeist durch Berücksichtigung einer größeren Anzahl von Populationen zustande kamen. Allein in Südwestfalen sind laut FELDMANN (1976) etwa 500 Laichgewässer abgefangen worden. Unter jener Konzeption und bei Berücksichtigung einer großen Gewässer-Zahl mag ein einmaliges Erfassen pro Saison angehen. Bei Berücksichtigung einer nur kleinen Anzahl von Populationen muß — wie oben hinreichend aufgezeigt — eine beachtliche Fehlerquelle in Kauf genommen werden. Und erst recht gilt dies, wenn eine Population herausgegriffen wird und an Hand dieser auf mehrjährige Schwankungen aufmerksam gemacht werden soll.

So hat BERNARDS (1976) 19 Laichgewässer untersucht, jedoch jedes nur einmal

abgefangen. Wenn auch zum Teil an mehreren Tagen, aber halt an aufeinanderfolgenden Tagen. Wie oben jedoch gezeigt wurde, müssen mehrere Fangtage über einen längeren Zeitraum verteilt werden. Ratsam erscheint es nach meinen bisherigen Erfahrungen, in monatlichem Abstand zu fangen. Zu kritisieren ist auch das Vorgehen von FELDMANN (1968 b: 29). An Hand eines großen Laichquartiers weist dieser Autor auf mehrjährige Schwankungen hin, nennt aber nur die Fangjahre (1965 bis 1967), nicht die Fangtage (lediglich für 1966 wird der Fangtag angegeben, vergleiche FELDMANN 1968 a: 3). Die Tab. 3 problematisiert dieses Vorgehen hinreichend. Daß ich früher einmal selbst ohne Berücksichtigung der saisonalen Dynamik gearbeitet habe (GLANDT 1971), soll hier in selbstkritischer Weise nicht verschwiegen werden. Die neuen, hier vorgelegten Ergebnisse würden ein solches Arbeiten nicht mehr zulassen, zumal ich in der genannten Arbeit nur wenige Gewässer berücksichtigt hatte.

Will man nun in mehrwöchigem Abstand quantitative Erhebungen durchführen, so ergibt sich noch ein weiteres Problem. Es erhebt sich nämlich die Frage, wann die erste Erhebung pro Saison durchzuführen ist. Vergleicht man die Werte für 1976 und 1977 der Population Gievenbeck IV (Tab. 2), so fällt der Unterschied in der Kammolch-Dominanz auf. Ursache hierfür ist nicht etwa eine nennenswerte Abnahme des Kammolch-Bestandes dieser Population. Im Gegenteil: 1976 belief sich die Bilanz für *T. cristatus* auf $n = 70$, während sie 1977 bei $n = 81$ lag. Die tatsächliche Ursache für den Dominanz-Rückgang des Kammolches liegt darin, daß 1976 im April mit den Erfassungen begonnen wurde, 1977 hingegen schon im Februar. Hierdurch gingen absolut weitaus mehr Berg- und Teichmolche in die Kescher, während die Absolutzahl für den Kammolch etwa auf Höhe des Wertes für 1976 verblieb. Relativ gesehen ist es deshalb einleuchtend, daß der Kammolch-Anteil fallen mußte.

Wie insbesondere noch im übernächsten Kapitel (Gewässeraktivitäts-Muster) klar wird, kann man keine generellen Empfehlungen dafür geben, wann mit den Erhebungen an der jeweiligen Population einzusetzen ist. Gleiches gilt für die Frage, wann (in der Saison) hiermit aufzuhören ist. Es wird gezeigt werden, daß zur Beantwortung dieser Fragen die spezielle jährliche Gewässeraktivitäts-Rhythmik einer Population bekannt sein muß. Diese aber kann man erst nach einem Jahr der Voruntersuchungen kennen. Erst im Anschluß an diese kann man an eine intensive, aussagekräftige Bilanz-Ermittlung denken. In diesem Sinne sind meine Bilanzen (Tab. 1 und 2, mit Ausnahme von Gievenbeck IV) vorläufige Bilanzen.

Zum Schluß dieser Diskussion sei noch kurz auf einen weiteren Aspekt eingegangen, der bislang ebenfalls bei den Dominanz-Untersuchungen an Molchpopulationen unberücksichtigt blieb. Ohne in die Grundsatzdiskussion über die Aussagekraft der Dominanz (im hier verstandenen Sinne) einsteigen zu wollen (vergleiche hierzu beispielsweise SCHWERDTFEGER 1975: 140), muß es doch gestattet sein zu fragen, ob es überhaupt sinnvoll ist, *Triturus*-Dominanzen zu berechnen, oder ob nicht besser — zumindest zusätzlich — Abundanz- und Biomasse-Berechnungen durchgeführt werden sollten. Was besagt beispielsweise die Feststellung, daß in der Population Nienberge II der Kammolch eine Dominanz von 31%, der Teichmolch eine solche von 66% aufweist (vergleiche Tab. 2)? Doch keineswegs, daß der Teichmolch ökologisch „erfolgreicher“ ist beziehungs-

weise, daß die Umweltbedingungen im Gewässer der Population Nienberge II für den Teichmolch „besser“ seien als für den Kammolch. Auch über die interspezifischen Beziehungen zwischen den beiden Arten ist damit nichts gesagt. Über die interspezifischen Beziehungen unserer Molche ist meines Wissens fast nichts bekannt.

Um die Biomassen vergleichen zu können, müßte man Gewichtswerte haben. Solche liegen mir nicht vor. Nimmt man einmal versuchsweise die von KÜHLHORN (1959, Tab. 3 und 5) mitgeteilten Gewichtsdaten, so ist festzustellen, daß Kammolche etwa dreimal so schwer sind wie Teichmolche. Das würde bei einem Dominanz-Verhältnis von 31 zu 66% bedeuten, daß die Gesamt-Biomasse der Kammolchpopulation größer ist als diejenige der Teichmolchpopulation. Der Kammolch dieser Misch-Population hat es somit „geschafft“, mehr arteigene Substanz aufzubauen als der Teichmolch. Ökologisch gesehen ist deshalb der Kammolch in dieser Misch-Population als „erfolgreicher“ einzustufen als der Teichmolch. Auch in Hinblick auf die Frage nach der Biotopbindung kann ich keinerlei Aussagekraft der Dominanz erkennen. Bei FELDMANN (1968 b: 24) kann man sich indes des Eindrucks nicht erwehren, daß unter anderem die Dominanzwerte als Basis für autökologische Rückschlüsse fungieren.

Geschlechterverhältnis

Auf die Erstellung einer Gesamt-Bilanz (in Analogie zu Tab. 1) wird hier verzichtet; die Begründung wird im Diskussions-Abschnitt gegeben.

In Analogie zu Tab. 2 bringt die Tab. 4 die Populationsbilanzen der Geschlechterrelation, das heißt, Tab. 4 beruht auf den jeweiligen Erstfundsummen.

Sieht man von der Population Häger I ab, so deutet die Tabelle in Hinblick auf *T. vulgaris* eine ziemlich ausgeglichene Relation an (für Gievenbeck IV seien die Daten von 1977 zugrunde gelegt). Für *T. alpestris* weisen die Daten auf ein merkliches Überwiegen der Männchen hin. Die beiden größeren Kammolch-Populationen (Nienberge II und Gievenbeck IV) zeigen ein ausgeglichenes Verhältnis.

Tab. 4. Geschlechterverhältnis in sechs *Triturus*-Populationen. Daten von 1976, in Klammern Daten von 1977 (Gievenbeck IV).

Sex ratio in six *Triturus* populations; species, number, males (%) and females (%). Data from 1976, in brackets data from 1977 (Gievenbeck IV).

Art	Anzahl	Männchen (%)	Weibchen (%)
Gievenbeck I			
<i>T. alpestris</i>	7	86	14
<i>T. cristatus</i>	7	57	43
<i>T. vulgaris</i>	74	43	57
Roxel I			
<i>T. cristatus</i>	3	67	33
<i>T. vulgaris</i>	31	55	45
Häger I			
<i>T. alpestris</i>	8	62	38
<i>T. cristatus</i>	11	64	36
<i>T. vulgaris</i>	37	24	76

Art	Anzahl	Männchen (%)	Weibchen (%)
Nienberge II			
<i>T. alpestris</i>	13	69	31
<i>T. cristatus</i>	126	47	53
<i>T. vulgaris</i>	267	49	51
Gievenbeck IV			
<i>T. alpestris</i>	88 (325)	43 (65)	57 (35)
<i>T. cristatus</i>	70 (81)	33 (51)	67 (49)
<i>T. vulgaris</i>	268 (716)	38 (45)	62 (55)
Nienberge I			
<i>T. vulgaris</i>	128	43	57

Tab. 5. Geschlechterrelation in fünf Teichmolch-Populationen an verschiedenen Fangtagen; n = Tagessumme (Summe aus Erst- und Wiederfunden); Geschlechterrelation bezogen auf die jeweilige Tagessumme.

Sex ratio in five *T. vulgaris* populations at different days of capture; date of capture (1976), n = number (sum of captures and recaptures), males (%) and females (%).

Fangdatum	n	Männchen (%)	Weibchen (%)
Gievenbeck I			
31. III.	29	55	45
13. IV.	41	56	44
29. IV.	19	32	68
5./8. V.	8	50	50
Roxel I			
21. IV.	31	55	45
3. VI.	4	50	50
Nienberge II			
9. IV.	93	41	59
26. V.	194	54	46
Gievenbeck IV			
25. IV.	33	33	67
18. V.	143	27	73
15. VI.	166	43	57
Nienberge I			
3. IV.	23	70	30
30. IV.	30	33	67
11. V.	61	51	49
8. VI.	36	25	75

Die Tab. 5 bringt für fünf Teichmolch-Populationen Daten zur saisonalen Dynamik der Geschlechterrelation (Häger I bleibt ausgeschlossen, vergleiche Gewässerbeschreibung). Die beiden anderen Arten (Berg- und Kammmolch) sollen wegen der zumeist geringen Tierzahlen hier unberücksichtigt bleiben. Die beiden kleinen Mai-Stichproben von Gievenbeck I werden in Tab. 5 zusammengefaßt.

Von den beiden Exemplaren, die am 8. Mai noch gefunden wurden, war ein Wiederfund vom 5. Mai und ein Erstfund. Dieses Erstfundtier (ein Weibchen) wird zu den drei Exemplaren vom 5. Mai hinzugezählt, nicht aber das Wiederfundtier, so daß dann als „Tagessumme“ 8 Exemplare (4 Männchen und 4 Weibchen) resultieren.

Wie die Tabelle zeigt, zeigen die Populationen Roxel I und Nienberge II an jeweils beiden Fangtagen ausgeglichene Geschlechterrelation. Sieht man im Falle der Population Gievenbeck I von der Stichprobe vom 29. April ab, so läßt sich auch für diese Population durchgehend ziemlich ausgeglichene Relation konstatieren. Die Population Gievenbeck IV hingegen zeigt durchgehendes Überwiegen der Weibchen, während das Geschlechterverhältnis von Nienberge I unregelmäßige Schwankungen aufweist.

Diskussion

Die Erfassung der beiden Geschlechter unserer Molche stößt auf gewisse Schwierigkeiten. Im allgemeinen darf man wohl davon ausgehen, daß die Männchen wendiger sind als die Weibchen (vergleiche auch FELDMANN 1968 b). Die hierdurch bedingten Verfälschungen gegenüber den realen Gegebenheiten werden um so mehr ins Gewicht fallen, je größer ein Gewässer ist, je schwieriger es demnach abzufangen ist. Gerade während der Haupt-Laichwochen halten sich die Weibchen nach meinen Erfahrungen zwecks Eiablage bevorzugt im mit dichter Vegetation ausgestatteten Uferbereich auf. Dies erklärt denn auch das starke Überwiegen der Weibchen in der Population Gievenbeck IV (Tab. 4 und 5). Wie hingegen schon die Bilanz-Werte für diese Population zeigen (Tab. 4), ist 1977 durch wesentlich gründlicheres Abfangen diesem „Ufer-Effekt“ Rechnung getragen worden. Die eingeklammerten Werte (Tab. 4) zeigen denn auch — bei ohnehin stark vergrößertem Stichprobenumfang gegenüber 1976 —, daß die reale Geschlechterrelation für Kamm- und Teichmolch ziemlich ausgeglichen sein dürfte.

Besonders drastisch wirkte sich 1976 der „Ufer-Effekt“ bei Berg- und Kammolch dieser Großpopulation aus (Tab. 4). Der hohe Weibchenanteil entsprach in keiner Weise den realen Verhältnissen, es sei denn, man würde starke populationsdynamische Schwankungen beziehungsweise ausgeprägte geschlechtsspezifische Fluktuationen. Hierüber müssen mehrjährige Untersuchungen Auskunft geben. Bei derzeitiger Kenntnislage muß indes für *T. alpestris* (1977) deutliches Überwiegen der Männchen konstatiert werden. Für den Kammolch hingegen ausgeglichene Geschlechterrelation.

Das Überwiegen der Männchen beim Bergmolch kann auch für die übrigen Populationen angenommen werden, wengleich es sich hierbei um Kleinstpopulationen handelt und deren Daten nur mit großer Vorsicht betrachtet werden dürfen. Insofern, als bei so kleinen Zahlen schon aus Gründen der Erfassungswahrscheinlichkeit starke Abweichungen von einem möglicherweise realen 1:1-Verhältnis auftreten können. Dasselbe gilt auch für die Kleinstpopulationen des Kammolches: so ist der Stichprobenumfang für Roxel I ($n = 3$, vergleiche Tab. 4) zu klein, um aussagekräftig sein zu können. Falls nur ein einziges Weibchen

„übersehen“ wurde und gesetzt, die beiden Männchen wären repräsentativ, so hätten wir eine Relation von 1:1. Für die beiden größeren Kammolch-Populationen (Nienberge II und Gievenbeck IV) läßt sich jedenfalls ausgeglichene Geschlechterverhältnis feststellen. Gleiches gilt für die drei größeren Teichmolch-Populationen (Nienberge I, Gievenbeck IV, Nienberge II). Auch die Kleinpopulation Roxel I zeigt ausgeglichene Relation. Die Häger I-Stichprobe ist möglicherweise nicht repräsentativ, was durch weitere Untersuchungen zu überprüfen sein wird (vergleiche hierzu auch die Anmerkung in der Gewässerbeschreibung). Ob gleiches auch für Gievenbeck I gelten könnte, kann nicht mehr nachgeprüft werden, da der Biotop vernichtet wurde (vergleiche Gewässerbeschreibung).

Insgesamt betrachtet wird hier somit die Hypothese erwogen, daß in Bergmolch-Populationen die Männchen überwiegen, während in Teich- und Kammolch-Populationen in etwa ausgeglichene Relationen vorliegen dürften. Man wird aber durchaus auch mit interpopularen Unterschieden zu rechnen haben. Nicht zuletzt deshalb sollten Geschlechterrelationen stets für die einzelnen Populationen aufgeführt werden. Die meisten Autoren indes nennen die Relationen auf „Artebene“ (GROTE 1976, FELDMANN 1968 b, MALKMUS 1971, LEMMEL 1975). Hier ist zu fragen, was derartige Werte aussagen sollen. Biologisch betrachtet ist die Geschlechterrelation ein populares Merkmal: Paarung und Reproduktion finden schließlich im konkreten Populationskontext statt. Aussagen auf „Artebene“ erscheinen mir deshalb wenig brauchbar, weshalb auf eine Gesamt-Bilanz der Geschlechterrelation (in Analogie zu Tab. 1) verzichtet wurde. Was unter Umständen hochinteressant sein könnte, wäre ein Versuch, Aussagen über Populationsgruppen (zum Beispiel ein Vergleich der Geschlechterrelationen in Klein- und Großpopulationen) zu gewinnen (was den oben genannten Autoren auf Grund ihres äußerst umfangreichen Zahlenmaterials nicht schwer fallen dürfte). Damit bliebe man aber ebenfalls — trotz „Generalisierung“ — auf dem Populationsniveau der Betrachtung.

Nun könnte freilich eingewendet werden, daß auch die Dominanz ein populares Merkmal darstellt; mit diesem Hinweis könnte meine Tab. 1 als „nichtssagend“ abgetan werden. Unter populationsökologischem Gesichtspunkt trifft dies natürlich zu. Nun ist die Tierwelt eines „Gebietes“ (repräsentiert durch jeweils n Populationen) allerdings ein Landschaftsmerkmal: Populationsgruppen beziehungsweise Tiergesellschaften können (auch) unter landschaftsökologischem Gesichtspunkt betrachtet werden (vergleiche zum Beispiel LESER 1976). Gerade unter diesem Gesichtspunkt, der ja erst neuerlich stärker angegangen wird (zum Beispiel MÜLLER 1977), erscheinen die quantitativen *Triturus*-Erhebungen landschaftlicher Räume, wie sie durch FELDMANN (1968 b, 1970, 1971) initiiert wurden, recht interessant. In diesem Sinne habe ich denn auch die Tab. 1 beigefügt, zumal aus dem inneren Münsterland derartige Daten noch fehlten. Der Aussagewert der Dominanz (als „Landschaftsmerkmal“) wäre freilich zu diskutieren, worauf hier verzichtet werden soll.

Abschließend sei noch kurz auf Tab. 5 eingegangen. Die Daten deuten einerseits die Möglichkeit an, daß die Geschlechterrelation saisonal durchgehend ausgeglichen bleiben kann (Roxel I, Nienberge II); andererseits schließen sie saisonale Schwankungen nicht aus: so könnten die Weibchen gegen die Jahresmitte hin relativ zunehmen (Nienberge I). Die Ergebnisse der noch laufenden näher-

gehenden Untersuchungen (vergleiche auch Einleitung) werden zeigen müssen, inwieweit saisonale Trends (zum Beispiel Weibchen-Zunahme) als tatsächlich gegeben angenommen werden dürfen. Hierzu sind dann auch statistische Überprüfungen des Datenmaterials erforderlich. Für eine *Triturus helveticus*-Population hat VAN GELDER (1973: 93) saisonale Änderungen der Geschlechterrelation statistisch abgesichert. Dies weist schon darauf hin, daß — in Analogie zur Ermittlung der Dominanzen (siehe dort) — mehrmaliges Erfassen pro Saison erforderlich ist, um Populationsbilanzen aufstellen zu können, die den realen Verhältnissen gerecht werden. Das Vorgehen von BERNARDS (1976) — der zwar im Gegensatz zu den weiter oben genannten Autoren die Geschlechterrelation der Einzelpopulationen aufführt (BERNARDS 1976: 53), aber seine Populationen nur einmal pro Saison erfaßt hat — liefert Daten, die höchstwahrscheinlich wenig aussagekräftig sind.

Zur Frage der saisonalen Gewässeraktivitäts-Muster

Die n -Werte der Tab. 3 und 5 liefern zugleich Hinweise zum saisonalen Gewässeraktivitäts-Muster der Molche, ohne daß bislang hierauf eingegangen wurde. Unter „Aktivität“ soll hierbei die Zahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt im Gewässer befindlichen (adulten) Tiere verstanden sein. Des weiteren ist vorab anzumerken, daß — bezogen auf die jeweilige spezifische Situation der verschiedenen Gewässer — je Gewässer und Fangtag in etwa dieselbe Fangdauer (2 bis 4 Stunden) eingehalten wurde, um saisonale Vergleiche zu ermöglichen. Eine gewisse Sonderstellung nehmen freilich die Daten vom 29. April und 5. und 8. Mai der Population Gievenbeck I ein. Bedingt durch die spezielle Geschichte des Gewässers (vergleiche eingehend Gewässerbeschreibung) wurden an den genannten Fangtagen zusätzlich „Baumstamm“-Tiere notiert und zu den „Gewässer“-Tieren hinzugezählt. Die Daten dieser Population lassen sich nur bedingt für einen interpopularen Vergleich der Gewässeraktivitäts-Muster heranziehen.

Die Tab. 5 ermöglicht speziell für *Triturus vulgaris* einen interpopularen Vergleich. Sie deutet an, daß die zeitliche Lage des jährlichen Aktivitätsgipfels von Population zu Population verschieden ausfallen kann. Die Flachwasser-Population Roxel I ist im Juni praktisch abgewandert, während die Tiefwasser-Population Gievenbeck IV zur selben Zeit mit großem Gewässer-Kollektiv vertreten ist. Auch die Tiefwasser-Population Nienberge I ist im Juni noch beachtlich vertreten (relativ gesehen, das heißt bezogen auf die arteigene Populationsgröße). Desgleichen könnte sich die Population Nienberge II in das Muster der Tiefwasser-Populationen einreihen. Eine dritte geplante Bestandsaufnahme (am 3. Juli) konnte indes leider nicht in adäquater Weise durchgeführt werden (Begründung in der Gewässerbeschreibung), so daß eine definitive Zuordnung nicht erfolgen kann.

Die Population Gievenbeck I (ein Gewässer von ehemals mittlerer Tiefe bewohnend, vergleichbar dem der Population Nienberge II) fällt insofern aus dem Rahmen, als sie ihr Gewässer-Kollektiv Ende April/Anfang Mai ziemlich rasch abbaute. Dies dürfte anthropogen bedingt gewesen sein (vergleiche auch Gewässerbeschreibung): Die vor Einsetzen des Anwanderns erfolgte Verkleinerung des

Wasserkörpers und die vielleicht hierdurch bedingte übermäßige Erwärmung des Wassers mag ein allzu vorzeitiges Abwandern der Tiere bewirkt haben. Dennoch muß die Ursache hierfür offen bleiben.

Insgesamt gesehen ermöglichen die Daten der Tab. 5 eine den Gewässertyp einbeziehende Interpretation der saisonalen Gewässeraktivität, die ja auch im Prinzip ökologisch „sinnvoll“ erscheint: In tiefen Gewässern können es sich die Molche „erlauben“, länger als in Flachgewässern im Wasser zu bleiben und unter Umständen auch reproduktiv tätig sein. In Flachgewässern hingegen erscheint eine allzu langgezogene Reproduktions-Zeit insofern problematisch, als zunehmender Wasserschwund gegen die Jahresmitte hin zu starker Larven-Mortalität führen dürfte. Das stark austrocknungsanfällige Gewässer der Population Roxel I dürfte deshalb — etwa im Vergleich zu Gievenbeck IV — auf einen frühen Laichtermin hin selektieren.

Die hier gebrachte Interpretation bezieht sich zunächst auf das Abwander-Timing der Tiere. Über das Anwander-Timing ist damit noch nichts gesagt; hierüber müssen weitere Untersuchungen Aufschluß geben. Für eine Population, die ein großes (und offenbar auch tiefes) Gewässer im Raum Mainz bewohnt, hat VIERTTEL (1976: 203) im Februar und März jeweils hohe Wanderquoten ermittelt. Inwieweit dies generell für *T. vulgaris* gelten kann, müssen Vergleichsuntersuchungen an verschiedenen Populationen unterschiedlicher Gewässertypen zeigen. Auch der klimatische Aspekt (zum Beispiel Populationen in „atlantischem“ und „kontinentalem“ Klimabereich) wird starke Berücksichtigung finden müssen. Es sei hier auf BELL & LAWTON (1975: 401) verwiesen, die für eine englische Population zeigen, daß ein Teil der Tiere im Herbst anwandert und im Gewässer überwintert. Besonders drastische Unterschiede der jährlichen Gewässeraktivitäts-Rhythmik liegen offensichtlich bei Fadenmolch-Populationen vor (vergleiche hierzu die Diskussion bei VAN GELDER 1973: 101).

Für den Bergmolch liefern meine Daten von 1976 bereits einen interessanten Hinweis zur Frage des Anwander-Timings (vergleiche auch Tab. 3).

So waren im April die Bergmolche der Population Gievenbeck IV mit $n = 41$ (von insgesamt $n = 88$, Erstfundsumme beziehungsweise Populationsbilanz 1976, siehe Tab. 4) bereits sehr stark vertreten und blieben dies auch bis in den Juni hinein. Demgegenüber konnte im selben Monat (April) in der Population Nienberge II lediglich ein Exemplar von *T. alpestris* gefangen werden. In der zweiten Maihälfte hingegen konnten zwölf Exemplare dieser Art gefangen werden (Nienberge II ist eine *alpestris*-Kleinstpopulation, vergleiche Tab. 2; der Unterschied zu Gievenbeck IV ist somit relativer Natur). Die meisten Tiere der Bergmolch-Population Nienberge II wanderten somit deutlich später an als dies in der Population Gievenbeck IV der Fall war. Bergmolch-Populationen verhalten sich demnach anscheinend nicht einheitlich in Hinblick auf das Anwander-Timing, und dies bei nicht weit voneinander liegenden Populationen (Luftlinien-Entfernung zwischen Gievenbeck IV und Nienberge II laut Meßtischblatt ziemlich genau 2 km). Dies überrascht freilich nicht, wenn man etwa HEUSSER (1968: 944) liest, der über unterschiedliches Wander-Timing bei unmittelbar benachbart liegenden *Bufo bufo*-Populationen berichtet. Dabei ist sogar die Reihenfolge mehrjährig gleichbleibend. Auf bemerkenswerte Unterschiede des An- und Abwander-Timings bei *T. alpestris* im alpinen Raum hat unlängst KNAPP (1974: 358) auf-

merksam gemacht: Niederungs- und Gebirgspopulationen zeigen deutliche Unterschiede.

Festzuhalten bleibt, daß die Unterschiede im Anwander-Timing zwischen Bergmolchen von Nienberge II und denen von Gievenbeck IV nicht mit dem Gewässertyp in Verbindung gebracht werden können: Dem späteren Anwandern der Tiere in Nienberge II steht die Tatsache gegenüber, daß dieses Gewässer deutlich geringere Wassertiefe aufweist als das Gewässer der Population Gievenbeck IV (in dem die Bergmolche schon deutlich früher auftauchen).

Was letztlich den Kammolch betrifft, so sollen hier nur die beiden größeren Populationen verglichen werden (Gievenbeck IV und Nienberge II). Die Population Roxel I ist eine Kleinstpopulation, die nur einige Tiere erbrachte. Immerhin fügen sich die beiden Fangtage (21. April: $n = 3$ Exemplare, 3. Juni: $n = 1$ Exemplar) durchaus in ein gewässertyp-abhängiges Abwander-Timing, wie dies am Beispiel der Teichmolch-Population Roxel I aufgezeigt wurde (siehe oben).

Die Fangzahlen für die beiden größeren Populationen sehen wie folgt aus: im April konnten in Gievenbeck IV zwei Exemplare gefangen werden, in Nienberge II waren es im selben Monat sieben Exemplare. Im Mai waren beide Populationen beträchtlich aufgefüllt (Gievenbeck IV: $n = 34$, Nienberge II: $n = 122$, die 26 subadulten Tiere nicht mitgerechnet, vergleiche Gewässerbeschreibung). Im Juni konnten in Gievenbeck IV sogar $n = 52$ Tiere gezählt werden; der jährliche Aktivitätsgipfel war hier im Mai somit noch nicht erreicht. Nienberge II konnte für die Jahresmitte nicht mehr herangezogen werden (Begründung siehe Gewässerbeschreibung). Es hat aber den Anschein, daß die beiden größeren *T. cristatus*-Populationen (beides Tiefwasser-Populationen) im Prinzip dasselbe Jahresmuster der Gewässeraktivität aufwiesen. Jedenfalls deuten die bislang vorliegenden Daten klar auf ein relativ spätes Anwandern bei Kammolchen in tiefen Gewässern hin. Die Kammolche der von VIERTTEL (1976: 205) untersuchten Population (offenbar ebenfalls ein tiefes Gewässer bewohnend) wanderten indes schon recht früh in größerer Zahl an (März 1974 und Februar 1975). Somit liegen auch im Falle des Kammolches (für *T. alpestris* siehe oben) sehr deutliche interpopuläre Unterschiede des Anwander-Timings vor.

Die hier gebrachten Daten zur saisonalen Gewässeraktivität unserer Molche richten letztendlich — auch in Verbindung mit den Ergebnissen anderer Autoren (BELL & LAWTON 1975, VAN GELDER 1973, KNAPP 1974, VIERTTEL 1976) — eine grundsätzliche methodische Forderung an denjenigen, der Populationsbilanzen (zum Beispiel Dominanz, Abundanz, Biomasse, Geschlechterrelation) erstellen will (vergleiche auch schon den Hinweis im Diskussions-Abschnitt zur Dominanz): Voruntersuchungen müssen jeweils klären, welche ungefähre jährliche Gewässer-Aktivitätsrhythmik die einzelnen Populationen aufweisen. Erst dann kann man zu aussagekräftigen Bilanzberechnungen kommen. Die Tatsache ausgeprägter saisonaler Gewässeraktivitäts-Muster beweist, daß ein einmaliges Erfassen pro Saison in keiner Weise geeignet ist, den populären Realitäten gerecht zu werden.

Zusammenfassung

(1) Die Arbeit bringt Daten zur Populationsökologie einheimischer Molche (*Triturus vulgaris*, *T. alpestris*, *T. cristatus*), die im wesentlichen 1976 an einigen Populationen im Raum Münster (Westfalen) gesammelt wurden.

(2) Die Laichbiotope werden beschrieben und einige Besonderheiten der Populationen mitgeteilt. In einer Kammolch-Population wandern subadulte Tiere zum Gewässer. In zwei Teichmolch-Populationen überwintern Larven; das quantitative Ausmaß larvalen Überwinterns kann hierbei nicht mit dem Gewässertyp in Verbindung gebracht werden.

(3) Im Hauptteil der Arbeit werden die Aspekte Dominanz (relative Häufigkeit), Geschlechterverhältnis und saisonales Gewässeraktivitäts-Muster behandelt.

(4) Im Untersuchungsgebiet ist *T. vulgaris* der häufigste Gattungsvertreter. Bemerkenswert ist der relativ hohe Anteil des Bergmolches. Der Kammolch könnte im Untersuchungsgebiet seltener als der Bergmolch sein.

(5) In den Einzelpopulationen überwiegt stets der Teichmolch, während Berg- und Kammolch interpopular stark wechselnde Häufigkeitsanteile aufweisen.

(6) Die Dominanz in den (Misch-)Populationen zeigt deutliche saisonale Schwankungen, die auf die unterschiedlichen Gewässeraktivitäts-Muster der untersuchten Arten zurückgehen. Populationsbilanzen können deshalb nur sinnvoll ermittelt werden, wenn die Populationen mehrmals pro Saison erfaßt werden.

(7) Die Daten zur Geschlechterrelation lassen die Hypothese zu, daß in Teich- und Kammolch-Populationen im allgemeinen ausgeglichene Relation vorliegt, während in Bergmolch-Populationen die Männchen überwiegen.

(8) Inwieweit die Geschlechterrelation der untersuchten Populationen einer ausgeprägten Dynamik unterliegt, ist noch nicht hinreichend geklärt. Teils scheint keinerlei Dynamik vorzuliegen, teils ist jedoch mit saisonalen Schwankungen zu rechnen.

(9) Die Daten ermöglichen Aussagen über die saisonale Gewässeraktivitäts-Rhythmik von Molch-Populationen. Die zeitliche Lage des jährlichen Aktivitätsgipfels kann interpopular stark differieren, hiermit verbunden auch der Zeitabschnitt des Abwanderns. Die untersuchte Flachwasser-Population verläßt deutlich früher das Gewässer als die Tiefwasser-Populationen.

(10) Das Anwander-Timing zweier Bergmolch-Populationen differiert deutlich: Eine Population wanderte bereits recht früh an, die andere merklich später.

(11) Die beiden größeren Kammolch-Populationen wandern relativ spät an, in nennenswerter Zahl kommen die Tiere erst im Mai im Laichgewässer zur Geltung.

(12) Ein Vergleich mit den in der Literatur genannten Daten zur Gewässeraktivitäts-Rhythmik mitteleuropäischer Molche bestätigt, daß unsere Molcharten ausgeprägte artliche wie interpopuläre Unterschiede der saisonalen Gewässeraktivitäts-Rhythmik aufweisen. Dieses Faktum unterstreicht die Forderung nach mehrmaligem Erfassen pro Saison, um Populationsbilanzen populärer Merkmale (Dominanz, Abundanz etc.) erstellen zu können, die den realen Gegebenheiten nahekommen sollen. Des weiteren ist zu fordern, daß Voruntersuchungen jeweils klären müssen, welche spezifische jährliche Gewässeraktivitäts-Rhythmik eine zu untersuchende Population aufweist.

Summary

(1) The work refers data concerning with aspects of population ecology of Middle European *Triturus* species (*T. vulgaris*, *T. alpestris*, *T. cristatus*). The data mainly were collected in 1976 at some populations in the surroundings of Münster (Westfalen / Germany).

(2) The spawning habitats are described, and some particularities of the populations

are referred. In one *T. cristatus* population immature specimens come to the spawning habitat. In two *T. vulgaris* populations overwintering of larvae can be observed. The quantitative amount of this phenomenon cannot be interpreted with reference to the pond type.

(3) The main part of the work deals with the relative abundance, sex ratio and seasonal dynamics of water activity of the investigated populations.

(4) In the study area *T. vulgaris* is the most abundant *Triturus* species. *T. alpestris* is remarkable abundant. *T. cristatus* could be lower abundant than *T. alpestris*.

(5) In the individual populations *T. vulgaris* is always the most abundant species, whereas the relative abundance of *T. cristatus* and *T. alpestris* changes from population to population.

(6) In the mixed populations the relative abundance of the species has a seasonal dynamics which is caused by the different seasonal water activity pattern of the investigated species. Therefore population balances of relative abundance only can be made up by sampling more than once a season.

(7) The data concerning with sex ratio allow the hypothesis that sex ratio is about 1:1 within *T. vulgaris* and *T. cristatus* populations; but in *T. alpestris* populations the males are more abundant.

(8) Whether sex ratio within the investigated populations changes during the breeding season is not clear so far. Partly a constant sex ratio during the season seems to be given, but in other populations a seasonal dynamics may be given.

(9) The data presented allow some statements on the seasonal water activity pattern of *Triturus* populations. The temporary position of the annual water activity pike can differ from population to population, and in connexion with this the time of leaving the water. One population (*vulgaris/cristatus*) inhabiting a shallow water turns to land much more earlier than those populations inhabiting deep waters.

(10) The point of time turning to water differs in two investigated *T. alpestris* populations.

(11) Most of the specimens of the two larger *T. cristatus* populations investigated were found in water not before May.

(12) A comparison with the data given by other authors confirms the conception that there are eminent interspecific as well as interpopulational differences in the pattern of seasonal water activity of our newts. This fact demands sampling more than once a season in order to be able to make up balances of population parameters, such as density, biomass, relative abundance, sex ratio. Furthermore the fact demands that for each population previous investigations are to be made in order to clarify what specific seasonal activity pattern each population has.

Schriften

- BELL, G. & LAWTON, J. H. (1975): The ecology of the eggs and larvae of the Smooth newt [*Triturus vulgaris* (LINN.)]. — J. Anim. Ecol., 44: 393—423. Oxford.
- BERNARDS, K. (1976): Zum Vorkommen der heimischen *Triturus*-Arten im Gebiet der Gemeinde Kreuzau/Düren. — 95 S. Unveröff. Realschularbeit, Düsseldorf.
- BLAB, J., KAUFMANN, R. & STÖCKLEIN, B. (1976): Vergleichende Untersuchungen der Amphibienfauna des Regnitzbeckens und des Mohrweihergebietes. — Ber. naturforsch. Ges. Bamberg, 51: 1—13.
- FELDMANN, R. (1968 a): Bestandsaufnahmen an Molch-Laichplätzen der Naturparke

- Arnsberger Wald und Rothaargebirge. — Natur u. Heimat, **28**: 1—7. Münster/Westfalen.
- — — (1968 b): Bestandsaufnahmen an Laichgewässern der vier südwestfälischen Molch-Arten. — Dortmund. Beitr. Landeskd., **2**: 21—30. Dortmund.
- — — (1970): Zur Höhenverbreitung der Molche (Gattung *Triturus*) im südwestfälischen Bergland. — Abh. Landesmus. Naturkd. Münster Westfalen, **32**: 3—9. Münster/Westfalen.
- — — (1971): Die Lurche und Kriechtiere des Kreises Iserlohn. — Beitr. Landeskd. Hönnetal, **9**: 1—57. Menden.
- — — (1976): Die Lurche. In: FELDMANN, R. (ed.): Tierwelt im südwestfälischen Bergland, 1976: 169—175. — Kreuztal (Die Wielandschmiede).
- FUHN, I. E. & FREYTAG, G. E. (1961): Taxonomische und ökologische Studien über *Triturus cristatus* in Rumänien. — Zool. Anz., **166**: 159—173.
- GELDER, J. J. VAN (1973): Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. *Triturus helveticus* RAZOUMOWSKI: Migration, hibernation and neoteny. — Netherl. J. Zool., **23**: 86—108. Leiden.
- GLANDT, D. (1971): Von Molchen in Tümpeln und Teichen. — Jb. Kreis Dinslaken, **28**: 108—112. Dinslaken/Niederrhein.
- — — (1975): Die Amphibien und Reptilien des nördlichen Rheinlandes. — Decheniana, **128**: 41—62. Bonn.
- GROTE, H. W. (1976): Bestandsaufnahmen an Laichplätzen der Molchgattung *Triturus* im Bereich der südlichen Münsterschen Bucht. — 90 S. Unveröff. Staatsarbeit, Universität Köln.
- HARTWIG, H. & ROTMANN, E. (1940): Experimentelle Untersuchungen an einem Massenaufreten von neotenen *Triton taeniatus*. — Arch. Entw.-Med., **140**: 195—251. Berlin.
- HEUSSER, H. (1958): Markierungen an Amphibien. — Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, **103**: 304—320.
- — — (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Rev. Suisse Zool., **68**: 1—39. Genf.
- — — (1968): Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* (L.); Wanderungen und Sommerquartiere. — Rev. Suisse Zool., **75**: 927—982. Genf.
- HIMSTEDT, W. (1971): Die Tagesperiodik von Salamandriden. — Oecologia, **8**: 194—208. Berlin.
- KNAPP, W. (1974): Die jahreszeitliche Steuerung der Atmung in Abhängigkeit von Akklimatationstemperatur und Experimentaltemperatur bei *Triturus alpestris* LAUR. und *Salamandra atra* LAUR. (Amphibia). — Oecologia, **15**: 353—374. Berlin.
- KREBS, CH. J. (1972): Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. — 694 S. New York (Harper & Row).
- KÜHLHORN, F. (1959): Beitrag zur Kenntnis der Ernährungsbiologie unserer heimischen Amphibien. — Veröff. zool. Staatssamml. München, **5**: 145—188. München.
- LEMMEL, G. (1975): Die Amphibien der Umgegend Hildesheims. — Beitr. Naturkd. Niedersachsens, **28**: 28—43. Hannover.
- LESER, H. (1976): Landschaftsökologie. — 432 S. Stuttgart (Eugen Ulmer).
- MALKMUS, R. (1971): Die Verbreitung der Molche im Spessart. — Abh. naturwiss. Ver. Würzburg, **12**: 5—24. Würzburg.
- MÜLLER, P. (1977): Tiergeographie. Struktur, Funktion, Geschichte und Indikatorbedeutung von Arealen. — 268 S. Stuttgart (Teubner).
- SCHWERTFEGER, F. (1968): Ökologie der Tiere, **2**: Demökologie. — 448 S. Hamburg und Berlin (Parey).
- — — (1975): Ökologie der Tiere, **3**: Synökologie. — 451 S. Hamburg und Berlin (Parey).

- STIEVE, H. (1921): Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. — Arch. Entw.-Mech., 49: 179—267. Berlin.
- VIERTTEL, B. (1976): Die Amphibien Rhein Hessens unter besonderer Berücksichtigung der Umgebung von Oppenheim. — Mainzer naturwiss. Arch., 15: 183—221. Mainz.
- WESTHOFF, F. (1890): Beiträge zur Reptilien- und Amphibienfauna Westfalens. — Jber. zool. Sekt. Westf. Prov.-Ver. Münster, 1889/90: 48—85. Münster/Westfalen.
- — — (1893): Das Westfälische Faunengebiet. In: WOLTERSTORFF, W. (ed.): Die Reptilien und Amphibien der nordwestdeutschen Berglande. — Jber. Abh. naturwiss. Ver. Magdeburg, 1892: 203—234.

Verfasser: DIETER GLANDT, Zoologisches Institut der Universität Münster, Hüfferstraße 1, 4400 Münster (Westfalen).