

# Populationsdynamische Untersuchungen am Grasfrosch *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758 (Salientia: Ranidae)

URS HINTERMANN

Mit 5 Abbildungen

## Abstract

The present study, carried out in a nature reserve near Basle (Switzerland), deals with three problems:

- structure of a population of the Common Frog,
- changes in population parameters within three years,
- correlations between them and the ecology of the two ponds.

Using census of amphibians (by means of a plastic fence) population size, sex ratio, distribution of weights of females and rate of metamorphosis were determined. In additional studies the number of eggs per female, percentage of weight of spawn per female, diameter of eggs, total production of spawn in the nature reserve, and the rate of hatching and surviving of tadpoles were investigated.

## 1. Einleitung

Die vorliegende Publikation basiert auf einer Diplomarbeit, durchgeführt am Zoologischen Institut in Basel (HINTERMANN 1981). Sie ist Teil einer mehrjährigen Amphibienstudie im Reservat Buchloch, einem Naturschutzgebiet in der Nähe von Basel (Schweiz). Ziel der Gesamtstudie ist es, einerseits Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Amphibienpopulationen aufzuzeigen und andererseits Erkenntnisse zur Ethologie und Ökologie einzelner Lurcharten zu liefern. Fragen des Amphibienschutzes sollen dabei besonders berücksichtigt werden. Weitere Publikationen sind in Vorbereitung.

## 2. Untersuchungsgebiet

Das Naturschutzgebiet Buchloch liegt in einer Waldlichtung im Gemeindebann von Therwil (Kanton Baselland, geogr. Breite: 47° 30' N). Das 1973 erstellte Reservat (ALTERMATT & HINTERMANN 1976) besteht im wesentlichen aus zwei ökologisch verschiedenen Weihern, dem Seerosen- und dem Entenweiher. Tab. 1 faßt die wichtigsten Eigenschaften der beiden Weiher zusammen; für eine ausführliche Beschreibung der Umgebung und der Weiher siehe HINTERMANN (1981).

Tab. 1. Vergleichstabelle der ökologischen Unterschiede der beiden Weiher.  
Comparison of ecological differences between the two ponds.

Faktor	Entenweiher	Seerosenweiher
a) Gestalt		
Fläche	180 m <sup>2</sup>	118 (-135) m <sup>2</sup>
Volumen	50 m <sup>3</sup>	40 m <sup>3</sup>
Tiefe	1,5 m	1,5m
Ufer	relativ steil	flacher
Abdichtung	natürlich	armierter Spritzbeton
b) Abiotische Faktoren		
Besonnung	nur morgens	fast ganzen Tag über
Wassertemperaturen		
— offenes Wasser	tiefere Mittel- u. Höchstwerte, geringere Schwankungen	höhere Mittel- u. Höchstwerte, größere Schwankungen
— Laichstellen	keine Unterschiede	keine Unterschiede
Pegelstand	geringe Schwankungen	größere Schwankungen
Sauerstoffgehalt	ausgeglichen	sehr große lokale Unterschiede, extreme Tagesschwankungen
pH	ungefähr gleich	ungefähr gleich
Leitfähigkeit	höher	tief
Ammonium, Nitrit	keine Unterschiede zwischen den Weihern erarbeitet	
c) Biotische Faktoren		
Flora	auch Pflanzen, die kühleres oder beschattetes Wasser ertragen	größere Pflanzenproduktion
Fauna allg.	keine Unterschiede zwischen den Weihern erarbeitet	
Amphibien		
— Caudata	größere Bestände	kleinere Bestände
— Salientia	kleinere Bestände	größere Bestände

### 3. Untersuchungsmethoden

Alle Methoden sind ausführlich beschrieben in HINTERMANN (1981).

#### 3.1. Amphibienzählung

Alle Daten über Anzahl und Zeitpunkt der zu- und wegziehenden Tiere wurden durch Amphibienzählungen ermittelt. Zu diesem Zweck stellte ich um jeden Weiher einen circa 30 cm hohen Plastikzaun auf. Ebenerdig und bündig mit dem Zaun sind auf beiden Seiten Fanggefäße (Kessel) eingegraben. Amphibien, die im Frühling aus ihren Winteraufenthaltsgebieten zum Ablachen an die Weiher zogen (=Zuzug), konnten auf diese Weise täglich gefangen und gezählt werden. In der Regel ließ ich sie unmittelbar danach auf der anderen Seite wieder frei. Sinngemäßes gilt für Tiere, die den

Weiber nach dem Ablachen oder nach der Metamorphose wieder verlassen (=Wegzug).

Bei jedem gefangenen Tier nimmt man normalerweise an, daß es den Weiher tatsächlich aufsuchen oder verlassen will. Ist der Zaun aber zu nahe am Weiher, so kann es vorkommen, daß Frösche, die sich in der Umgebung des Weihers bewegen, „ungewollt“ in die Kessel fallen, also ohne die Absicht, den Weiher wirklich zu verlassen. Solche Fänge bezeichne ich als Pendler. Männliche Pendler sind nicht zu erkennen, dagegen kann man annehmen, daß alle Weibchen, die noch voll Laich sind und in die Kessel auf der Innenseite des Zaunes, der Weiherseite, gefallen sind, zu den Pendlern zählen. Solche Tiere lasse ich im umzäunten Gelände wieder frei, ohne sie bei den wegziehenden Tieren zu verbuchen. Unter der (subjektiven) Annahme, daß Männchen und Weibchen gleich stark pendeln, habe ich die Wegzug-Zahlen der Männchen prozentual um den gleichen Betrag verringert.

Ganzjährige Zählungen (das heißt von Mitte Februar bis Ende Oktober) führte ich 1980 und 1981 durch. Im Jahr 1982 erfaßte ich nur noch die Laichwanderung (Zuzug und Wegzug; Mitte Februar bis Mitte April) vollständig.

### 3.2. Eierproduktion

Alle nachfolgend beschriebenen Untersuchungen fanden nur 1981 statt.

312 Weibchen aus dem Zuzug (circa jedes 6. Weibchen) wog ich nach dem Zählen und ordnete sie einer Gewichtsklasse zu. Die Auswahl erfolgte zufällig. 118 Weibchen hielt ich nach der ersten Wägung zu Ablachversuchen zurück und wog sie nach dem Ablachen ein zweitesmal. Schwach belegte Gewichtsklassen mußte ich dabei proportional stärker berücksichtigen, um auch für diese Klassen genügend Resultate zu erhalten.

Jedes zurückbehaltene Weibchen wurde zusammen mit einem Männchen in einem Kunststoffbehälter bis zur Laichablage gehalten. Alle Gefäße enthielten 5-10 cm hoch Wasser. Die abgelegten Laichballen wertete ich erst am nächsten Tag aus, nachdem sie regelmäßig aufgequollen waren.

Um die Anzahl Eier zu bestimmen, wird das Volumen des Laichballens über seine Wasserverdrängung gemessen. Anschließend trennte ich dreimal einen circa 100-150 Eier umfassenden Teil des Ballens ab, maß dessen Volumen und zählte die genaue Anzahl Eier. Mittels eines Dreisatzes läßt sich dann die Anzahl Eier des gesamten Ballens errechnen. Die Genauigkeit dieser Methode kann getestet werden durch vollständiges Auszählen einiger Laichballen.

Aus zeitlichen Gründen konnte ich den Eidurchmesser nicht sofort bestimmen; die Eier mußten in Alkohol konserviert werden (mögliche Folgen siehe Diskussion). Die Messung erfolgte mittels einer Binokularlupe und eines Meßokulars.

Verschiedene Methoden zur Bestimmung der Gesamt-Eierproduktion sind möglich (HINTERMANN 1981). Bewährt hat sich die Regressions-Methode. Durch Berechnung des Korrelationskoeffizienten  $r$  wird jene Kurve bestimmt, die am besten in die Wertepaare „Weibchen-Gewicht — Anzahl Eier“ eingepaßt ist (Gerade, Potenzkurve, Loga-

rhythmische Kurve). Mit dieser Funktion wird von je einem Weibchen der Gewichtsklasse  $i$  — mit vorgegebenem Weibchen-Gewicht  $G_i$  (= Zentralwert der Gewichtsklasse  $i$ ) — die theoretische Anzahl Eier ( $e_i$ ) bestimmt. Danach läßt sich die Gesamt-Eierproduktion der Grasfrosch-Population wie folgt berechnen:

$$E = \frac{N}{n} \cdot \sum_{i=1}^k n_i \cdot e_i$$

wobei

$E$  = Gesamt-Eierproduktion

$N$  = Anzahl Weibchen total

$n$  = Anzahl gewogener Weibchen

$i$  = Gewichtsklassen 1 -  $k$

$n_i$  = Anzahl gewogener Weibchen der Gewichtsklasse  $i$

$e_i$  = Anzahl Eier eines Weibchens der Gewichtsklasse  $i$  mit dem Gewicht  $G_i$

### 3.3. Ableich- und Entwicklungsdaten in den beiden Weihern

Während der gesamten Laichperiode zeichnete ich regelmäßig Zeitpunkt und Ort der Laichablage auf sowie Reihenfolge der Belegung der verschiedenen Laichstellen. Zu diesem Zweck fotografierte ich die Laichstellen wiederholt aus verschiedenen Blickwinkeln (mit Polarisationsfilter), zeichnete die Ballen auf den Kopien ein und zählte sie aus. Dabei sollten die Ballen noch nicht so stark aufgequollen sein, daß sich die Konturen vollständig auflösen.

In 18 Versuchen bestimmte ich von insgesamt 29 Laichballen die Schlupfraten. Die Entwicklung der Larven sollte unter möglichst natürlichen Bedingungen in den Weihern selbst erfolgen. Dazu legte ich die Laichballen in Netze an die Entnahmestellen zurück. Soll die Schlupfrate in einem freiliegenden Laichballen bestimmt werden, so ist das Netz in einem kubischen Holzrahmen aufgespannt, der den Test-Laichballen enthält. Das Gestell seinerseits ist von anderen Ballen umgeben, jedoch nicht zugeeckt. Sackförmige Netze dienen dem Bestimmen der Schlupfraten untergetauchter Laichballen. Die Säcke mit den Eiern schob ich entweder unter bereits vorhandene Laichmassen oder versenkte sie, beschwert mit Steinen, im Weiher.

Ein Individuum betrachte ich hier als metamorphosiert, sobald es den Weiher verläßt und in einem der Wegzug-Kessel auf der Innenseite des Zaunes gefangen wird. Die Zählmethode ist unter 3.1. beschrieben (durchgeführt 1980 und 1981). Die Metamorphoserate drückt den Prozentsatz wegziehender, frisch verwandelter Frösche aus, bezogen auf die Zahl abgelegter Eier am selben Weiher. Die Vermehrungsrate sei definiert als die Anzahl überlebender metamorphosierter Tiere pro Weibchen, ausgedrückt in Prozenten. Als Körperlänge wird die Distanz Urostyl — Schnauzenspitze angegeben, gemessen bei abgewinkeltem Hinterbein.

## 4. Ergebnisse

### 4.1. Bestandeszahlen des Grasfrosches

Die Population eines Weihers setzt sich zusammen aus den im und am Weiher (innerhalb des Zaunes) überwinterten sowie den im Frühling zuziehenden Tieren

(=Laichwanderung). Die Amphibienzählung kann nur letztere erfassen (Tab. 2). Ein Vergleich der Zuzugszahlen über die drei Jahre zeigt enorme Schwankungen:

Werden die Zuzug-Zahlen von 1980 als 100 % angenommen, so ziehen 1981 noch 73% der Weibchen und 48% der Männchen zu. 1982 wandern nur noch 62% der Weibchen, dagegen wieder 76% der Männchen zu den Weihern. Betrachtet man die Weiher getrennt, so sind die Unterschiede noch viel extremer.

Tab. 2. Ergebnisse der Amphibienzählung 1980-82.  
Results of census of amphibians 1980-82.

	Jahr	Entenweiher		Seerosenweiher		Beide Weiher	
		Zuzug	Wegzug	Zuzug	Wegzug	Zuzug	Wegzug
♂ ♂	1980	1017	901	2525	1476	3542	2387
	1981	312	215	1398	529	1710	744
	1982	914	840	1810	1762	2705	2592
♀ ♀	1980	729	686	1855	1259	2584	1945
	1981	440	209	1464	578	1904	787
	1982	494	466	1109	993	1603	1459

Genauere Angaben über die Zahl der am und im Weiher überwinterten Grasfrösche fehlen. Einzig die Werte für den Winter 1980/81 sind abschätzbar, da der Seerosenweiher vor der Laichsaison 1981 entleert werden mußte. Tab. 3 gibt den wahrscheinlichen Grasfrosch-Bestand für das Frühjahr 1981 wieder.

Tab. 3. Geschätzter Grasfrosch-Bestand 1981.  
Estimated population size of Common Frog 1981.

	Entenweiher	Seerosenweiher	Beide Weiher
♂ ♂	420-480	1500-1700	1920-2180
♀ ♀	450-480	1500-1600	1950-2080

Das Geschlechterverhältnis ist nicht konstant. 1981 ergibt sich — je nach Berechnungsart — ein 1:1-Verhältnis oder ein Übergewicht der Weibchen. 1980 und 1982 dominieren die Männchen (Tab. 4). Auffallend sind die großen Differenzen zwischen Zuzug und Wegzug: 1981 fehlen im Wegzug, verglichen mit dem Zuzug, bis zu 60% der Tiere. Mögliche Ursachen werden in 5.1. diskutiert.

#### 4.2. Eierproduktion

Für alle weiteren Berechnungen, bei denen Weibchen-Zahlen benötigt werden, sollen die Mittelwerte aus Tab. 3 gelten.

Tab. 4. Geschlechterverhältnis an den Weihern.

Sex ratio at the two ponds.

1981\*: basiert auf den effektiven Bestandeszahlen; alle andern Werte basieren auf den Zahlen aus Tab. 2.

Jahr		Entenweiher	Secrosenweiher	Beide Weiher
% ♀ ♀	1981 *	52	50	50
	1980	41	42	42
	1981	59	51	53
	1982	36	38	37

#### 4.2.1. Gewicht der Weibchen

Die Laichwanderung 1981 läßt sich, getrennt durch einen Kälteeinbruch, in zwei Phasen unterteilen (Tab. 5). Die Tagesdurchschnitte der Weibchen-Gewichte der ersten Phase weisen keine signifikanten Differenzen auf ( $p > 0,05$ ). Dagegen gibt es einen bedeutsamen Unterschied zwischen der ersten und zweiten Periode ( $p < 0,005$ ): Die später zugezogenen Weibchen sind deutlich leichter. Da eine strenge Korrelation zwischen Gewicht und Anzahl Eier besteht (siehe Abb. 4), kann die Gewichts-differenz nicht nur mit einem erhöhten Substanzverlust oder später ankommenden Weibchen erklärt werden (zum Beispiel durch längere Zuzugsstrecke); die Spätzuzieher sind tatsächlich leichter und somit wahrscheinlich auch jünger. Ob sie später aus den Winterquartieren wegziehen als die schwereren Weibchen und/oder ob sie über weitere Distanzen zuziehen, kann nicht geklärt werden.

#### 4.2.2. Häufigkeitsverteilung der Weibchen-Gewichte

Die Häufigkeitsverteilung und die Gewichtsklassen sind in Abb. 1 dargestellt. Die Werte schwanken zwischen 22 und 100 g, mit einer Häufung im Bereich von 29 bis 70 g. Das Durchschnittsgewicht liegt bei  $50 \pm 14$  g.

Zwischen den beiden Weihern ist weder bei der Häufigkeitsverteilung noch beim Durchschnitt der Gewichte ein bedeutsamer Unterschied festzustellen ( $p > 0,5$ ). Dies ist insofern interessant, als sich die Körperlängen der frisch metamorphisierten Jungfrösche deutlich unterscheiden (siehe 4.3.6.).

#### 4.2.3. Laichgewicht

Der Zusammenhang zwischen Weibchen-Gewicht und Laichgewicht ist in Abb. 2 dargestellt. Je schwerer das Weibchen, desto schwerer seine Eimasse. Die Streuung ist bei schweren Weibchen größer als bei leichten. Der prozentuale Anteil des Laichgewichtes am Weibchen-Gewicht beträgt durchschnittlich  $34 \pm 5\%$ . Er schwankt stark zwischen 7 g (= 21%) und 35 g (= 49%). Der prozentuale Anteil des Laichgewichtes am Weibchen-Gewicht ist unabhängig vom Weibchen-Gewicht (Abb. 3).

Tab. 5. Tagesdurchschnitte der Gewichte der Weibchen.  
Daily average of weight of females.

März:	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.
Anzahl ♀ ♀ im Zuzug	10	4	243	139	391	466	243	78	3	5
Anzahl gewogener ♀ ♀			63	43	88	73				
Tagesdurchschnitt (in g)			52	52	52	51				
Standardabweichung (in g)			14	13	15	13				
März:	17.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	
Anzahl ♀ ♀ im Zuzug	13	8	14	44	188	27	4	4	19	
Anzahl gewogener ♀ ♀					45					
Tagesdurchschnitt (in g)					44					
Standardabweichung (in g)					12					

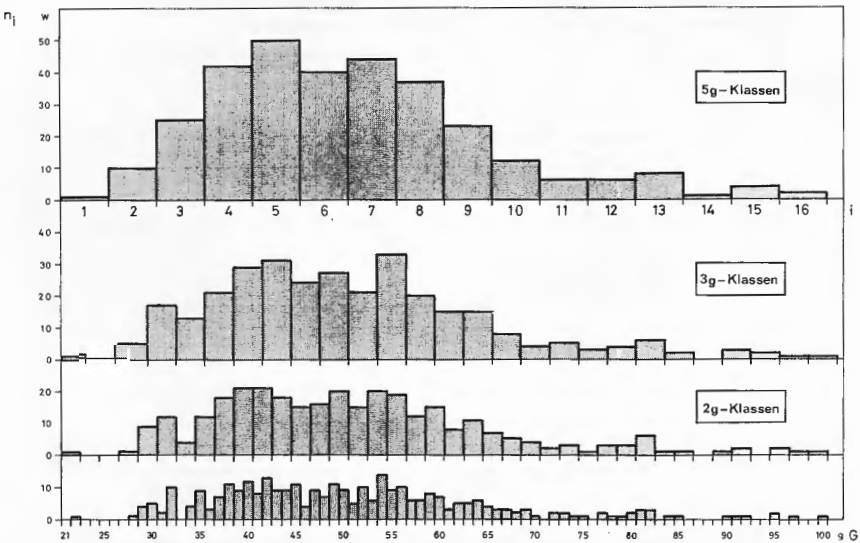


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung der Gewichte der Weibchen (G); Gewichtsklassen (i).  
Frequency distribution of weights of females (G); class intervals of weight (i).

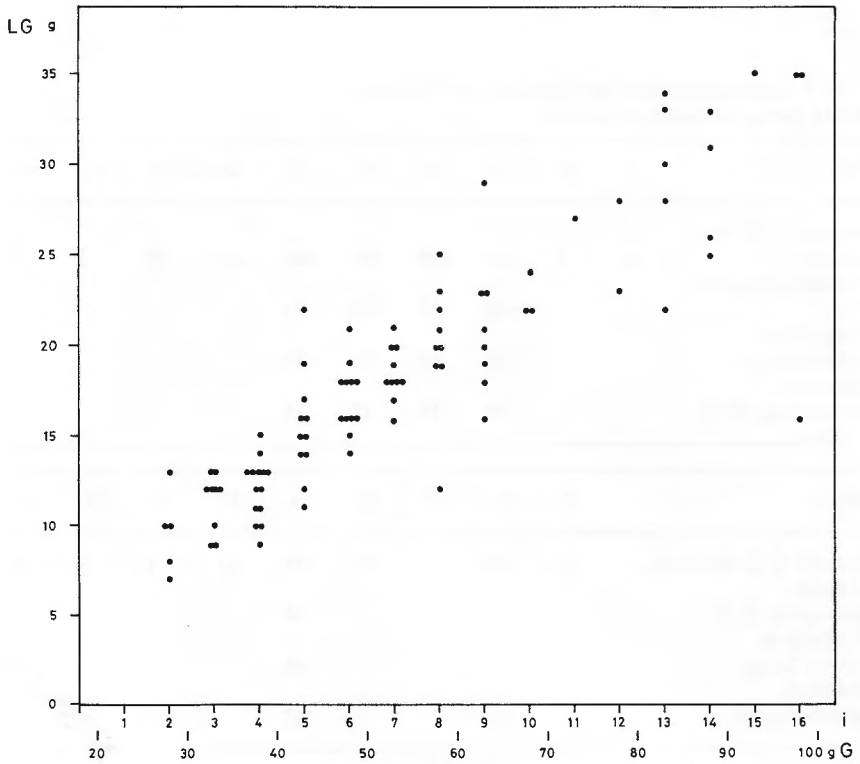


Abb. 2. Zusammenhang zwischen Laichgewicht (LG) und Weibchen-Gewicht (G).  
Correlation between weight of spawn (LG) and weight of females (G).

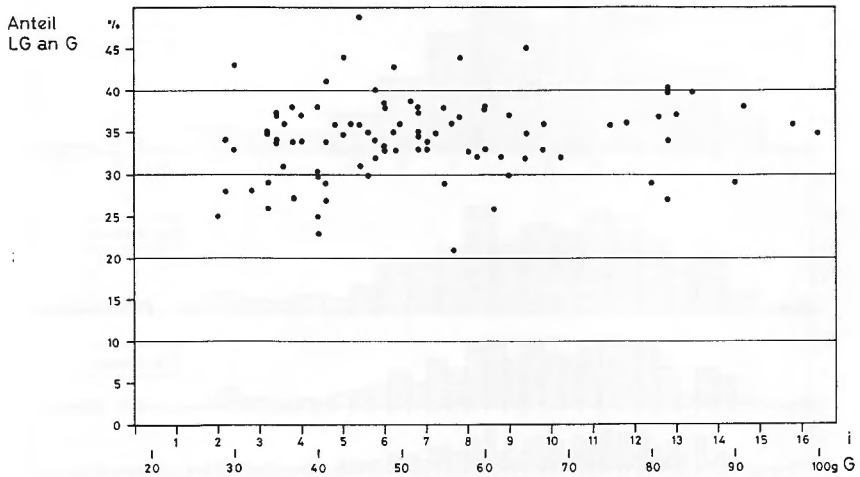


Abb. 3. Zusammenhang zwischen „Prozentualen Anteil des Laichgewichtes (LG) am Weibchen-Gewicht (G)“ und „Weibchen-Gewicht (G)“.  
Correlation between „percentage of weight of spawn (LG) per female (G)“ and „weight of female (G)“.



#### 4.2.4. Anzahl Eier

Es konnte eine recht große Genauigkeit beim Bestimmen der Anzahl Eier erreicht werden. Die Abweichung beträgt im Durchschnitt  $\pm 5\%$ . Ein 30 g schweres Weibchen hatte die geringste Anzahl Eier:  $739 \pm 34$  Eier; ein 82 g schweres die größte:  $2605 \pm 33$  Eier.

In Abb. 4 wird der Zusammenhang zwischen der Anzahl Eier und dem Weibchen-Gewicht gezeigt. Die Anzahl Eier nimmt mit dem Gewicht des Weibchens annähernd exponentiell zu.

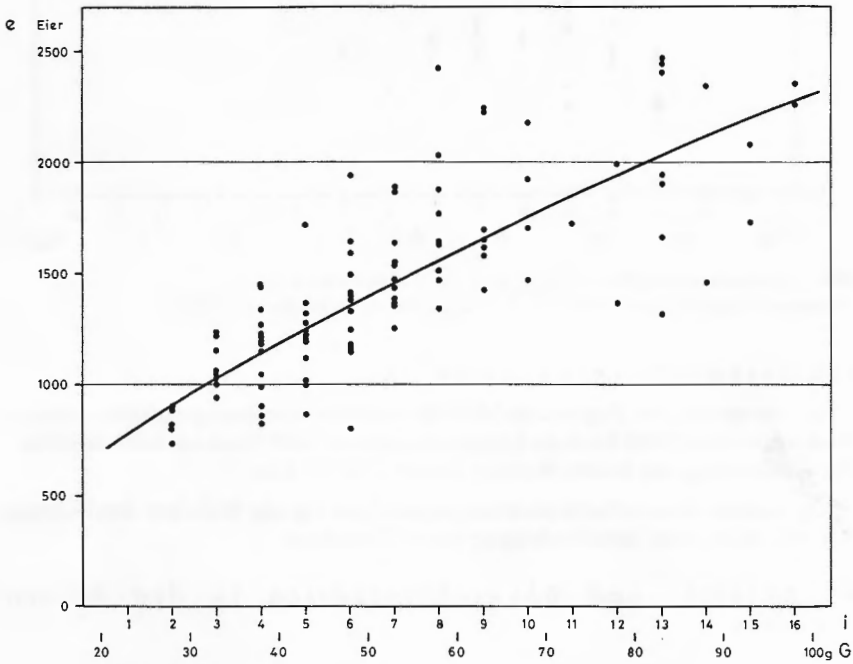


Abb. 4. Anzahl Eier (e) in Abhängigkeit der Gewichtsklasse (i).  
Number of eggs (e) associated with the class intervals of weight of females (i).

#### 4.2.5. Eidurchmesser

Bei starker Streuung ist eine Zunahme des Eidurchmessers mit steigendem Weibchen-Gewicht zu erkennen (Abb. 5). Die Durchmesser variieren zwischen 2,19 und 2,84 mm, bei einem Mittelwert von  $2,41 \pm 0,15$  mm (siehe aber Diskussion).

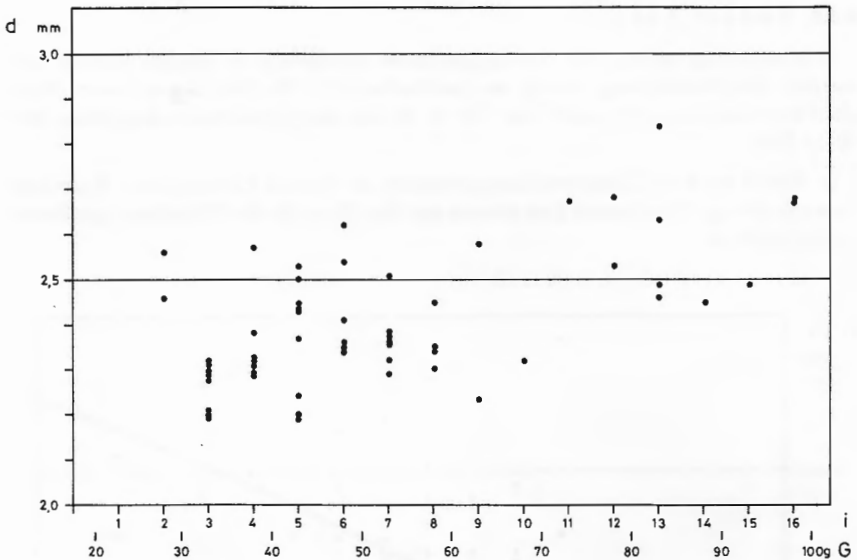


Abb. 5. Eidurchmesser (d) in Abhängigkeit der Gewichtsklasse (i).  
Diameter of eggs (d) associated with the class intervals of weight of females (i).

#### 4.2.6. Gesamt-Eierproduktion

Bei Anwendung der Regressions-Methode resultiert eine hochgerechnete Gesamt-Produktion von 655000 Eiern am Entenweiher und 2170000 Eiern am Seerosenweiher. Die Gesamtmenge an beiden Weihern beträgt 2825000 Eier.

Legt man die Gesamt-Eierproduktion zugrunde, so legt ein Weibchen durchschnittlich 1402 Eier (ohne Berücksichtigung seines Gewichtes).

### 4.3. Ablich- und Entwicklungsdaten in den beiden Weihern

#### 4.3.1. Ablichten

Geht man von der Annahme aus, daß jedes Weibchen einen Laichballen ablegt (HEUSSER 1970a; bestätigt durch eigene Ablichversuche), so sollte die Zahl der Ballen der Zahl der Weibchen entsprechen (Tab. 3). Die Anzahl tatsächlich gefundener Laichballen ist aber sehr viel niedriger: 245 Ballen am Entenweiher und 560 Ballen am Seerosenweiher.

Drei Laichstellen in den zwei Weihern werden bevorzugt. Sie werden alljährlich zuerst und am stärksten belegt (87% aller sichtbaren Ballen). Sind diese Stellen gefüllt, so werden die weniger günstigen Stellen belegt: in abschüssiger Lage oder in tiefem Wasser. Die bevorzugten Laichstellen dehnen sich immer mehr gegen das offene Wasser hin aus. Ist der Untergrund zu wenig strukturiert und/oder wird der Laich durch

den Wind abgedriftet, so sinken die Ballen nach dem Aufquellen langsam auf den Weiergrund. Dies führt zu sekundären Laichstellen in 1-2 m Tiefe. Aus der Tatsache, daß nur circa 50-60% der erwarteten Laichmenge gefunden wurde, muß man annehmen, daß der Anteil der abgesunkenen Eier beträchtlich ist. Dies hat Konsequenzen für die Überlebensrate der Larven.

An den zuerst belegten Laichstellen schlüpfen die Larven, bevor die letzten Grasfrösche im Gebiet abgelaiht haben. Trotzdem werden diese freigewordenen Laichstellen kein zweitesmal besetzt.

Die Bedeutung der Struktur des Untergrunds für die Attraktivität einer Laichstelle kann durch nachfolgende Beobachtung verdeutlicht werden: In früheren Jahren begann das Ablaihen an beiden Weihern gleichzeitig. 1981 fällt dagegen auf, daß am Entenweiher die ersten Laichballen (am 14.3.) erst 4 Tage nach Ablaihbeginn am Seerosenweiher gefunden wurden (am 10.3.), obwohl der Zuzug an beiden Weihern gleichzeitig einsetzte (am 9.3.). Der naheliegendste Grund ist die Struktur des Untergrundes an der Hauptlaichstelle im Entenweiher. Die Laichstelle wurde vor Beginn der Wanderung 5-30 cm tief ausgehoben, da sie vom Vorjahr her vollständig überwachsen war. Der Untergrund war danach laub- und pflanzenfrei. Als am 13.3. noch kein Laich abgelegt worden war, wurde der Boden mit Grasiegeln ausgelegt. Als Folge davon lagen dort bereits am nächsten Morgen 13 Ballen, zwei Tage später gar 150. Offenbar sind die Weibchen eher bereit, einen anderen Weiher aufzusuchen, als an einer nicht geeigneten Stelle abzulaichen. Dies belegen auch die Pendlerzahlen: Während vor der Umstrukturierung noch täglich bis zu 131 Weibchen pendelten, waren es danach noch höchstens 8, wenige Tage später sank die Zahl auf Null.

#### 4.3.2. Entwicklungsdauer der Eier

Die ersten Kaulquappen sind an den flachen Laichstellen im Seerosenweiher nach 13 Tagen (am 23.3.) und im Entenweiher nach 11 Tagen (am 25.3.) geschlüpft. An der zweiten Haupt-Laichstelle im Entenweiher, die wesentlich tiefer ist als die erste, brauchten die Larven 20 Tage (bis 5.4.). Diese Ergebnisse stimmen mit der Feststellung überein, daß der Entenweiher zwar tiefere Durchschnitts- und Maximaltemperaturen aufweist, daß aber die flachen Laichstellen etwa gleiche Werte erreichen.

#### 4.3.3. Schlupfraten

Die Versuche zur Ermittlung der Schlupfraten haben keine zuverlässigen Resultate ergeben (siehe Diskussion). Immerhin sind einige Tendenzen zu erkennen:

- Freiliegende, einzelne Laichballen haben eine höhere Schlupfrate als untergetauchte, gehäuft liegende Ballen.
- Die Schlupfrate variiert stark zwischen den verschiedenen Laichstellen. Höchste Werte erzielten freiliegende Laichballen an der flachen Haupt-Laichstelle im Entenweiher (91 %) bei einem Durchschnitt von 73 %, wogegen an der von den Grasfröschen ebenfalls immer zuerst benutzten Haupt-Laichstelle am Seerosenweiher die Überlebensrate bei nur 30 % lag, da große Teile trockengefallen waren. Eine andere Laichstelle am Seerosenweiher, die erst belegt wird, wenn die oben genannte gefüllt ist, weist eine Schlupfrate von 83 % auf. Die von den Fröschen bevorzugten Stellen sind also nicht unbedingt identisch mit jenen der höchsten Schlupfraten.

— Die Schlupfrate der sekundären Laichstelle des Entenweiher, das heißt der Weihergrund, ist noch relativ hoch (63%), diejenige des Seerosenweiher dagegen ist mit 16 % auffallend tief.

Eine Hochrechnung, basierend auf den durchschnittlichen Schlupfraten jeder Laichstelle, ergibt, daß rund 1 Million Larven überlebt haben (35 %).

#### 4.3.4. Metamorphoseraten

Die Überlebensraten der Kaulquappen in verschiedenen Stadien konnten nicht quantitativ erfaßt werden. Der Pegelstand des Entenweiher blieb während der ganzen Beobachtungszeit relativ konstant. Dagegen unterlag der Wasserstand des Seerosenweiher starken Schwankungen, so daß die flachen Laichstellen zeitweise trockenfielen. Dennoch wurden nur wenige vertrocknete Larven gefunden; die Tiere verließen die Flachstellen frühzeitig und hielten sich in den austrocknungssicheren Übergängen zum offenen Wasser hin auf. Trotzdem nahm die Zahl der Larven laufend ab. Bereits am 5.4. konnte ich in beiden Weihern nur noch vereinzelt Kaulquappen finden. Einzig in der Tiefe, an den sekundären Laichstellen, fing ich noch größere Mengen Larven. Am 25.4. fand ich trotz intensiven Beobachtens und systematischen Abfischens der Weiher mit Netzen nur noch 8 Larven im Entenweiher und 5 im Seerosenweiher.

An den Zäunen zählte ich schließlich 9 (Entenweiher) und 74 (Seerosenweiher) frisch metamorphosierte Jungfrösche (Tab. 6). Bezogen auf die anfängliche Laichmenge ergibt dies Metamorphoseraten von 0,001 % (Entenweiher) und 0,003 % (Seerosenweiher). 1980 zählte ich noch 5310 metamorphosierte Tiere am Entenweiher und 14692 Tiere am Seerosenweiher. Dies ergibt eine Rate für beide Weiher zusammen von 0,55 %.

Tab. 6. Daten frisch metamorphosierter Grasfrösche.  
Data of young individuals of the Common Frog after metamorphosis.

Parameter	Entenweiher	Seerosenweiher	Beide Weiher
Anzahl metam. Tiere	1980/1981 5310/9	1980/1981 14692/74	1980/1981 20002/83
Metamorphoserate (%)	0,52/0,001	0,57/0,003	0,55/0,003
Vermehrungsrate (%)	728/2	792/5	774/4
Entwicklungsdauer (Tage)	109/115	106/85	
Körperlänge (mm)	16,5/21,1 ± 2,4	13,3/16,3 ± 2,6	

#### 4.3.5. Entwicklungsdauer bis zur Metamorphose (Tab. 6)

Das erste metamorphosierte Tier wanderte 1981 am 3.6. vom Seerosenweiher ab (= 85. Tag nach dem ersten Ablaichen im Seerosenweiher). Der erste Jungfrosch verließ den Entenweiher erst am 7.7. (= 115. Tag nach dem ersten Ablaichen im Entenweiher). Im Jahr 1980 begann die Abwanderung an beiden Weihern fast gleichzeitig: Seerosenweiher am 12.6. (= 106. Tag), Entenweiher am 15.6. (= 109. Tag). Verglichen

mit 1980, ist die Entwicklungszeit 1981 am Seerosenweiher rund 20 Tage (= 20 %) kürzer. Die Daten vom Entenweiher lassen sich wegen der kleinen Zahlen von 1981 nicht vergleichen.

#### 4.3.6. K ö r p e r l ä n g e (T a b. 6)

Die verwandelten Frösche vom Entenweiher sind deutlich ( $p < 0,05$ ) größer als jene vom Seerosenweiher. Am letztgenannten konnte ich zudem eine leichte lineare Zunahme der Durchschnitts-Körperlänge im Laufe der Abwanderungsphase feststellen ( $r = 0,46$ ); für den Entenweiher liegen zu wenige Daten vor. Im Jahr 1980 habe ich nur an 3 Tagen Stichproben gemacht. Wiederum sind die Tiere vom Entenweiher größer als jene vom Seerosenweiher. Im Vergleich zu 1981 sind die Frösche 1980 auffallend kleiner.

#### 4.3.7. V e r m e h r u n g s r a t e (T a b. 6)

1981 ergaben sich Vermehrungsraten von 2 % (Entenweiher) und 5 % (Seerosenweiher). Im Jahre zuvor betrug sie noch 728 % (Entenweiher) und 792 % (Seerosenweiher).

### 5. D i s k u s s i o n

#### 5.1. G e n a u i g k e i t u n d A u s s a g e k r a f t d e r A m p h i b i e n z ä h l u n g

Die Zuzug- und Wegzugdaten divergieren oft so stark, daß sich die Frage nach der Genauigkeit und Aussagekraft der Zählmethode stellt. Folgende drei Ursachen (oder eine Kombination davon) für das Entstehen von Differenzen sind denkbar:

1. Beim Wegzug haben sehr viele Tiere die Absperrung unkontrolliert verlassen. (Sie konnten den Zaun nur auf dem Wegzug unkontrolliert passieren.) Bei den Weibchen wäre dies vorstellbar, da ein Überspringen beim Zuzug (Weibchen voll Laich) weniger wahrscheinlich ist als beim Wegzug. Bei den Männchen dagegen würde dies die große Differenz nicht erklären.

2. Die zugezogenen Grasfrösche sind während des Abblaus gestorben. Selbst wenn man davon ausgeht, daß die Mortalität in dieser Phase erhöht ist, erscheint ein Verlust von bis zu 60 % der Zuzugspopulation sehr hoch. Zudem wurden nur ganz vereinzelt tote Frösche in oder an den Weihern gefunden.

3. Viele Grasfrösche haben den Weiher und seine unmittelbare Umgebung nach dem Abblaus nicht mehr verlassen, sondern als Sommerquartier angenommen. Dies wäre die naheliegendste Möglichkeit. Unerklärlich bleibt aber der Umstand, daß innerhalb der Umzäunung und vor allem im Weiher selbst von Herbst bis Frühling fast keine überwinternden Tiere zu finden waren.

Es bleibt festzuhalten, daß die tatsächliche(n) Ursache(n) unbekannt ist (sind).

#### 5.2. P o p u l a t i o n s g r ö ß e u n d S c h w a n k u n g e n

Wie im Abschnitt 4.1. gezeigt wurde, kann man aus den Ergebnissen der Amphibienzählung nicht direkt auf die wahre Populationsgröße schließen. Trotzdem ist der

Weibchen-Bestand recht genau festzulegen (1981: Unsicherheit  $\pm 3\%$ ; Tab. 3). Somit sind alle von den Weibchen abhängigen Populationswerte nur mit einem geringen Fehler behaftet. Weniger genau sind die Männchen-Zahlen (Unsicherheit  $\pm 7\%$ ).

Vergleicht man die Zuzugzahlen der drei Jahre, so fallen die starken Schwankungen auf. Möglicherweise sind methodische Fehler mitverantwortlich für die Differenzen (siehe Zuzug-Wegzug-Differenz). Sicher spiegeln sie aber auch natürliche Schwankungen wider. Ein lokales Ereignis im Sommerquartier kann als Ursache für die Bestandesschwankungen ausgeschlossen werden, da sie ziemlich regelmäßig über alle Kessel (das heißt Herkunftsrichtungen) verteilt vorkommen.

BLAB (1978) schreibt: „Bei Spezies (Amphibien), welche die Wasserstellen nur für kurze Zeit zum Zwecke der Laichablage aufsuchen, wird die Populationsgröße v.a. durch die Beschaffenheit und Kapazität der Landaufenthaltssorte determiniert.“ Diese Folgerung scheint mir nicht zwingend zu sein. Wie aus verschiedenen Überlegungen der nachfolgenden Abschnitte hervorgeht, spricht einiges für die Annahme, daß Größe und Qualität des Laichgewässers die Populationsgröße bestimmen.

### 5.3. Geschlechterverhältnis

Das Geschlechterverhältnis variiert beträchtlich. In der Literatur werden verschiedene, stark voneinander abweichende Angaben gemacht.

GROSSENBACHER (1980) gibt einen Weibchen-Anteil von 36 % an, HEUSSER (1970a) einen solchen von 30 %. GROSSENBACHER (1980) hält ein reales 1:1-Verhältnis bei Eintritt der Geschlechtsreife und eine anschließende Verschiebung zugunsten der Männchen für möglich (höhere Mortalität bei Laichablage). Eine weitere Ursache könnte seiner Ansicht nach darin liegen, daß nicht alle Weibchen jedes Jahr das Laichgewässer aufsuchen. HEUSSER (1970a) erwähnt noch die Möglichkeit, daß eventuell die Weibchen ein Jahr später geschlechtsreif werden als die Männchen. GEISSELMANN et al. (1971) erhielten einen Anteil von 39,5 %. Da sie jedoch kurz vor und während des Abblaus Weibchen-Anteile von bis zu 51,4% fanden, halten sie eine Abweichung von 1:1-Verhältnis nicht für gesichert. Erst nach dem Abblaus steigt der Männchen-Anteil, da die Weibchen früher wegziehen. GROSSENBACHER (1980) weist auch darauf hin, daß ein 1:1-Verhältnis am Laichplatz auf eine Überalterung schließen lassen könnte.

Nicht auszuschließen ist allerdings auch die Möglichkeit, daß das ungewöhnliche Verhältnis — zumindest teilweise — aufgrund eines methodischen Fehlers zustande gekommen sein kann.

### 5.4. Gewicht der Weibchen

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung können nur mit vier anderen Arbeiten verglichen werden, da viele Autoren für ihre Populationen nicht das Gewicht, sondern die Körperlänge angeben (Tab. 7). Nach diesem Vergleich weisen die Weibchen des Reservates Buchloch ein mittleres Durchschnittsgewicht auf.

GROSSENBACHER (1980) vergleicht die Körperlängen-Angaben aus GEISSELMANN et al. (1971), HEUSSER (1970a), KOSKELA & PASANEN (1975) sowie LOMAN (1978) und

Tab. 7. Gewicht der Weibchen: Durchschnittswerte aus der Literatur.  
Weight of females: Mean values according to literature.

Arbeit	n	Durchschnitts- gewicht	Extremwerte	geogr. Breite	Höhe ü.M.
1a	37	67,8 ± 15,4 g	94,3 g	47°N	520 m
1b	574	37,0 ± 9,7	18,5 81,3	47	530
2	79	54,5	31 92	48	
3	16	48,8 ± 3,0	35,7 66,3	64	100
4	27	66,1 ± 16,8	40 97	50	
5	312	50 ± 14	22 100	48	340

n ... Anzahl untersuchter Weibchen

Arbeiten

1a GROSSENBACHER (1980): Belp, Schweiz

1b GROSSENBACHER (1980): Bremgartenwald, Schweiz

2 HOENIG (1966): Baden-Württemberg, BRD (Berechnung des Gewichtes s. Tab. 8)

3 KOSKELA & PASANEN (1975): Nordfinnland

4 KMINAK (1975): nordöstliche Slowakei

5 vorliegende Arbeit

kommt zu folgendem Ergebnis: „Die südschwedischen Grasfrösche bleiben offenbar am kleinsten, deutsche nehmen eine Mittelstellung ein, während Tiere aus Populationen in der Schweiz und Nordfinnland am größten werden (also in den Randgebieten des Artareals mit relativ rauhem Klima).“ Als Ergänzung zu obigen Literaturangaben wären noch die Resultate von KMINAK (1975) hinzuzufügen. Weibchen, die er untersuchte, messen im Durchschnitt 83,9 mm. Dies ist zugleich die größte gefundene Durchschnittslänge. Leider ist nicht bekannt, aus welcher Höhenlage diese Messungen stammen.

Die von GROSSENBACHER (1980) vertretene Theorie, daß Weibchen aus klimatisch ungünstigen Gebieten größer sind als solche aus gemäßigten, wird durch Untersuchungen von KOZLOWSKA (1971) unterstützt: Sie kommt zum Schluß, daß Weibchen aus Bergpopulationen größer sind als solche aus dem Tal.

Die sehr große Durchschnittslänge bei KMINAK (1975) stimmt mit den sehr hohen Durchschnittsgewichten aus derselben Arbeit überein. Auffallend ist dagegen bei der nordfinnischen Population (KOSKELA & PASANEN 1975), daß die Weibchen zwar groß, gleichzeitig aber eher leicht sind. Größe und Gewicht brauchen demnach nicht unbedingt zu korrelieren (vgl. HEMMER & KADEL 1972).

### 5.5. Laichgewicht

Aus der Tatsache, daß das Weibchen-Gewicht strenger mit dem Laichgewicht korreliert als mit dem Eidurchmesser oder der Anzahl Eier, läßt sich folgern, daß sowohl die Kombination „viele, aber leichte Eier“ als auch die Kombination „wenige, aber schwere Eier“ verwirklicht ist.

GROSSENBACHER (1980) gibt einen Laichgewicht-Anteil von 31,4 % an. HOENIG (1966) stellt einen solchen von 23 bis 44 % fest. Aus dem Durchschnittsgewicht der Weibchen vor und nach dem Ablichten läßt sich aus KOSKELA & PASANEN (1975) ein durchschnittliches Laichgewicht von 32% des Körpergewichtes errechnen. KOZLOWSKA (1971) gibt nur Laich- und keine Weibchen-Gewichte an, so daß keine prozentualen Anteile bestimmt werden können. Unsere Population liegt mit einem Anteil von 34 % ebenfalls im Bereich dieser Werte.

### 5.6. Anzahl Eier

Die mit der Volumen-Verdrängungs-Methode bestimmte Anzahl Eier pro Weibchen weist eine recht große Genauigkeit auf ( $\pm 5\%$ ). Die Präzision der Messung könnte noch erhöht werden durch Auszählen von mehr als 3 Teil-Laichballen, wobei aber gleichzeitig auch das Volumen des ganzen Laichballens mehr als einmal gemessen werden sollte.

Die in der Literatur gefundenen vergleichbaren Eieranzahlen sind in Tab. 8 zusammengestellt. Die Buchloch-Werte sind schwer einzuordnen. Vergleicht man Gebiete aus ähnlichen Breiten und Höhen, so produzieren unsere Weibchen weniger Eier als jene der erwähnten Populationen aus Baden-Württemberg (zum Vergleich: Buchloch: 54,5 g  $\hat{=}$  1489 Eier) oder Krakau. Etwa die gleiche Eierzahl hat die Population aus der Slowakei, allerdings bei viel höherem Durchschnittsgewicht. Ein hypothetisches Buchloch-Weibchen von 66,1 g würde 1713 Eier produzieren, also mehr als ein gleichschweres Tier aus der Slowakei. Die Angaben aus England und Nordfinnland (zum Vergleich: Buchloch: 48,8 g  $\hat{=}$  1374 Eier) liegen unter unserem Wert. Vergleicht man die Minimal-Zahlen, so liegt nur gerade die finnische Population tiefer. Die Maximalangaben liegen etwa im Rahmen der anderen Arbeiten, mit Ausnahme der Krakau-Population.

Tab. 8. Anzahl Eier pro Weibchen: Durchschnittswerte aus der Literatur.  
Number of eggs per female: Mean values according to literature.

Arbeit	n	G	$\bar{e}$	$e_{\min}$	$e_{\max}$	geogr. Breite	Höhe ü.M.
1	7	?	1329 $\pm$ 68	1067	1608	52°N	
2a	79	54.5	1858	1578	2679	48	
2b	79	54.5	2097	1578	2679	48	
3	27	66.1	1456 $\pm$ 82	1002	2489	50	
4	43	48.8?	1307 $\pm$ 46	652	1885	64	100
5a	19	?	2522 $\pm$ 164	1119	4390	50	200
5b	16	?	1880 $\pm$ 112	897	2670	50	1000
6	118	50	1431 $\pm$ 239	739	2605	48	340

G ... Gewicht der Weibchen,  $\bar{e}$  ... Durchschnittliche Anzahl Eier  
n ... Anzahl untersuchter Weibchen



## Arbeiten

- 1 COOKE (1975): Süd-England
- 2 HOENIG (1966): Baden-Württemberg, BRD
- 3 KMINAK (1975): nordöstliche Slowakei
- 4 KOSKELA & PASANEN (1975): Nordfinnland
- 5 KOZLOWSKA (1971): Polen
- 6 vorliegende Arbeit

## Bemerkungen

zu 1: 7 Ballen aus einem Weiher

2a:  $G$  Durchschnitt aus den Mittelwerten und der Häufigkeitsverteilung der  $G$ .  $\bar{e}$  aus  $\bar{e}_i$  (Durchschnittl. Eizahlen) und Häufigkeitsverteilung der  $G$ .

2b:  $G$  dito;  $\bar{e}$  als Durchschnitt aus allen  $\bar{e}_i$ .

3-5: Durchschnitt aus allen untersuchten Weibchen

4:  $G$  aus einer anderen Tabelle dieser Arbeit

5a: Krakau

5b: Chocholowska Valley

6: mittlerer Wert (Gewichtsklassen-Methode) aus HINTERMANN (1981, Tab. 31)

Nur die Arbeiten von KMINAK (1975) und HOENIG (1966) erlauben direkte Vergleiche zwischen der Eierproduktion einzelner Weibchen. Dabei zeigt es sich, daß die Weibchen aus der slowakischen Population fast durchwegs eine geringere, diejenigen aus Deutschland meist eine größere Anzahl Eier produzieren. Letzteres weist darauf hin, daß die geringe durchschnittliche Anzahl Eier pro Weibchen im Buchloch nicht die Folge eines übergroßen Anteils junger Weibchen an der Gesamtpopulation sein kann (was aus dem geringen Durchschnittsgewicht geschlossen werden könnte), sondern daß alle Weibchen im Vergleich zu Baden-Württemberg weniger Eier haben.

## 5.7. Eidurchmesser

Ein direkter Vergleich unserer Resultate mit den Literaturangaben ist schwierig, da die Eier vor dem Ausmessen längere Zeit in Alkohol konserviert werden mußten. Dadurch könnten sich die Maße verändert haben.

KOZLOWSKA (1971) gibt für die Krakauer Population einen Durchschnittswert von  $1,75 \pm 0,02$  mm (1,58-1,93 mm) und für jene aus dem Chocholowska Valley einen solchen von  $1,98 \pm 0,03$  mm (1,76-2,24 mm) an. KOSKELA & PASANEN (1975) haben für ihre Eier einen Durchmesser von  $1,99 \pm 0,03$  mm (1,79-2,34 mm) errechnet. Die Buchloch-Population liegt mit durchschnittlich  $2,41 \pm 0,14$  mm (2,19-2,84 mm) deutlich über all diesen Werten (siehe jedoch oben). Die genannten Autoren nehmen einerseits eine positive Korrelation zwischen Körperlänge und Eidurchmesser, andererseits aber eine negative Korrelation zwischen mildem Klima und Eidurchmesser an: je größer geogr. Breite und Höhe, desto größer die Eier; große Eier ergeben größere Larven und damit bessere Überlebenschancen in kalten Gebieten.

## 5.8. Zusammenfassen der Vergleich zu anderen Untersuchungsgebieten

Bei den Weibchen der Buchloch-Population nehmen mit dem Weibchen-Gewicht auch das Laichgewicht, die Anzahl Eier und der Eidurchmesser zu. Diese Feststellung

stimmt mit den Literaturangaben überein: HOENIG (1966), KOSKELA & PASANEN (1975) und KOZLOWSKA (1971). Wie die vorangehenden Betrachtungen gezeigt haben, ist es nicht einfach, verschiedene Gebiete miteinander zu vergleichen. Sicher sind die Zusammenhänge zwischen Weibchen-Gewicht und Laichgewicht, Anzahl Eier oder Eidurchmesser — wie GROSSENBACHER (1980), KOSKELA & PASANEN (1975) und KOZLOWSKA (1971) sie formulierten — prinzipiell richtig. Doch gilt dies nur für Populationen aus „typischen“ Gebieten der betreffenden Gegenden. Bei jedem Vergleich von Populationswerten muß man auf die lokalen mikroklimatischen und populationsdynamischen Unterschiede achten. Sie können zu beträchtlichen Abweichungen führen.

So kann, allein anhand der Weibchen-Gewichte und Laichparameter, die Buchloch-Population als zu keinem bestimmten Gebietstyp eindeutig zugehörend bezeichnet werden.

### 5.9. Laichablage an den Weihern

Auf die große Bedeutung des Untergrundes für die Laichablage, wie sie in dieser Arbeit zum Ausdruck kommt, haben bereits BLAB (1978) und HEUSSER (1961) hingewiesen. Damit soll selbstverständlich nicht gesagt werden, daß der Faktor „strukturierter Untergrund“ der auslösende sei. Entscheidend ist wahrscheinlich ein ganzes Gefüge von Einzelfaktoren. Eine wichtige Rolle spielen dabei auch die Kollektivstimmung (vgl. HEUSSER 1961) und bereits vorhandene Gelege (vgl. zum Beispiel HOWARD 1980). So ließ sich öfters beobachten, daß neu ankommende Paare an jenen Stellen ablaichen, an denen bereits Ballen liegen oder an denen noch abgelaiht wird, und zwar selbst dann, wenn daneben gleichwertige (subjektiv gesehen, aus unserem Verständnis heraus) leere Stellen vorhanden waren. Dies führt zu „Überbelegungen“ von Laichstellen und in der Folge zum Abdriften von Laichballen.

Das Verhalten, das dazu führt, daß frei werdende Laichstellen (durch Schlüpfen der ersten Kaulquappen) kein zweites Mal benutzt werden, erscheint sinnvoll. Die jüngeren Kaulquappen wären wahrscheinlich durch Crowding-Effekte — ausgehend von älteren Tieren — stark benachteiligt.

Interessant ist das Abdriften der Laichballen und vor allem dessen Ausmaß. Es stellt sich die Frage, ob bei Schätzungen des Grasfrosch-Bestandes anhand gefundener Laichballen, wie sie in der Literatur oft angegeben werden, die Tatsache mitberücksichtigt wurde, daß ein Großteil der Ballen nach dem Ablaihen absinken kann und nicht mehr zu sehen ist.

### 5.10. Schlupfraten

Die Methode zur Ermittlung der Schlupfraten hat sich nur teilweise bewährt. Ein erstes Problem ist das Bestimmen des Versuchsendes: Bricht man zu früh ab, so haben sich die inneren Eier noch nicht fertig entwickelt und können nicht von den abgestorbenen unterschieden werden. Bricht man zu spät ab, so zersetzt sich das tote Material, und einzelne abgestorbene Eier und Larven können nicht mehr ausgezählt werden. Das zweite Problem ist die Maschenweite: Ist sie zu groß, entkommen die Larven, ist sie zu eng, so veralgeln sie, und kein Wasser kann mehr zirkulieren.

Aus der Literatur liegen nur zwei Vergleichswerte für den Grasfrosch vor: BRAND & GROSSENbacher (1979) und KMINAK (1975). Beide geben Schlupfraten von 95 % und mehr an. Auch solche von anderen Amphibienarten liegen fast durchwegs über 90 %: HERREID & KINNEY (1966), KADEL (1975), LICHT (1973) und VIERTEL (1980). Es ist allerdings zu beachten, daß es sich dabei zum Teil um Laborarbeiten handelt.

Sieht man von methodischen Fehlern ab, so wird diese Rate auch im Buchloch an einigen idealen Laichstellen erreicht (wobei der Ausdruck „ideal“ nicht genau definiert werden kann; er müßte wahrscheinlich umfassen: geringe Laichballendichte, konstanter Wasserpegel, Oz-Reichtum, geringe Prädation; siehe unten).

GUYETANT (1966, 1975) hat den Zusammenhang zwischen der Mortalität und der Lage eines Laichballens sowie der Mortalität und der Menge der Laichballen untersucht. Er kommt zum Schluß, daß Ballen aus unteren Schichten und Eier aus zusammengedrängten Eimassen eine wesentlich höhere Sterblichkeit aufweisen (im letzten Fall soll die Mortalität bis 30 % betragen; Ursachen werden nicht erwähnt). Die durchwegs höheren Schlupfraten aus den Gestell-Versuchen ( $\hat{=}$  freiliegenden Laichballen) gegenüber den Sack-Versuchen ( $\hat{=}$  untergetauchten Laichballen) lassen den gleichen Schluß zu.

Prädation als Todesursache ist in unseren Versuchen ausgeschlossen. Unter natürlichen Bedingungen mag dieser Faktor bedeutend sein (HEUSSER 1970b, HEUSSER & SCHLUMPF 1971). Einen großen Einfluß könnten im Buchloch Stockenten haben, die sich jedes Frühjahr im Reservat aufhalten. Sie gründeln häufig an den Haupt-Laichstellen. Ob sie dabei allerdings Laich fressen, ist nicht zu beweisen. Der Einfluß von Enten auf Amphibien kleiner Gewässer ist bis heute leider noch wenig untersucht. SZIJJ (1965) hat nachgewiesen, daß Stockenten im Frühling Amphibienlaich, Larven und Frösche fressen. In diesem Zusammenhang könnten die zu den sekundären Laichstellen abgedrifteten Ballen für die Grasfrosch-Population von großer Bedeutung sein. Sie unterliegen nicht der Prädation durch Enten, müssen dafür tiefere Temperaturen und geringere Oz-Werte ertragen.

Viele Arbeiten haben sich mit Crowding-Mechanismen befaßt, allerdings fast ausschließlich an geschlüpften Kaulquappen (GUYETANT 1975, BRAND & GROSSENbacher 1979, POURBAGHER 1967, 1969, RICHARDS 1958, 1962, ROSE 1960, ROSE & ROSE 1961, WEST 1960 und andere). Ein einfacher Versuch, der im Frühling 1980 durchgeführt wurde, läßt die Vermutung zu, daß Crowding-Effekte bereits im embryonalen Stadium wirken könnten. Weitere Versuche werden notwendig sein.

## 5.11. Überlebensraten der Kaulquappen

In diesem Abschnitt sollen mögliche Todesursachen der Kaulquappen diskutiert werden. Obwohl ich die Überlebensraten der Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien nicht untersuchen konnte, muß man annehmen, daß die Hauptursache für die extrem tiefe Metamorphoserate von 1981 in einer sehr hohen Mortalität der Grasfrösche im Kaulquappenstadium zu suchen ist. Da die Mortalitätsrate von 1980 wesentlich niedriger liegt als 1981, muß man auf Unterschiede zwischen den beiden Jahren achten.

Das Entleeren und Entfernen von Schlamm aus dem Seerosenweiher (Winter 1980/81) könnte einen Einfluß auf die Überlebensrate der Kaulquappen gehabt haben. Dies würde aber nicht die hohe Sterblichkeit im Entenweiher erklären. Das gleiche gilt für die starken Pegelstand-Schwankungen im Seerosenweiher; sie erklären nicht die Situation im anderen Weiher. Klimatische Veränderungen wären denkbar, aber nicht beweisbar. Es bleibt als naheliegendste abiotische Erklärung die Einleitung von Jauche in die Weiher im Jahr 1981. Wiederholt wurden sehr hohe Ammonium- und Nitrit-Gehalte im Zufluß gemessen (HINTERMANN 1981). Gegen diese Theorie spricht einerseits die Tatsache, daß diese Einleitungen laut Verursacher auch in früheren Jahren stattgefunden haben sollen, und andererseits der Umstand, daß die Erdkröten, die im Entenweiher vorkommen, 1981 sehr hohe Überlebensraten aufwiesen. Prädation kann unter normalen Bedingungen die Haupt-Todesursache von Larven sein. Laut KADEL (1975) wurden in seiner Untersuchung 84 % aller Larven gefressen. Wiederum, wie bereits bei den Eiern, könnten die Enten eine wichtige Rolle spielen. Unverständlich ist aber, wieso dieser Einfluß 1981 so viel größer gewesen sein soll als 1980, sind doch keine feststellbaren Veränderungen eingetreten. Als letzte denkbare Ursache kämen Crowding-Effekte in Frage. Es ist aber höchst unwahrscheinlich, daß sie sich derart stark auswirken, daß praktisch sämtliche Nachkommen sterben. Zudem können sie nicht den Unterschied zwischen den Metamorphoseraten der beiden Jahre erklären (1980: mehr Laich und trotzdem höhere Metamorphoserate). Allerdings ist es denkbar, daß Crowding-Effekte tatsächlich wirksam sind. BRAND & GROSSENBACHER (1979) und weitere Autoren geben für Laborversuche eine Grenzdichte von 5 Larven je Liter Wasser an. Höhere Dichten führen beispielsweise zu Veränderungen in der Größe und Entwicklungszeit der metamorphosierten Tiere.

Selbst wenn diese Laborversuche nur unter größten Vorbehalten mit dem Freiland vergleichbar sind, kann man doch feststellen, daß die Dichten in den Buchloch-Weihern wesentlich über diesen Werten liegen: auf die gesamten Weihervolumen bezogen 9-18 Tiere je Liter; auf die Laichstellen bezogen 200-300 Tiere je Liter. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Ursachen für die extrem tiefen Metamorphoseraten von 1981 nicht eruiert werden können. Denkbar ist eine Kombination verschiedener ungünstiger Einflüsse.

#### 5.12. Metamorphose- und Vermehrungsraten

Vergleichswerte aus anderen Populationen sind kaum vorhanden, so daß es schwerfällt, die Ergebnisse zu ordnen. Eine Untersuchung hat WIJANDS (1972) gemacht: Die Metamorphoseraten seiner Grasfrösche lagen unter 10 % (keine Angaben über die Größe der Population). RYSZKOWSKI & TRUSZKOWSKI (1975) haben die Metamorphoseraten von *Rana temporaria* und *R. arvalis* zusammen bestimmt: 12,1-15,5 %. (Weitere Arbeiten: HERREID & KINNEY 1966 für *R. sylvatica* unter 10 %; LICHT 1973 für *R. aurora* und *R. pretiosa* unter 1 %; KADEL 1975 für *Bufo calamita* 0,3 %; VIERTTEL 1978: Vermehrungsrate für *B. bufo* 700-4900 %.) Sicher hängt die Metamorphoserate von der Populationsgröße ab. Je größer die Grasfrosch-Dichte, desto kleiner dürfte die Rate sein.

Unter der Voraussetzung, daß 1980 ein normales Jahr ohne besondere Ereignisse war (wie zum Beispiel Jaucheeinleitung), muß man aus der Vermehrungsrate schließen, daß

die Population an ihrer oberen Grenze angelangt ist. Nimmt man nämlich vereinfachend an, daß jedes Jahr 50 % der Tiere eines jeden Jahrganges sterben (vgl. HEUSSER 1970a), so wären von den 20000 frischverwandelten Fröschen des Jahres 1980 im Jahre 1983 (Eintritt der Geschlechtsreife) noch 2500 am Leben. Davon sei die Hälfte (= 1250) Weibchen. Diese Zahl entspricht ziemlich genau der Hälfte der 1980 zugezogenen Weibchen, also derjenigen Anzahl, die 1980 gestorben sind. Somit reicht die Vermehrungsrate von 1980 gerade zur Deckung des natürlichen Abganges des gleichen Jahres. Die Populationsgröße stagniert. 1981 nimmt die Abundanz, nach den gleichen Überlegungen, ab. Von den 84 wegziehenden Jungfröschen werden im Jahr der ersten Geschlechtsreife noch 5 Weibchen leben. Um 50 % der Weibchen-Population von 1981 zu ersetzen, brauchte es aber rund 1000 Weibchen.

Interessant sind im Zusammenhang mit den Vermehrungsraten der Grasfrösche diejenigen der Erdkröten: 1980 betrug sie 161 % (Entenweiher 5 %, Seerosenweiher 242 %). 1981 dagegen waren es 2635 % (EW: 18 %, SW 3721 %). Ob zwischen den Vermehrungsraten der beiden Arten ein Zusammenhang besteht (zum Beispiel über Nahrungskonkurrenz), kann hier nicht diskutiert werden.

### 5.13. Entwicklungsdauer

Die Entwicklungszeit der ersten metamorphosierten Frösche am Seerosenweiher ist 1981 kürzer als 1980. Dies scheint ein Widerspruch zum Ergebnis von BRAND & GROSSENBACHER (1979) zu sein, die feststellen, daß die Entwicklungsdauer mit steigender Larvenkonzentration zunimmt. Es wäre aber denkbar, daß der die Entwicklung beschleunigende Faktor von 1980 (hohe Larvenkonzentration) im darauffolgenden Jahr durch die erhöhte Durchschnittstemperatur überkompensiert wurde.

BRAND & GROSSENBACHER (1979) haben die Entwicklungszeiten aus der Literatur zusammengestellt. Aus diesen Daten ergibt sich ein gemittelter Bereich für die Grasfrosch-Entwicklung von 69-98 Tagen bei einem Mittelwert von 81 Tagen. Selbst wenn man das vielleicht verfälschte Resultat vom Entenweiher von 1981 wegläßt, liegen unsere Werte über dem Durchschnitt, mit einer Ausnahme sogar über dem oberen Wert des Bereiches. Die 85 Tage Entwicklungszeit am Seerosenweiher von 1981 (kürzeste Dauer im Buchloch) werden als Tiefstwerte nur noch in einer Untersuchung aus den Nordalpen (ZSCHOKKE 1900) und in einer vom Lac d'Anglade (2170 m ü. M.) (ANGELIER & ANGELIER 1968) angegeben. 106 oder 109 Tage liegen bereits an der obersten Grenze aller Literaturangaben. SAVAGE (1961) zählte in Großbritannien maximal 105 Tage, KOSKELA & PASANEN (1975) fanden in Nordfinnland einen Maximalwert von 112 Tagen, und ANGELIER & ANGELIER (1968) am Lac inf. d'Estibère (2120 m ü. M.) einen solchen von 105 Tagen (alle Angaben zitiert aus BRAND & GROSSENBACHER 1979).

Beim Vergleich dieser Entwicklungszeiten ist zu berücksichtigen, daß nicht alle zitierten Autoren den Zeitpunkt der Abwanderung genau definieren; ein Vergleich ist also nur bedingt möglich. Zudem stimmt in vorliegender Arbeit die ermittelte Entwicklungszeit nicht mit der effektiven überein, da sich viele frisch metamorphosierte Tiere vor dem Abwandern noch eine gewisse Zeit am Weiher aufhalten. Da sie hier wohl auch Nahrung aufnehmen, könnte dies die erstaunlich hohen Werte der Körperlängen der abwandernden Tiere erklären.

#### 5.14. Körperlänge der metamorphosierten Tiere

Die Körperlänge frisch metamorphosierter Tiere stimmt 1980 etwa mit jenen aus HEUSSER (1970a: 13-15 mm) und LOMAN (1976: 14,3 mm) überein. Die Werte von 1981 liegen weit darüber. Sie sind aber wahrscheinlich auch nicht typisch (siehe unten).

Die Tatsache, daß die metamorphosierten Tiere des Entenweiher größer sind und weniger streuen als jene des Seerosenweiher, stimmt mit den Befunden aus der Literatur überein (zum Beispiel BRAND & GROSSENBACHER 1979): Larven in kälterem Wasser werden größer. Die Größenunterschiede sind hier sicher keine Folge verschieden großer Eier (KOSKELA & PASANEN 1975, KOZLOWSKA 1971), sondern einzig auf unterschiedliche ökologische Bedingungen in den beiden Weihern zurückzuführen.

Die Größenunterschiede zwischen den beiden Jahren könnten eine Folge der unterschiedlichen Larvendichte sein. Laut BRAND & GROSSENBACHER (1979) nimmt die Größe der Kaulquappen mit zunehmender Larvendichte ab; 1980 waren die Nachkommen bei höherer Dichte kleiner.

#### 6. Dank

Diese Studie wurde durch einen Beitrag der „Basler Stiftung für biologische Forschung“ ermöglicht, der an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

Neben vielen anderen, die mir bei dieser Arbeit behilflich waren, möchte ich ganz besonders Prof. Dr. U. RAHM und Dr. K. GROSSENBACHER für ihre wertvolle und kompetente Beratung danken, Dr. M. BUSER für die Erstellung der Computer-Programme sowie CLAUDIA GRABER, RETO SUTER und DARIUS WEBER für ihre Mitarbeit am Amphibien-Projekt.

#### 7. Zusammenfassung

Die vorliegende Untersuchung, durchgeführt in einem Naturschutzgebiet bei Basel (Schweiz), befaßt sich mit drei Problemstellungen:

- Aufbau der Grasfrosch-Population,
- Schwankungen der Populationswerte während dreier Jahre,
- Mögliche Zusammenhänge derselben mit der Ökologie der Weiher.

Durch Amphibienzählungen mittels eines Zaunes wurden Abundanz, Geschlechterverhältnis, Verteilung der Weibchen-Gewichte, Metamorphose- und Vermehrungsraten bestimmt. In zusätzlichen Untersuchungen wurden bestimmt: Anzahl Eier pro Weibchen, Anteil des Laichgewichtes am Weibchen-Gewicht, Eidurchmesser, Gesamt-Eierproduktion im Reservat, Schlupfraten und Überlebensraten der Kaulquappen.

#### 8. Schriften

- ALTERMATT D. & U. HINTERMANN (1976): Planung und Bau eines Amphibienreservates. — Schweizer Jugend forscht, Winterthur, 10. Wettbewerb, Verfielfältigung, 95 S.
- ANGELIER, E. & M.-L. ANGELIER (1968): Observations sur le développement embryonnaire et larvaire de *Rana temporaria* L. — Anns Limnol., Toulouse, 4 (1): 113-131.
- BLAB, J. (1978): Untersuchungen zu Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. — Schriftenr. Landschaftspf. Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, Heft 18: 1-141.
- BRAND, M. & K. GROSSENBACHER (1979): Untersuchungen zur Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von *Triturus a. alpestris*, *Bufo b. bufo* und *Rana t. temporaria* aus Populationen verschiedener Höhenstufen in den Schweizer Alpen. — Diss. Univ. Bern, 260 S.

- COOKE, A. S. (1975): Spawn clumps of the Common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability. — Brit. J. Herpet., London, 5 (5): 505-509.
- GEISSELMANN, B., R. FLINDT & H. HEMMER (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* und *Rana dalmatica*. — Zool. Jb. Syst., Jena, 98: 521-568.
- GROSSENBACHER, K. (1980): Beitrag zur Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*), nebst Bemerkungen zur Erdkröte (*Bufo bufo*). — Jb. naturh. Mus. Bern 7: 177-193
- GUYETANT, R. (1966): Observations écologiques sur les pontes de *Rana temporaria* dans la région de Besançon. — Anns scient. Univ. Besançon 3: 12-18.
- (1975): Etude des interactions intraspécifiques chez les têtards de quelques amphibiens anoures — conséquences physiologiques —. — Thèse Univ. Besançon, 190 S.
- HEMMER, H. & K. KADEL (1972): Untersuchungen zur LaichgröÙe nebst Bemerkungen zur Populationsdynamik der Kreuzkröte und der Wechselkröte. — Zool. Beitr. Berlin (n. F.) 17: 325-337.
- HERRED, C. F. & S. KINNEY (1966): Survival of Alaskan Woodfrog (*Rana sylvatica*) larvae. — Ecology, Brooklyn etc., 47: (6): 1039-1041.
- HEUSSER, H. (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Revue suisse Zool., Genève, 68 (1): 1-39.
- (1970a): Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. — Salamandra, Frankfurt/M., 6: 80-87.
- (1970 b): Laich-Fressen durch Kaulquappen als mögliche Ursache spezifischer Biotoppräferenzen und kurzer Laichzeiten bei europäischen Froschlurchen. — Oecologia, Berlin etc., 4: 83-88.
- HEUSSER, H. & H.U. SCHLUMPF (1971): Elritzen fressen gezielt Kaulquappen. — Aquar.- u. Terrar.-Z., Stuttgart, 24: 29-31.
- HINTERMANN, U. (1981): Beitrag zur Populationsbiologie des Grasfrosches (*Rana temporaria* L.). — Diplomarbeit Universität Basel, 158 S.
- HOENIG, J. (1966): Über Eizahlen bei *Rana temporaria*. — Salamandra, Frankfurt/M., 2(3): 70-72.
- HOWARD, R.D. (1980): Mating behaviour and mating success in Woodfrogs, *Rana sylvatica*. — Anim. Behav., London, 28: 705-716.
- KADEL, K. (1975): Studien zur gegenseitigen Wachstumsbeeinflussung bei Larven von *Bufo calamita*, *Bufo viridis* und *Bufo bufo* im Hinblick auf ihre ökologische Bedeutung. — Diss. Gutenberg-Univ. Mainz, 133 S.
- KMINAK, M. (1975): Zur Frage der Eierproduktion bei der Art *Rana temporaria*. — Biológia, Bratislava, 30(5): 375-382.
- KOSKELA, P. & S. PASANEN (1975): The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria*, in northern Finland. — Aquilo, Ser. Zool., Oulu, 16: 1-12.
- KOZLOWSKA, M. (1971): Differences in the reproductive biology of mountain and lowland common frogs, *Rana temporaria*. — Acta biol. cracov., Ser. Zool., Kraków, 14: 17-32.
- LICHT, L.E. (1973): Survival of embryos, tadpoles, and adults of the frogs *Rana aurora* and *Rana pretiosa* sympatric in southwestern British Columbia. — Can. J. Zool., Ottawa, 52: 613-627.
- LOMAN, J. (1976): Growth in *Rana temporaria* and *R. arvalis*. — Norw. J. Zool., Oslo, 24: 232-233.
- (1978): Growth of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in South Sweden. — Ekol. pol., Warszawa, 26(2): 287-296.
- POURBAGHER, N. (1967): Sur l'effet de groupe chez les têtards de divers Amphibiens. — C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris, 265 D:1244-1247.
- (1969): Etude expérimentale de l'effet de groupe chez les têtards de batraciens. — Revue Comportement Anim., Paris, 3: 75-119.

- RICHARDS, C. M. (1958): The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles. — *Physiol. Zool.*, Chicago, **31/32**: 138-151.
- (1962): The control of tadpole growth by algalike cells. — *Physiol. Zool.*, Chicago, **35**: 285-296.
- ROSE, S. M. (1960): A feedback mechanism of growth control in tadpoles. — *Ecology*, Brooklyn etc., **41**(1): 188-199.
- ROSE, S. M. & F.C. ROSE (1961): Growth-controlling exudates of tadpoles. — *Symp. Soc. Exp. Biol. London* **15**: 207-218.
- RYSZKOWSKI, L. & J. TRUSZKOWSKI (1975): Estimation of Abundance and Biomass of Transformed Amphibians in a Field Pond. — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II Sér. Sci. biol.*, Varsovie, 109-114.
- SAVAGE, R. M. (1961): The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria*). — London (Pitman), 221 S.
- SZIJJ, J. (1965): Ökologische Untersuchungen an Entenvögeln. — *Schweiz. Vogelwarte*, Sempach, **23**: 24-71.
- VIERTEL, B. (1978): Populationsökologische Untersuchungen an Erdkrötenlarven (*Bufo bufo*). — *Diss. Gutenberg-Univ. Mainz*, 68 S.
- (1980): Überlebensraten und Mortalität bei Erdkrötenlarven (*Bufo bufo*) im Freiland. — *Salamandra*, Frankfurt/M., **16**: 19-37.
- WEST, L.B. (1960): The nature of growth inhibitory material from crowded *Rana pipiens* tadpoles. — *Physiol. Zool.*, Chicago, **33**: 232-239.
- WIJANDS, H.E. J. (1972): Mortality of *Rana temporaria* and *Rana arvalis* larvae.— *Neth. J. Zool.*, Leiden, **22**(2): 224-225.
- ZSCHOKKE, F. (1900): Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. — Zürich, 400 S.

Eingangsdatum: 28. November 1983

Verfasser: URS HINTERMANN, Talackerstraße 23, CH-4153 Reinach, Schweiz.