

Übersetzung der Arbeit „GAD DEGANI, ELLA SELA, ZALMEN HENKIN, SIGAL KOREM, TALİ GOLDBERG & MICHAEL R. WARBURG (2007): Movement to rock pool hole breeding sites of *Salamandra infraimmaculata* during colonization of new breeding places in xeric habitats. – Salamandra, Rheinbach, 43(2): 71-76“.

Wanderung zu Wasserlöchern bei *Salamandra infraimmaculata* während der Kolonisierung neuer Fortpflanzungsgewässer in xerischen Lebensräumen

Zusammenfassung: Fortpflanzungsorte in xerischen Lebensräumen am Südrand der Verbreitung von *Salamandra infraimmaculata* wurden über einen Zeitraum von 30 Jahren beobachtet. Die Art bedient sich einer großen Vielfalt von Fortpflanzungsgewässern, darunter Kessel, Quellen, Tümpel und Flüsse, in denen zu verschiedenen Jahreszeiten Wasser zur Verfügung steht. Die vorliegende Untersuchung beschreibt ungewöhnliche Fortpflanzungsorte, die noch nie zuvor für Amphibien belegt worden sind. *Salamandra infraimmaculata* sucht diese Fortpflanzungsorte auf, um dort Larven abzusetzen. Diese entwickeln sich dort, schließen ihre Metamorphose ab, aber da weder erwachsene noch juvenile Salamander diese Gewässer verlassen können, sterben sie schließlich alle.

Schlagwörter: Amphibia, Salamandridae, Migration, Fortpflanzungszyklus, Israel.

Einleitung

Salamandra infraimmaculata bewohnt verschiedene isolierte Habitate im Norden Israels. Eine der Populationen ist am Mount Meron konzentriert, kommt jedoch auch im Carmel-Gebirge und den Gebieten Segev und Tefen im westlichen Galiäa vor. Eine zweite Population hat ihren Kern bei Tel Dan, wird aber auch im nordöstlichen Teil des Landes gefunden (VEITH et al. 1992, DEGANI 1996). Schwankungen im Fortpflanzungszyklus von *S. infraimmaculata* werden nicht nur von der weiten geographischen Verbreitung der verschiedenen Unterarten beeinflusst, sondern auch durch die Verschiedenheit von Umweltfaktoren in den einzelnen Habitaten (siehe DEGANI 1996). Viele von diesen sind unvorhersehbar, und Wasser steht nur während einiger Monate des Jahres zur Verfügung (z. B. DEGANI & KAPLAN 1999). GRINNELL (1917) definierte die ökologische Nische als die Summe aller Orte, an denen Organismen der gleichen Art leben können (GRIFFITHS 1997a, b). Darin eingeschlossen sind sowohl das physikalische Umfeld dieses Tieres als auch die Art und Weise seiner Anpassung daran. Aquatische und terrestrische Nischen sind unterschiedlichen Selektionsdrücken ausgesetzt, und jedes Entwicklungsstadium ist darauf programmiert, passende Bedingungen für die anderen Entwicklungsstadien zu finden. Larven von *S. infraimmaculata* nut-

zen in xerischen Habitaten eine breite Palette von Fortpflanzungsgewässern, darunter Kessel, Quellen, Tümpel und Flüsse, die zu verschiedenen Zeiten eines Jahres Wasser führen (siehe DEGANI & KAPLAN 1999). In den meisten der verschiedenen semiariden Habitate wandern adulte *S. infraimmaculata* zu ihren Fortpflanzungsorten, setzen dort ihre Larven ab und kehren danach zu ihren terrestrischen Habitaten zurück (die Salamander legen Eier, und die Larven schlüpfen bei Wasserkontakt [s. WARBURG et al., 1979]): Hohe Populationsdichten von Salamandern sind nur während der kurzen Fortpflanzungszeit im Umfeld von solchen Fortpflanzungsorten zu finden (DEGANI & WARBURG 1978).

Im Fortpflanzungszyklus von Amphibien lassen sich verschiedene Phasen erkennen, von denen für *S. infraimmaculata* im Norden Israels während der letzten zwanzig Jahre viele beschrieben worden sind. Diese Phasen sind im nördlichen Israel in mehr als dreißig Amphibienhabitaten untersucht worden (DEGANI 1996, WARBURG 1997, DEGANI & KAPLAN 1999): (i) Oogenese und Spermatogenese; (ii) Ovulation bei den Weibchen; (iii) Paarung; (iv) Befruchtung der Eier; (v) Eiablage/Absetzen der Larven; (vi) Larvenwachstum unter Berücksichtigung angemessener Wachstumskurven; (vii) Metamorphose unter Berücksichtigung genauer zeitlicher Koordination und des Gewichts; (viii) postmetamorphe Ausbrei-

tung und weiteres Wachstum; (ix) Partnersuche und Wahl von Fortpflanzungsgewässern sowie die Treue zu diesen; (x) iteropare Fortpflanzung. Jeder Ausfall einer dieser Phasen führt zu einem Fortpflanzungsmisserfolg. Soweit es uns bekannt ist, enthält die Literatur keine Beschreibung von Amphibien, die während der Fortpflanzungszeit Wanderung unternehmen, die zu ihrem Tode führen. Die Wahl eines solchen tödlichen Ziels ist noch nie zuvor verzeichnet worden (siehe DEGANI 1996, GRIFFITHS et al. 1996, WARBURG 1997, PETRANKA 1998, POUGH et al. 2001).

Wir entdeckten Fortpflanzungsorte, zu denen sich die Salamander zum Zwecke der Fortpflanzung begaben, dann jedoch außerstande waren, diese aufgrund der dort herrschenden Bedingungen wieder zu verlassen. Diese ungewöhnlichen Fortpflanzungsorte haben wir während der letzten vier Jahre untersucht. In der vorliegenden Arbeit beschreiben wir den Fortpflanzungsmisserfolg bei *S. inframaculata* als Ergebnis der Unterbrechung von zwei Lebensphasen: Ausbreitung der Jungtiere und Versagen der Adulti, sich kontinuierlich fortzupflanzen als Ergebnis ihrer Un-

fähigkeit, zu einer terrestrischen Lebensweise zurückzukehren.

Material und Methoden

Zwei Fortpflanzungshabitate von *Salamandra inframaculata* in der gleichen Gegend: (i) Felskessel-Loch 1 (RPH1, Abb. 1A, B) und RPH2 (200 m nördlich von RPH1 gelegen); (ii) RPH3 (Abb. 2A, B). Diese wurden während eines Zeitraums von 12 Jahren überwacht (DEGANI & KAPLAN 1999). RPH1 liegt im nördlichen Teil des Shazur-Gebirges auf den Koordinaten 181.4/262.5 des topographischen Rasters von Israel auf einer Höhe von 800 m über dem Meeresspiegel. Das dortige Gestein besteht aus Dolomit aus der oberen Kreidezeit. Das elliptisch geformte RPH1 hat eine Tiefe von 195 cm und eine Flächenausdehnung von 5 m². RPH2, von dem die Salamander nach der Fortpflanzung wieder zu ihren terrestrischen Habitaten zurückkehren können, diente als Kontrollhabitat. RPH3 liegt auf den Koordinaten 176.5/269.4.

Zwischen 1986 und 1998 wurden lediglich qua-



Abb. 1. Salamander-Fortpflanzungsstätte RPH1 von außen (A) und innen (B).



Abb. 2. Eingang zur Salamander-Fortpflanzungsstätte RPH3 von außen (A) und innen (B).

litative Untersuchungen durchgeführt, bei der Adulti und Larven von *S. infraimmaculata* sowie die Wasserstände in RPH₁, RPH₂ und RPH₃ beobachtet wurden. Detaillierte Untersuchungen erfolgten dann zwischen 1999 und 2004. Diese umfassten ökologische und limnologische Studien mit Bezug auf die für das Wachstum und die Metamorphose der Salamanderlarven benötigten Bedingungen.

Zwischen 2000 und 2003 erfolgten detaillierte, monatliche Feldstudien an den Adulti, den Larven und den ökologischen Bedingungen in den Kesseln. Jedes gefangene erwachsene Tier wurde fotografiert, vermessen und gewogen (siehe DEGANI & WARBURG 1978). Larven wurden aus beiden Kesseln während des Winters und des Frühjahrs durch Keschern gesammelt (DEGANI & MENDELSON 1983). Sie wurden vermessen (DEGANI 1982), und das jeweilige Stadium ihrer Entwicklung wurde festgehalten.

Die Unterschiede in den Mitteln der Gewichte der Salamander wurden mit einem ANOVA analysiert, gefolgt vom „Student's *t*-Test“ (PARKER 1986). Ergebnisse wurden dann als signifikant angesehen, wenn der Unterschied zwischen den Gruppen $p < 0.05$ ausmachte.

Ergebnisse

Während des zwölfjährigen Beobachtungszeitraums war RPH₁ nie das ganze Jahr über mit Wasser gefüllt, und adulte Salamander wurden manchmal während der Trockenzeit zwischen den Felsen gefunden (Abb. 3A). Im Winter (Regenzeit) waren die Felsen mit Wasser bedeckt, und Salamander wurden schwimmend angetroffen. Einige Salamander vertrockneten im Laufe des Sommers (Abb. 3B). Andere ertranken im Winter, wenn der gesamte Kessel mit Wasser gefüllt war. Neu zugewanderte Salamander wurden im RPH₁ nur während des Winters gefunden, d. h. zur Zeit der Migration zu den Fortpflanzungsgewässern. Dann stieg auch die Anzahl von Salamandern im RPH₁ an (Abb. 4-5). Die zwischen Felsen versteckten Salamander befanden sich in einem relativ schlechten körperlichen Zustand und wurden einen Monat später jeweils an den gleichen Stellen tot aufgefunden. Die Gewichte der Salamander schwankten in signifikanter Weise während der Jahreszeiten ($p < 0.05$), jedoch war keine Veränderung ihrer Längen zu erkennen. Unsere Untersuchung umfasste die Überwachung von 27 adul-

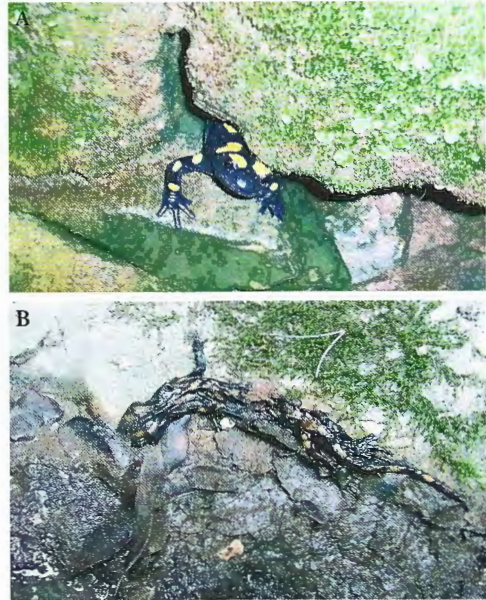


Abb. 3. Salamander im RPH₁: zwischen Felsen versteckt (A), vertrocknet während des Sommers 2002 (B).

ten Salamandern, die sich in RPH₁ (1 m²) begaben und 24 erwachsenen Salamandern, die RPH₃ aufsuchten.

Nach dem Absetzen ihrer Larven im Wasser während des Winters versuchten die adulten Salamander, ihre Felskessel (RPH₁, RPH₃) wieder zu verlassen, scheiterten jedoch aufgrund der Struktur dieser ungewöhnlichen Fortpflanzungsorte (cf. Abb. 1-2).

Alle tot aufgefundenen Salamander waren relativ mager und anscheinend aufgrund des mangelnden Futterangebots auf der kleinen Fläche verstorben. Einige adulte Salamander überlebten nur ein paar Monate im RPH₁ (Abb. 4, Salamander 4-11), während andere ein bis anderthalb Jahre aushielten (Abb. 4, Salamander 1 und 3). Die Anzahl adulter Salamander im RPH₁ nahm zwischen Winter und Sommer ab (Abb. 5). Die Gewichte der Salamander stiegen im Jahr 2001 zwischen März und April an (Abb. 6). In diesem Zeitraum verstarben einige Tiere, und neue begaben sich in das Loch, wodurch sich das durchschnittliche Gewicht der Population veränderte. Das durchschnittliche Körpergewicht nahm während des Frühjahrs und Sommers in signifikantem Umfang ab (Abb. 6).

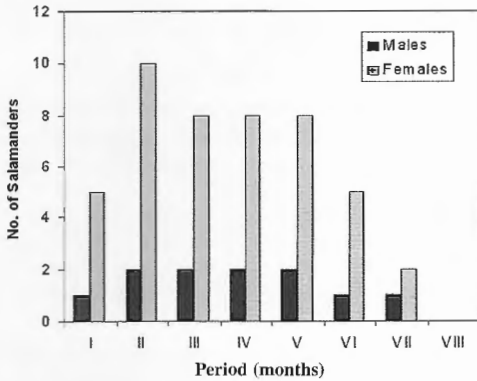


Abb. 5. Anzahl der im RPH1 lebenden Salamander für die Monate von Januar bis August 2001.

Diese Annahme wird dadurch gestützt, dass das Wasser in RPH1 und RPH3 für die Larvenentwicklung und Metamorphose geeignet war, was durch diese und frühere Studien des Lebenszyklus von *S. inframaculata* in xerischen Habitaten belegt ist (z. B. DEGANI 1996, WARBURG 1997). Vergleichbare Gegebenheiten bei Metapopulationsmodellen sind von MACARTHUR & WILSON (1967) für Vögel beschrieben worden. Diese Autoren beobachteten die Migration von Vögeln von einem Habitat zu einem anderen (d. h. von einem Kontinent zu Inseln im Meer). In unserer Untersuchung liegt jedoch die Erschließung neuer Fortpflanzungsorte im gleichen Habitat vor, welche durch die geringe Verfügbarkeit geeigneter Fortpflanzungsorte in xerischen Habitaten bedingt ist (DEGANI 1996).

Wie bei anderen Amphibien hängt das Überleben von *S. inframaculata* vom Überleben beider Entwicklungsphasen (terrestrisch und aquatisch) ab. Adulte Amphibien haben die Fähigkeit, neue aquatische Habitate aufzuspüren, in denen Larven heranwachsen und schließlich metamorphosieren können (WILBUR 1980). In den xerischen Lebensräumen im Norden Israels wurde das gleiche Phänomen an zwei anderen Fortpflanzungsorten („Löchern“) beobachtet. Die Überlebensrate bei *S. inframaculata*, einschließlich der Möglichkeit für die Jungsalamander, sich zu verteilen, wurde hier allerdings nicht im Detail untersucht (WARBURG et al. 1979, DEGANI & MENDELSON 1983). Das Auffinden neuer Fortpflanzungsstätten ist für die Salamander von großer Bedeutung, da sie sich nur so an die Unzuverlässigkeit ihrer Lebensräume anpassen können. Die Ergebnisse dieser Studie stützen dieses Konzept, da sich Salamander jedes

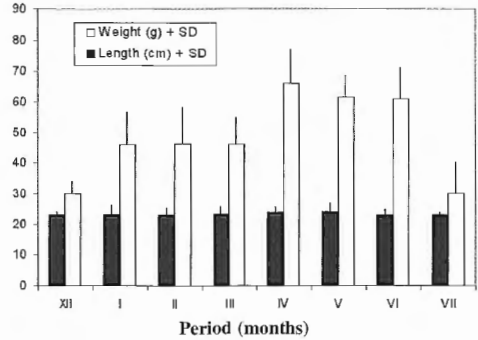


Abb. 6. Körpergewicht und Länge adulter Salamander im RPH1 für die Monate von Dezember 2000 bis Juli 2001.

Jahr aufs Neue in RPH1 und RPH3 begeben, um sich an diesen neuen Orten fortzupflanzen, dann aber dort sterben (Abb. 1).

Auch wenn manche Exemplare längere Zeit mit wenig Futter auskommen, so ist diese Futterknappheit schließlich doch der Hauptgrund für ihren Tod. Dadurch dass sowohl Adulti als auch Jungtiere in dem Loch gefangen sind, mag es zum Einsetzen von Kannibalismus kommen. Andererseits mag sich diese Population letztendlich zu einer von Höhlensalamandern entwickeln.

In dieser Untersuchung haben wir entdeckt, dass die ökologischen Bedingungen und die Wasserbeschaffenheit von RHP1 die Larvenentwicklung bis hin zur Metamorphose zulassen. Beim RHP2, das nur 200 m vom RHP1 entfernt liegt, finden sich andere Fortpflanzungsstätten für Salamander, von der metamorphosierte Tiere abwandern und zum für *S. inframaculata* an der Südgrenze der Verbreitung typischen terrestrischen Dasein übergehen können (DEGANI 1996).

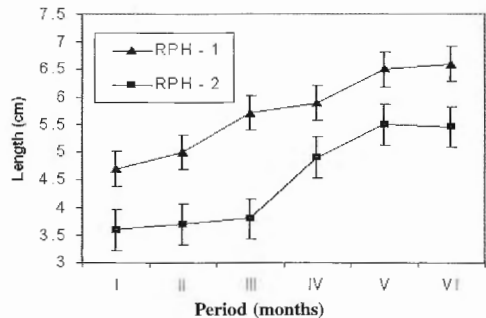


Abb. 7. Wachstum von Salamanderlarven in RPH1 und RPH2 von Januar bis Juni 2002.

Die Salamander, welche sich zur Fortpflanzung in das RHP₁ begaben, stammten möglicherweise aus Populationen, die anderen Fortpflanzungsstätten entstammten.

Die Größe der geschrumpften Adultpopulation, die in dieser Studie beim Wandern zu Fortpflanzungsstätten beobachtet wurden, an denen sie schließlich sterben würden, mag ein anderes Phänomen erklären, nämlich das eines großen Anteils von heranwachsenden und metamorphosierenden Larven in einer Population im Vergleich zu adulten und sich fortpflanzenden Salamandern (DEGANI & WARBURG 1978, WARBURG et al. 1979).

Abschließend kann dieses neu entdeckte Verhalten von Salamandern, die sich zu Fortpflanzungsstätten begeben, von denen sie nicht mehr zu ihren eigentlichen Lebensräumen zurückkehren können, mit dem Versuch einer Erschließung neuer Fortpflanzungsstätten erklärt werden, welche für terrestrisch in xerischen Habitaten lebende Salamander mit ihrem chronischen Mangel an Fortpflanzungsgewässern überaus wichtig sind. An dieser ganz besonderen Stelle sind die Bedingungen für das Aufwachsen der Larven sehr günstig, jedoch verhindern sie, dass die adulten Tiere anschließend in ihre angestammten Habitate zurückkehren können, und somit sterben sie bei dem Versuch sich fortzupflanzen.

Schriften

- DEGANI, G. (1982): Amphibian tadpole interaction in winter pond. – *Hydrobiologia*, **96**: 3-7.
- DEGANI, G. (1996): The Salamander at the southern limit of its distribution. – Jerusalem (Laser Pages Publ.).
- DEGANI, G. & D. KAPLAN (1999): Distribution of amphibian larvae in Israeli habitats with changeable water availability. – *Hydrobiologia*, **405**: 49-56.
- DEGANI, G. & H. MENDELSON (1983): Seasonal activity of *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia; Urodela; Salamandridae) in the headwaters of the Jordan River. – *Israel. J. Zool.*, **31**: 77-85.
- DEGANI, G. & M.R. WARBURG (1978): Population structure and seasonal activity of adult *Salamandra salamandra* (L.) in Israel. – *J. Herpetol.*, **12**: 437-444.
- EBENMAN, B. (1992): Evolution of organisms that change their niches during the life cycle. – *Amer. Nat.*, **139**: 990-1021.
- GRIFFITHS, R.A. (1997 a): Newts and salamanders of Europe. – Cambridge (University Printing House).
- GRIFFITHS, R.A. (1997 b): Temporary ponds as amphibian habitats. – *Aquatic Conserv.: Mar. & Freshw. Ecosys.*, **7**: 119-126.
- GRIFFITHS, R.A., P. BENSON, B. TEUNIS & S. ELMHURST (1996): The newt and salamanders of Europe. – Princeton (Univ. Press).
- GRINNELL, J. (1917): The niche-relationships of the California thrasher. – *Auk*, **34**: 427-433.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967): The theory of island biogeography. – Princeton (University Press).
- PARKER, R.E. (1986): Introductory statistics for biology. – London (Edwin Arnold).
- PETRANKA, J.W. (1998): Salamanders of the United States and Canada. – Washington (Smiths. Inst. Press).
- POUGH, F.H., R.M. ANDREWS, J.E. CADLE, M.L. CRUMP, A.H. SAVITZKY, & K.D. WELLS (2001): Herpetology. – 2nd ed., Upper Saddle River (Prentice-Hall).
- STEINFARTZ, S., M. VEITH & D. TAUTZ (2000): Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonizations of central Europe from distinct source populations of *Salamandra salamandra*. – *Mol. Ecol.*, **9**: 397-410.
- VEITH, M., G. DEGANI & A. SEITZ (1992): High genetic homogeneity of *Salamandra salamandra* (L.) in Israel. – *Zool. Anz.*, **229**: 163-67.
- WARBURG, M.R. (1997): Ecophysiology of amphibians inhabiting xeric environments. – Berlin and Heidelberg (Springer).
- WARBURG, M.R. (2006): Breeding site tenacity during a quarter of a century, in a rare, xeric-adapted salamander within an isolated metapopulation. – *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **118**: 1-18.
- WARBURG, M.R., G. DEGANI & I. WARBURG (1979): Oviparity in *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Urodela) from northern Israel. – *Vie et Milieu*, **2**: 247-257.
- WERNER, E.E. (1986): Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. – *Amer. Nat.*, **128**: 319-341.
- WILBUR, H.M. (1980): Complex life cycles. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 67-93.

Eingangsdatum: 12. Juli 2005

Adresse der Autoren der Originalarbeit: SIGAL KOREM, GAD DEGANI, TALİ GOLDBERG, ZELMAN HENKIN, MIGAL – Galilee Technology Center, P.O. Box 831, Kiryat Shmona 11016, Israel; E-Mail: gad@migal.co.il; ELLA SELA, Tel-Hai Academic College, School of Science and Technology, Israel; MICHAEL R. WARBURG, Faculty of Biology, Technion – Israel Institute of Technology, Haifa 32000, Israel.