

Laichfressen durch Kaulquappen des Springfroschs (*Rana dalmatina*) und syntopes Vorkommen mit andern Anuren-Arten

HANS HEUSSER, MARIO LIPPUNER & BENEDIKT R. SCHMIDT

Spawn predation of *Rana dalmatina* tadpoles and syntopy with other anuran species

Tadpoles of *Rana dalmatina* prey on eggs and hatchlings of *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, *B. calamita*, *Hyla arborea*, *R. dalmatina*, *R. esculenta* and *R. temporaria* in feeding trials. Tadpoles of *R. dalmatina* consume higher proportions of the eggs of *R. temporaria* than eggs of their own species. *R. temporaria* consumes higher proportions of eggs of *R. dalmatina* than *R. dalmatina* does. It is probably due to the tenacious egg capsules and their advanced motor development at the time of hatching that eggs and hatchlings of *R. dalmatina* are eaten less efficiently than those of the other species. In 53 spawning sites of *R. dalmatina* in the North of Switzerland seven other species are breeding with the following incidence of syntopic co-occurrences: *R. temporaria* 94.3 %, *R. esculenta* 79.2 %, *H. arborea* 60.4 %, *B. bufo* 35.8 %, *B. variegata* 1.9 %, *Alytes obstetricans* 1.9 % and *B. calamita* 0 %. The ecological relevance of spawn predation shown in experiments depends of the specific breeding phenology and habitat preferences. As far as known *R. dalmatina* takes no advantage of his priority in the pond because the later breeding species prefer other habitats and niches.

Key words: Amphibia, Anura, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, *B. calamita*, *Hyla arborea*, *R. dalmatina*, *R. esculenta*, *R. temporaria*, oophagy, predation and cannibalism of larvae, anuran assemblages, syntopy, segregation, ecological relevance.

Zusammenfassung

Kaulquappen von *Rana dalmatina* fressen in Experimenten die Eier bzw. Schlüpflinge von *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, *B. calamita*, *Hyla arborea*, *R. dalmatina*, *R. esculenta* und *R. temporaria*. Kaulquappen von *R. dalmatina* fressen mehr Eier von *R. temporaria* als Eier der eigenen Art. *R. temporaria* hingegen frisst mehr Eier von *R. dalmatina* als dies *R. dalmatina* tut. Wahrscheinlich wegen der zähen Eihüllen und der Beweglichkeit beim Schlupf werden Eier/Schlüpflinge von *R. dalmatina* weniger effizient gefressen als die der andern Arten. In 53 nordschweizerischen Laichplätzen von *R. dalmatina* laichen sieben andere Arten in folgenden Häufigkeiten syntop: *R. temporaria* 94,3 %, *R. esculenta* 79,2 %, *H. arborea* 60,4 %, *B. bufo* 35,8 %, *B. variegata* 1,9 %, *Alytes obstetricans* 1,9 % und *B. calamita* 0 %. Die ökologische Relevanz des in Experimenten nachgewiesenen Laichfressens hängt von den spezifischen Laichzeiten und Habitatpräferenzen ab. Soweit bekannt, kann *R. dalmatina* ihren zeitlichen Vorsprung kaum zum Laichräubern nutzen, weil die Spätlaicher andere Gewässertypen, bzw. im gleichen Gewässer andere Mikrohabitate bevorzugen.

Schlüsselbegriffe: Amphibia, Anura, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, *B. calamita*, *Hyla arborea*, *R. dalmatina*, *R. esculenta*, *R. temporaria*, Oophagie, Larvenräubern und -kannibalismus, Anurozönosen, Syntopie, Segregation, ökologische Relevanz.

1 Einleitung

Opportunistisches Laichfressen durch Kaulquappen ist bei mehreren Anurenarten in Labor- und Felduntersuchungen nachgewiesen (HEUSSER 1970, 1971, 2000, BEEBEE 1977, 1979, EHRLICH 1979, WELLS 1979, KLUGE 1981, CHRISTALLER 1983, BANKS & BEEBEE 1987, TEJEDO 1991, PETRANKA et al. 1994, PETRANKA & KENNEDY 1999, CROSSLAND 1998a, 1998b, CROSSLAND & ALFORD 1998, KUHN & SCHMIDT-SIBETH 1998, SINSCH 1998). Laichfressen kann ökologische Konsequenzen haben (HEUSSER 1970), die vom raum-zeitlichen Zusammentreffen der Arten und Entwicklungsstadien abhängen.

Der Springfrosch, *Rana dalmatina*, ist ein Frühlaicher mit langer Larvalperiode. Seine Kaulquappen haben in der Regel die zeitliche Priorität gegenüber den übrigen im gleichen Gewässer laichenden Anurenarten und sind während entsprechend vielen Laichablagen der Spätlaicher präsent. In unserer Region unmittelbar westlich des Bodensees betrifft das theoretisch *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, *B. calamita*, *Hyla arborea*, *Rana lessonae*, *R. esculenta* und *R. temporaria*. Wir haben deshalb experimentell untersucht, ob die Larven des Springfrosches den Laich dieser Arten fressen und diskutieren, wie relevant die Resultate für die Situation im Feld sind.

2 Material und Methode

H. H. führte die Versuche zum Laichfressen durch, M. L. die Feldarbeiten (Anurozöosen) und Aufzuchten zum Vergleich der Embryonal- und Larvalzeiten von *R. dalmatina* und *R. temporaria* (unpubl. Ms.) und B. R. S. die statistische Analyse zum Laichfressen dieser Arten. Wir testeten zwischen März und Juli 2000 die Kaulquappen von *R. dalmatina* als Räuber der Eier von *B. variegata*, *B. bufo*, *B. calamita*, *H. arborea*, *R. temporaria*, *R. dalmatina* und *R. esculenta*, dazu Eier von *R. dalmatina* als Beute der Kaulquappen von *R. temporaria*. Diktiert durch die Phänologie der Arten (Laichvorkommen im Feld) gab es einen ersten Versuchsblock zwischen 20.3.2000 und 3.4.2000 mit den Frühlaichern *R. dalmatina*, *R. temporaria* und *B. bufo* und einen zweiten vom 2.5.-13.7.2000 mit den später laichenden *H. arborea*, *B. variegata*, *R. esculenta*, *R. lessonae* und *B. calamita*.

Alle Räuber- und Beutestadien stammen aus befruchteten Laichproben, die in der Region gesammelt wurden. Die Stadien von *R. dalmatina* stammen aus Proben von 17 zwischen dem 5.3. und 23.3.2000 gelegten Laichballen der drei Standorte Eschenriet Unterschlatt TG, Seewadelgrab Laufen/Uhwiesen ZH und Kiesgrube Oberboden Rheinau ZH (beschrieben in LIPPUNER 2000). Der Laich von *R. esculenta* war ein Gemisch verschiedener Gelege aus der Kiesgrube Langfuhr, Gossau, 17 km ost-südöstlich von Zürich; die Aufzucht von Kontrollproben zeigte später, dass die Kombinationen *esculenta* x *esculenta* (früh absterbend) und *esculenta* x *lessonae* (Phänotyp *esculenta*) dabei waren (vgl. BLANKENHORN et al. 1971). Versuchsort war Rapperswil-Jona, Schweiz.

Die als »Räuber« bezeichneten Kaulquappen hielten wir abgezählt je nach Größe in verschiedener Dichte in Plastikgefäßen mit 7, 10 oder 14 l Leitungswasser. Die Kaulquappen erhielten Fischfutter (Tetrapond® Multimix), das durch ein Teesieb gemörsert und mit Wasser zu einem Brei angerührt auf den Grund sank. Um Crowding-Effekte klein zu halten, setzten wir die Kaulquappen je nach Temperatur und

Dichte, in der Regel alle 2 Tage in frisches Wasser um (Kot weggesiebt). Die gleichen Individuen wurden in den Fressversuchen mehrfach verwendet.

Die erste Versuchsserie fand im Haus bei 20 °C statt, die zweite im Freien unter natürlichen, für gleichzeitig laufende Versuche identischen Temperaturschwankungen. Die den Räubern angebotene Beute waren abgezählte Eier verschiedener Stadien der erwähnten Arten. Eigruppen mit Auftrieb beschwerten wir mit Steinchen am Grund. Die Eier/Schlüpflinge wurden täglich kontrolliert und gezählt. Als Schlüpftermin gilt das Schlüpfen von Kontroll-Laichproben aus dem gleichen Gelege bei gleicher Temperatur. Wenn nicht alle Eier/Embryonen vor dem Schlüpfen gefressen wurden, erfolgte die Schlusszählung (= Resultat) erst, wenn die Zahl der Schlüpflinge konstant blieb, d. h. wenn die Fluchtreaktion der Schlüpflinge gegenüber dem Anpicken der Räuber soweit gereift war, dass sie nicht mehr erbeutet werden konnten. »Laichfressen« heißt also Eier- und/oder Schlüpflinge-Fressen. Die Versuche dauerten vom Einsetzen des Laichs bis zur Schlusszählung je nach Beuteart und -stadium, Räuber-dichte und Temperatur 1–11 Tage.

Die angegebene Größe der Kaulquappen bezeichnet die ungefähre, während der Versuchsdauer zunehmende, mittlere Totallänge inkl. Schwanz. Bei *R. dalmatina* als Räuber wurde die untere kritische Größe für Laichfressen bestimmt und bei den verschiedenen Räuber-Beute-Kombinationen das Fress-, Schlüpf- und Fluchtverhalten protokolliert. Auch während der Fressversuche erhielten die Kaulquappen zusätzlich zu den Eiern/Schlüpflingen Fischfutter ad libitum.

Statistische Analyse. Die Fressversuche mit Kaulquappen von Springfrosch und Grasfrosch als Räuber und Eier beider Arten als Beute haben wir mit einer Kovarianzanalyse mit dem Programm SAS 8 statistisch ausgewertet. Die Artenkombination Räuber-Beute war ein Faktor im Modell. Da die Artenkombination »Grasfroschkaulquappen fressen Grasfroschlaich« fehlt, konnten Räuber bzw. Beute nicht als Faktoren ins Modell aufgenommen werden, und es war auch nicht möglich, die Räuber-Beute-Interaktion zu testen. Versuchsdauer, Anzahl und Größe der Räuber waren Kovariablen. Nach der Kovarianzanalyse wurde mittels linearer Kontraste geprüft, welche Artenkombinationen sich statistisch signifikant unterscheiden.

Analysiert wurden jeweils die Proportionen (relative Anteile) gefressener Eier, wobei jeder Versuch als ein Replikat diente. Vor der Analyse wurden die Proportionen $\arcsin \sqrt{x}$ transformiert (ZAR 1999). Wegen der relativ vielen Replikate, in denen alle oder keine Eier gefressen wurden, waren die Daten trotz Transformation nur näherungsweise normalverteilt. Da sich die Unterschiede zwischen den experimentellen Behandlungen jedoch als klar erwiesen haben, sind die leichten Abweichungen von einer Normalverteilung vernachlässigbar, da es keine Grenzfälle gibt. Es sollte jedoch beachtet werden, dass die P-Werte der Hypothesen-Tests nicht exakt sind.

3 Ergebnisse

3.1 Laichfressen

Kaulquappen von *Rana dalmatina* fressen Eier/Schlüpflinge aller getesteten Arten aber mit unterschiedlicher Effizienz. Kaulquappen von *R. temporaria* fressen Schlüpflinge

Tab. 1: Laichfressen durch Kaulquappen von *Rana dalmatina* und *R. temporaria* geordnet nach ihrer Fresseffizienz (gefressene Eier in %). n V = Anzahl Versuche (Replikate); n R = durchschnittliche Anzahl der Räuber-Kaulquappen.

Spawn predation of tadpoles of *Rana dalmatina* und *R. temporaria* ranged according to their efficiency of preying upon eggs (%). Versuchsblock: early and late breeding prey species; Räuberart: predator species; n V = number of replicates; n R = mean number of predators; R mm = mean size of predators; Beuteart = prey species; Gefressen = % of eggs eaten.

| Versuchsblock | Räuberart | n V | n R | R mm | Beuteart | n Eier | Gefressen % |
|---------------|------------------------|-----|------|------|--------------------------|--------|-------------|
| 20.3.–3.4. | <i>Rana dalmatina</i> | 14 | 34,5 | 22,2 | <i>Rana dalmatina</i> | 189 | 16,4 |
| | <i>Rana temporaria</i> | 14 | 43,2 | 22,4 | <i>Rana dalmatina</i> | 245 | 40,8 |
| | <i>Rana dalmatina</i> | 10 | 41,3 | 23,7 | <i>Bufo bufo</i> | 201 | 74,6 |
| | <i>Rana dalmatina</i> | 12 | 42,7 | 19 | <i>Rana temporaria</i> | 194 | 75,8 |
| 2.5.–13.7. | <i>Rana dalmatina</i> | 8 | 35 | 29,4 | <i>Hyla arborea</i> | 96 | 83,3 |
| | <i>Rana dalmatina</i> | 10 | 45,7 | 35,9 | <i>Bombina variegata</i> | 113 | 86,7 |
| | <i>Rana dalmatina</i> | 11 | 29,1 | 35,1 | <i>Rana esculenta</i> | 132 | 100 |
| | <i>Rana dalmatina</i> | 24 | 34,3 | 35,1 | <i>Bufo calamita</i> | 738 | 100 |

von *R. dalmatina*. Aus den Eiern von *R. dalmatina* kommen am meisten Schlüpflinge davon, aus den Eiern von *R. esculenta* und *B. calamita* keine (Tab. 1).

3.2 Statistischer Vergleich Springfrosch und Grasfrosch

Die Kaulquappen des Springfrosches fressen mehr Eier des Grasfrosches als der eigenen Art, und Kaulquappen des Grasfrosches fressen einen höheren Anteil Springfroscheier als Kaulquappen des Springfroschs dies tun. Die tiefste Proportion hat intraspezifisches Laichfressen der Springfroschkaulquappen (Abb. 1, Tab. 2).

Die Unterschiede in den Proportionen gefressener Eier sind statistisch signifikant (Tab. 2). Nur die Kovariable Größe der Räuber war signifikant. Je größer die Räuber waren, desto mehr Eier wurden gefressen. Die Kovariablen Versuchsdauer und Anzahl der Räuber waren nicht statistisch signifikant (Tab. 2).

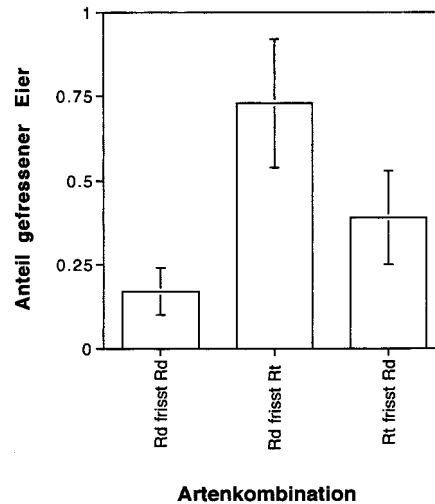
Tab. 2: Kovarianzanalyse des Fressversuchs mit Kaulquappen von Spring- und Grasfrosch und Eiern von Spring- und Grasfrosch. Die linearen Kontraste testen, welche Artenkombinationen sich statistisch voneinander unterscheiden (alle drei unterscheiden sich signifikant voneinander). Das Modell erklärt 68,5 % der Varianz.

Analysis of covariance of the feeding trials using *Rana dalmatina* and *R. temporaria* tadpoles as predators and eggs and hatchlings of *R. dalmatina* as prey. Linear contrasts test which predator-prey combinations are significantly different. The model explains 68.5 % of the variance.

| Faktoren bzw. Kovariablen (*) der Kovarianzanalyse | F. G. | Mittlere Abweichungsquadrate | F | P | Steigung (Standardfehler) |
|---|-------|------------------------------|-------|--------|------------------------------|
| Dauer des Versuchs* | 1 | 0,152 | 2,02 | 0,164 | 0,080 (0,056) |
| Anzahl Räuber* | 1 | 0,175 | 2,32 | 0,137 | -0,006 (0,004) |
| Größe der Räuber* | 1 | 0,925 | 12,22 | 0,001 | 0,057 (0,016) |
| Artenkombination | 2 | 2,517 | 33,25 | <0,001 | |
| Nicht erklärte Varianz | 34 | 0,075 | | | |
| Lineare Kontraste | | | | | |
| Springfrosch als Räuber | 1 | 4,924 | 65,04 | <0,001 | |
| Springfrosch als Beute | 1 | 0,689 | 9,10 | 0,004 | |

Abb. 1: Anteil gefressener Eier in Abhängigkeit der Artenkombination Räuber-Beute. Dargestellt sind die Mittelwerte aller Versuche (Rd frisst Rd n = 14; Rd frisst Rt n = 12; Rt frisst Rd n = 14) und die 95 %-Konfidenzintervalle.

Relationship between the proportion of eggs and hatchlings eaten and the predator-prey combination (*Rana dalmatina* eating eggs of *R. dalmatina* and *R. temporaria* and *R. temporaria* eating eggs of *R. dalmatina*). Symbols are means and 95 % confidence intervals.



3.3 Syntopes Vorkommen mit andern Arten

In 53 untersuchten Laichgebieten von *R. dalmatina* unmittelbar westlich des Bodensees und zwischen Thur und Rhein, 350–560 m NN, kommt die Art (Laich, Kaulquappen) in den in Tabelle 3 angegebenen Häufigkeiten zusammen mit Laich und Larven der andern im Gebiet nachgewiesenen Anurenarten vor. »Sympatrisch« meint das Vorkommen im gleichen Anuren-Laichgebiet, das verschiedene Wasserstellen enthalten kann, »syntop« dagegen im gleichen Wasserkörper. Die diesbezüglichen Differenzen bei den drei Arten mit seltenen gemeinsamen Vorkommen bedeuten: Unter den fünf Fällen, in denen *B. variegata* sympatrisch mit *R. dalmatina* vorkommt, ist sie in zwei Fällen nur bei alles überflutenden Hochwassern syntop, und in zwei Fällen kommt sie nur in unmittelbar benachbarten aber separaten Pioniergewässern vor. Bei *A. obstetricans* ist in einem Fall unbekannt, in welchem der verschiedenen Gewässer die Larven abgesetzt werden, und beim einzigen Fall, da die in der Region seltene *B. calamita* im gleichen Objekt vorkommt, laicht sie in einem separaten Tümpel.

Tab. 3: Anurozönosen (Laich und Kaulquappen) in 53 nordschweizerischen Laichstandorten von *Rana dalmatina* rangiert nach der Anzahl gemeinsamer Vorkommen mit andern Arten im gleichen Laichgebiet (sympatrisch) bzw. im gleichen Wasserkörper (syntop).

Anuran assemblages (sympatric and syntopic) in 53 breeding sites of *Rana dalmatina* (spawn and tadpoles) in the North of Switzerland ranked according to the number of common occurrences with other species in the same site (sympatric) and in the same water body respectively (syntopic).

| <i>Rana dalmatina</i> mit | sympatrisch (n) | syntop (n) | syntop (%) |
|----------------------------|-----------------|------------|------------|
| <i>Rana temporaria</i> | 50 | 50 | 94,3 |
| <i>Rana esculenta</i> | 42 | 42 | 79,2 |
| <i>Hyla arborea</i> | 32 | 32 | 60,4 |
| <i>Bufo bufo</i> | 19 | 19 | 35,8 |
| <i>Bombina variegata</i> | 5 | 1 | 1,9 |
| <i>Alytes obstetricans</i> | 2 | 1 | 1,9 |
| <i>Bufo calamita</i> | 1 | 0 | 0 |

3.4 Ergebnisse einzelner Räuber–Beute–Kombinationen

3.4.1 *Rana dalmatina* als Beute

Die geringe Gefährdung der Eier/Schlüpfling von *R. dalmatina* als Beute beruht nach unseren Beobachtungen, die noch experimentell verifiziert werden sollten, auf zwei schützenden Eigenschaften dieser Stadien:

1. *R. dalmatina* hat (außer *A. obstetricans*) nach unseren Beobachtungen die zähesten Eihüllen aller in der Region vorkommenden Anurenarten. Während die nach dem Schlüpfen (im Vergleich z. B. zu *R. esculenta* ebenfalls relativ zähen) leeren Eihüllen von *R. temporaria* samt den zurückgebliebenen unbefruchteten Eiern von den geschlüpften Larven und größeren Kaulquappen je nach Größe und Zahl der Räuber in drei bis fünf Tagen gefressen werden, dauerte dieser Vorgang in zehn Versuchen mit leeren Eihüllen von *R. dalmatina* 21 bis 30 Tage, und im Kontrollversuch (ohne Kaulquappen) konnten die einzelnen leeren Eikapseln noch 60 Tage nach Versuchsbeginn, bzw. 90 Tage nach der Eiablage unterschieden werden. Deshalb werden die Embryonen trotz der langen Embryonalzeit auch von 30 mm messenden Kaulquappen von *R. dalmatina* und *R. temporaria* bei der Räuberdichte unserer Experimente kaum vor dem Schlüpfen erreicht.

2. Entsprechend der langen Embryonalzeit – nach den Beobachtungen von M. L. (unpubl. Ms.) rund doppelt so lang wie bei *R. temporaria* – sind die Schlüpflinge weit entwickelt: Nach RIIS (1991) und den Versuchen von M. L. schlüpft *R. temporaria* im GOSNER–Stadium 19–20, *R. dalmatina* erst im Stadium 21 (GOSNER 1960, vgl. GUYETANT et al. 1999). Entscheidend ist dabei die Fluchtfähigkeit der Schlüpflinge, die nach den Beobachtungen von M. L. und H. H. bei *R. dalmatina* von allen untersuchten Arten am weitesten fortgeschritten ist. Sie reagieren nach dem Schlüpfen auf das Anpicken durch die Kaulquappen sogleich mit Flucht, was das Gefressenwerden verunmöglicht (HEUSSER 2000). Die Larven aller anderen verwendeten Beutearten zeigen in den Stunden bis Tagen nach dem Schlüpfen, auch wenn sie schon über kurze Strecken frei schwimmen, noch keine adäquate Fluchtreaktion auf das Anpicken durch Räuber und werden bis zu 100 % gefressen. Die direkte Beobachtung zeigt, dass *R. dalmatina* durch arteigene Kaulquappen und solche von *R. temporaria* in der Regel nur unmittelbar während des Schlüpfens gefressen werden können. Deshalb ist die Effizienz des Laichfressens durch Räuber gleicher Größe und Zahl mit Eiern von *R. dalmatina* geringer als mit *R. temporaria*-Eiern: Je 120 20–21 mm messende *R. dalmatina*-Räuber fraßen 59 Schlüpflinge aus insgesamt 61 *R. temporaria*-Eiern (= 96,7 %) aber nur 5 Schlüpflinge aus 53 Eiern von *R. dalmatina* (= 9,4 %; $\chi^2 = 87,75$, $P < 0,001$). Die Ergebnisse der statistischen Analyse der Proportion gefressener Eier in Abhängigkeit der Artenkombination (Abb. 1 und Tab. 2) sind mit dieser Interpretation kompatibel.

3.4.2 *Rana dalmatina* als Räuber

Die Größe der Räuber ist wichtig für die Effizienz des Laichfressens und es gibt eine kritische Größe, unterhalb welcher auch sehr viele Larven, die bereits andere Nahrung aufnehmen, nichts ausrichten. Die Größe, ab der das Laichfressen von *R. dalmatina*-Kaulquappen einsetzt, grenzten wir mit den folgenden zusätzlichen Versuchen ein

(wegen der zähen Eihüllen von *R. dalmatina* und *R. temporaria* kommt bei kleinen Räubern nur das Fressen von Schlüpflingen in Betracht):

Schlüpflinge von *Rana dalmatina* als Beute (intraspezifisch). Beim Fressen arteigener Schlüpflinge liegt die untere Größengrenze der *R. dalmatina*-Räuber bei ca. 20 mm: 107 20 mm große *R. dalmatina* fraßen 6 von 52 schlüpfenden *R. dalmatina* (= 11,5 %), aber auch 86 25–30 mm messende nur 9 von 27 (= 33 %). Ob die geringe Effizienz beim Fressen arteigener Schlüpflinge von *R. dalmatina* (im Vergleich zu *R. temporaria* als Räuber) nur auf der geringeren »Stärke« der *R. dalmatina*-Kaulquappen beruht oder ob es zusätzlich eine intraspezifische Hemmung gibt, wurde nicht untersucht.

Schlüpflinge von *Rana temporaria* als Beute. 136 Kaulquappen von *R. dalmatina*, die bei Versuchsbeginn 10–11 mm, am Schluss 11–15 mm maßen, fraßen 0 von 29 Schlüpflingen von *R. temporaria*. Die gleichen 136 Räuber fraßen 3 Tage später mit 11–15 mm (Start) bis 15–17 mm (Schluss) 6 von 28 solcher Schlüpflinge (= 21,4 %; $\chi^2 = 6,94$, $P = 0,008$). Das Fressen von Schlüpflingen setzt ab einer Länge von ca. 15 mm, das Wegfressen aller Schlüpflinge aus 20 eingegebenen Eiern durch 30 Kaulquappen etwa ab 20 mm ein. Das gilt für kleine und mittelgroße Schlüpflinge. Bei den Laichproben von *R. temporaria* schwankte die Schlüpflingsgröße je nach Eigröße (z. B. RYSER 1988) zwischen 9 und 12 mm. Bei den 12 mm großen Schlüpflingen ist die Fresseffizienz auch von 20 mm großen *R. dalmatina* noch gleich 0, da schon das Sichkrümmen dieser extrem großen Schlüpflinge prohibitiv wirkt.

Eier von *Bufo bufo* als Beute. Die dünne, bald locker werdende Gallerte der Laichschnüre ermöglicht schon Kaulquappen ab 15–17 mm das Verzehren von Embryonen vor dem Schlüpftermin. Bei einer Dichte von 28–50 Räubern pro 7 bzw. 14 l und Laichschnurabschnitten zu 15–35 Eiern werden die Embryonen zuerst freigelegt und dann von 20 mm großen Räubern teilweise, von 30 mm großen Räubern vollständig gefressen. Bei *B. bufo* tritt die vor Fraß schützende Fluchtreaktion mit einer Larvenlänge von ca. 7–8 mm auf.

Eier von *Hyla arborea* als Beute. In sechs von acht Versuchen mit je zwölf Eiern von *H. arborea* beseitigten die Kaulquappen von *R. dalmatina* in den ersten Versuchstagen die Eihüllen und verzehrten dann die nackten Embryonen kurz vor dem Schlüpftermin der Kontrollen, einzelne noch nach dem Schlüpfen. In einem Versuch fraßen die Kaulquappen keine Eihüllen aber 8 von 12 Schlüpflingen und in einem Versuch wurden weder Hüllen noch Schlüpflinge gefressen.

Eier von *Bombina variegata* als Beute. Von vier Laichproben unterschiedlicher Stadien wurden frühere Stadien (vor GOSNER-Stadium 14) zu 100 % vor dem Schlüpfen verzehrt. Beim Start mit Stadien kurz vor dem Schlüpfen (etwa GOSNER-Stadium 19) wurden die meisten vor, einige während aber nur einzelne nach dem Verlassen der Eihülle verzehrt, obschon die Schlüpflinge in den folgenden zwei Tagen (auf Anstupfen mit einem Halm) noch nicht zuverlässig flüchteten; eine stadienspezifische Ungenießbarkeit der *B. variegata*-Schlüpflinge ist denkbar.

Eier von *Rana esculenta* als Beute. In den 11 in Tabelle 1 aufgenommenen Versuchen mit jeweils 12 frischen Eiern betrug die Fresseffizienz 100 %; fast alle Embryonen wurden vor dem Schlüpftermin von der Gallerte befreit und etwa in den GOSNER-Stadien 17–18 gefressen. In einem Versuch wurden erst die Schlüpflinge gefressen.

Fünf zusätzliche Versuche mit je über 100 Eiern und ein Versuch mit über 300 Eiern aus der gleichen Gelegemischung geben einen Eindruck von der Fresskapazität: 30 bis 70 28–32 mm große Räuber fraßen die fünf Proben zu >100 Eiern vollständig auf und zwar je nach Behälter bis zu 100 % als vor dem Schlüpftermin aus den Eihüllen geschälte Embryonen, eine Minorität erst als Schlüpflinge. Im Gefäß mit >300 Eiern und 60 Kaulquappen von 34 mm wurden die Eihüllen bis zum Schlüpftermin zwar reduziert, waren aber noch ziemlich kompakt. Erst die spontan schlüpfenden Larven wurden laufend verzehrt, bis sie nach vier Tagen flüchten konnten; es überlebten 80 Schlüpflinge.

Eier von *Bufo calamita* als Beute. In allen 24 Versuchen mit Gelegeabschnitten zu 12 bis 100 Eiern wurden die insgesamt 738 Eier innerhalb von Stunden bis sechs Tagen verzehrt – alle vor dem Schlüpftermin. Dies gilt für so verschiedene Versuchsvarianten wie: 20 Räuber : 12 Eier, 60 Räuber : 100 Eier, 20 Räuber : 48 Eier, für frische Gelege wie für solche im GOSNER-Stadium 16.

4 Diskussion der ökologischen Relevanz

Oophagie ist bei Kaulquappen von »Bromelienfröschen« seit langem bekannt (DUNN 1926, CRUMP 1986, MCDIARMID & ALTIG 1999); bei einigen Arten ist Ei-Kannibalismus sogar obligatorisch (z. B. JUNGFER & WEYGOLDT 1999). Das Laichfressen der Kaulquappen offener Gewässer ist dagegen opportunistisch, und wenn die Eier nicht gerade giftig sind (CROSSLAND & ALFORD 1998), bezüglich des Nahrungscharakters trivial. Hier sagen Behälterversuche noch nichts aus über die ökologische Relevanz des Laichfressens im Freien. Voraussetzung für mögliches Laichfressen ist das räumliche und zeitliche Zusammentreffen bestimmter Arten- und Stadienkombinationen. Wir diskutieren der Reihe nach: syntopes Vorkommen, Mikrohabitatwahl und zeitliche Überschneidung der für das Laichfressen relevanten Arten und Entwicklungsstadien.

Der Springfrosch wird im westlichen Bodenseeraum und am daran anschließenden Rheinabschnitt erst seit wenigen Jahren nachgewiesen; seine Inventarisierung ist noch nicht abgeschlossen (GROSSENBACHER 1988, WEIBEL et al. 1995, ROHRBACH & KUHN 1997, LIPPUNER 1997, 2000). Anurozönosen mit *R. dalmatina* sind in unserer Region theoretisch möglich mit *B. variegata*, *B. bufo*, *B. calamita*, *H. arborea*, *R. temporaria* und *R. esculenta*. Ein Sonderfall ist *A. obstetricans*, die als Beute nicht in Frage kommt, deren fakultativ überwinterte Larven (z. B. GRUBER 1972, THIESMEIER 1992) aber zur Laichzeit von *R. dalmatina* bereits im Wasser sind. Nach PETRANKA & KENNEDY (1999) fressen überwinterte Kaulquappen von *R. clamitans* den im Frühling gelegten Laich von *R. sylvatica*.

Unter den erwähnten Arten wird syntopes Vorkommen mit *R. dalmatina* am häufigsten von *R. temporaria* beschrieben (KRONE et al. 1997), wobei aber auffällt, dass sich starke Bestände beider Arten im gleichen Gewässer oft ausschließen (ROHRBACH & KUHN 1997, LIPPUNER 2000, OBST 1971, SCHMIDTLER & GRUBER 1980, SCHUSTER 2001). Am zweithäufigsten wird syntopes Vorkommen mit *R. esculenta*, *B. bufo* und *H. arborea* (in unterschiedlichen Anteilen) erwähnt aber nur selten mit *B. variegata*, *B. calamita*

und *A. obstetricans* (BERGER & MEHNERT, FOG, HACHTEL et al., PINTAR et al., PODLOUCKY, ZAVADIL – alle in KRONE et al. 1997; THIELCKE 1987, GROSSENBACHER 1988, WEIBEL et al. 1995, KUHN & SCHMIDT-SIBETH 1998, LIPPUNER 1997, 2000). Geht man von *B. calamita* aus, erwähnen nach SINSCH (1998) unter elf Autoren nur GÜNTHER et al. (1996) und ZAVADIL (1994) Larvenzönosen zwischen *B. calamita* und *R. dalmatina*.

Das für unsere Region mehrfach erwähnte Vorkommen von *R. dalmatina* in Kies- und Lehmgruben (GROSSENBACHER 1988, 1997, WEIBEL et al. 1995, ROHRBACH & KUHN 1997, LIPPUNER 1997) lässt an gemeinsame Vorkommen mit den Pionierarten *B. variegata* und *B. calamita* denken. Definiert man aber »syntop« als »im gleichen Wasserkörper vorkommend« ist das räumliche Zusammentreffen von *R. dalmatina*-Stadien mit solchen von *B. variegata*, *A. obstetricans* und *B. calamita* sehr selten (Tab. 2).

Bei *R. temporaria*, *R. esculenta*, *H. arborea* und *B. bufo* scheinen die relativ häufigen syntopen Vorkommen (in potenziell für alle vier Arten geeigneten Biotopen) vor allem eine Funktion der Stetigkeit der betreffenden Arten in der jeweiligen Region zu sein; bei *B. variegata* und *B. calamita* dagegen ist gemeinsames Vorkommen wegen unterschiedlichen Biotoppräferenzen selten.

Bei unmittelbar benachbartem Vorkommen ist zu berücksichtigen, dass anthropogene Veränderungen der Lebensräume aber auch Umsiedlungen dazu führen können, dass zwei sonst getrennte Arten im gleichen Gewässer ablaichen (BAUMGARTNER et al. 1997). Eine solche sekundäre Syntopie, welche auch nach natürlichen Hochwassern entstehen kann, ermöglicht Laichfressen, das normalerweise wegen der unterschiedlichen Biotoppräferenzen unwahrscheinlich ist, wie das im Feld schon beobachtet wurde (BEEBEE 1977, 1979, BANKS & BEEBEE 1987, KUHN pers. Mitt.). Bei einer sekundären Nivellierung des Laichgewässerangebots kann *R. dalmatina* zur dominanten Art werden (SCHUSTER 2001).

Ist die Bedingung des Vorkommens geeigneter Stadien im gleichen Wasserkörper erfüllt, hängt die Möglichkeit des Laichfressens noch von der Art des Gewässers, der Laichplatzwahl der Adulten, der Habitatwahl der Larven und von ihrem Verhalten ab. Nach EIBL-EIBESFELDT (1953), ROHRBACH & KUHN (1997) und eigenen Beobachtungen (M. L.) leben *R. dalmatina*-Larven eher einzeln, verborgen in tieferen Bereichen. GROSSE & BAUCH (1997) erwähnen auch das Abweiden des Oberflächenbelags und größere Gruppen an besonnten, flachen Uferstellen. Nach WARINGER-LÖSCHENKOHL (1988a) hängt die Einschichtung in die Wassersäule von der Vegetation und der Präsenz der Kaulquappen anderer Arten ab, nach J. VAN BUSKIRK (persönliche Mitteilung) auch von der Anwesenheit von Prädatoren, indem sich *R. dalmatina*-Larven verstecken, wenn Libellenlarven (*Aeschna* sp.) da sind. Wie selbst beobachtet, kann man am Gartenweiher bei den Kaulquappen aller drei berücksichtigten *Rana*-Arten durch Auslegen von Futter Aggregationen in der seichten Uferzone bewirken – die theoretisch ideale Voraussetzung für das Fressen des Laichs von *B. variegata* und *B. calamita*. *R. esculenta* und *H. arborea* laichen wo möglich an der Vegetation nahe der Oberfläche über tieferem Wasser (was in den typischen Habitaten von *R. dalmatina* möglich ist), eine Laichposition, die das Laichfressen erschwert (HEUSSER 1970, 2000 und vorliegende Versuche), aber in suboptimalen Habitaten heften sie den Laich auch an leicht zugängliche Grasbüschel am Ufer (eigene Beobachtungen). Die Wahl des momentanen Mikrohabitats hängt weiter von der Temperatur, dem Sonnenstand, von

Lernvorgängen (HEUSSER, 2000) und dem Feinddruck (z. B. VAN BUSKIRK & YUREWICZ 1998) ab.

Zeitliche Voraussetzung für das Laichfressen ist, dass Kaulquappen vor dem Laich anwesend sind. *R. dalmatina* ist in der Regel ein Frühlaicher, aber nur fakultativ auch ein Explosivlaicher (nach Region, wenn es die Temperatur erlaubt, bzw. in spätwarmen Jahren), der seine Hauptlaichmasse kurz vor *R. temporaria* ablegt, wobei sich die Gesamtlaizeiten dieser beiden Arten überschneiden und später noch eine Überlappung mit der Laichzeit von *B. bufo* möglich ist (SCHMIDTLER & GRUBER 1980, BLAB 1982, 1986, WARINGER-LÖSCHENKOHL 1988b, PODLOUCKY 1997a, b, RIIS 1997, KUHN & ROHRBACH 1998, KUHN & SCHMIDT-SIBETH 1998, LIPPUNER 2000). In unserer Region war *R. dalmatina* in den letzten Jahren sowohl Früh- als auch Explosivlaicher und legte seine Hauptlaichmasse innerhalb von 2–4 Tagen ab, weshalb die Überschneidung der Laichzeit bezüglich der Laichmenge mit *R. temporaria* klein, mit *B. bufo* minimal war. Da sich *R. dalmatina* langsamer entwickelt als *R. temporaria*, schlüpfen beide Arten etwa gleichzeitig, so dass Laichfressen kaum möglich ist (RIIS 1991, ROHRBACH & KUHN 1997, KUHN & SCHMIDT-SIBETH 1998, LIPPUNER 2000); auch zu *B. bufo* dürfte der zeitliche Abstand meistens zu klein sein. Von der »Regel«, dass *R. dalmatina* Früh- und Explosivlaicher ist, gibt es ebenfalls Ausnahmen (GROSSENBACHER 1997, SOFIANIDOU & KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU 1983). In Gewässern, in denen *R. temporaria* vor oder gleichzeitig mit *R. dalmatina* laicht, beobachteten CHRISTALLER (1983) und KUHN & SCHMIDT-SIBETH (1998), dass *R. temporaria*-Kaulquappen Laich von *R. dalmatina* fraßen. Eine Dominanz von *R. dalmatina* auf Grund seiner zeitlichen Priorität diskutiert SCHUSTER (2001).

Während der Fressphase hat *R. dalmatina* (zusammen mit *R. temporaria* und *B. bufo*) nicht nur die Priorität gegenüber den Spätlaichern, sondern deckt mit ihrer vergleichsweise langen Larvalzeit (GROSSE & BAUCH 1997, ZAVADIL 1997, LIPPUNER unpubl. Ms.) besonders viele der zeitlich stark streuenden Laichtermine von *H. arborea*, *B. variegata* und *B. calamita* ab, was *R. dalmatina* zu einem besonders starken Prädator dieser Arten machen könnte.

Die raum-zeitlichen Beziehungen und Wechselwirkungen zwischen den Eiern und Kaulquappen der Arten mit biotischen und abiotischen Faktoren sind so komplex, dass sich aus Laborversuchen keine Aussagen über die ökologische Relevanz des potenziell möglichen Laichfressens machen lassen. Unseres Wissens wurde Laichfressen durch *R. dalmatina* noch nie im Feld beobachtet. Obschon sie in den Behältern als relativ starke Räuber wirken (HEUSSER 2000), können sie in den für die beteiligten Arten optimalen Biotopen ihre zeitliche Priorität möglicherweise nicht nutzen. Dagegen lässt sich darüber spekulieren, ob die zeitliche Priorität der Frühlaicher gerade eine Mitursache der innerhalb und zwischen den Gewässern zu beobachtenden Habitatsegregation der Spätlaicher ist.

5 Dank

B. R. S. wurde vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt (Nr. 31-55426.98 an J. VAN BUSKIRK).

6 Literatur

- BANKS, B. & T. J. C. BEEBEE (1987): Spawn predation and larval growth inhibition as mechanisms for niche separation in anurans. — *Oecologia* 72: 569–573.
- BAUMGARTNER, C., A. WARINGER-LÖSCHENKOHL & M. PINTAR (1997): Bedeutung der Konnektivität für die Springfroschpopulationen der Dounauauen. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — *Rana* 2: 159–162.
- BEEBEE, T. J. C. (1977): Environmental change as a cause of natterjack toad (*Bufo calamita*) declines in Britain. — *Biological Conservation* 11: 87–102.
- BEEBEE, T. J. C. (1979): Population interactions between the toads *Bufo bufo* (LINNAEUS) and *Bufo calamita* (LAURENTI): Some theoretical considerations and consequences. — *British Journal of Herpetology* 6: 1–5.
- BERGER, H. & J. MEHNERT (1997): Zur Verbreitung und Situation des Springfrosches (*Rana dalmatina*) in Sachsen. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — *Rana* 2: 91–102.
- BLAB, J. (1982): Zur Wanderdynamik der Frösche des Kottenforstes bei Bonn - Bilanzen der jahreszeitlichen Einbindung. — *Salamandra* 18: 9–28.
- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. 3. Aufl. — Greven (Kilda).
- BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER & P. VOGEL (1971): Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta*-Komplex in der Schweiz. — *Revue suisse de Zoologie* 78: 1242–1247.
- CHRISTALLER, J. (1983): Vorkommen, Phänologie und Ökologie der Amphibien des Enzkreises. — Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde Württemberg, Stuttgart 138: 153–182.
- CROSSLAND, M. R. (1998a): Predation by tadpoles on toxic toad eggs: the effect of tadpole size on predation success and tadpole survival. — *Journal of Herpetology* 32: 443–446.
- CROSSLAND, M. R. (1998b): A comparison of cane toad and native tadpoles as predators of native anuran eggs, hatchlings and larvae. — *Wildlife research*, Melbourne 25: 373–381.
- CROSSLAND, M. R. & R. A. ALFORD (1998): Evaluation of the toxicity of eggs, hatchlings and tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) to native Australian aquatic predators. — *Australian Journal of Ecology*, Melbourne 23: 129–137.
- CRUMP, M. L. (1986): Cannibalism by younger tadpoles: Another hazard of metamorphosis. — *Copeia* 1986: 1007–1009.
- DUNN, E. R. (1926): The frogs of Jamaica. — *Proceedings Boston Society Natural History* 38: 111–130.
- EHRlich, D. (1979). Predation by bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) on eggs and newly hatched larvae of the plains leopard frog (*Rana blairi*). — *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 15: 25–26.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1953): Die Bestimmungen der Kaulquappen nach ihrem Verhalten. — *Die Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift* 6: 16–18.
- FOG, K. (1997): Zur Verbreitung des Springfrosches in Dänemark. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — *Rana* 2: 23–34.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — *Herpetologica* 16: 183–190.
- GROSSE, W.-R. & S. BAUCH (1997): Zur Entwicklung der Kaulquappen und der Juvenes des Springfrosches im Freiland und Labor. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — *Rana* 2: 207–220.
- GROSSENBACHER, K. (1988): Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. — *Documenta faunistica helvetiae* 7, Basel (Schweizerischer Bund für Naturschutz).
- GROSSENBACHER, K. (1997): Der Springfrosch *Rana dalmatina* in der Schweiz. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — *Rana*, 2: 59–65.
- GRUBER, U. (1972): Zur Metamorphose überwinternder Larven von *Alytes o. obstetricans* (LAURENTI, 1768). — *Aquaterra* 9: 20–24.

- GÜNTHER, R., J. PODLOUCKY & R. PODLOUCKY (1996): Springfrosch - *Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840. In: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. — Jena (Fischer).
- GUYETANT, R., W. TEMMERMANS & J. N. AVRILLIER (1999): Phénologie de la reproduction chez *Pelodytes punctatus* DAUDIN, 1802 (Amphibia, Anura). — Amphibia-Reptilia 20: 149–160.
- HACHTEL, M., L. DALBECK, A. HEYD & K. WEDDELING (1997): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*) im Großraum Bonn: Verbreitung, Laichgewässerwahl und Vergesellschaftung insbesondere im Vergleich zum Grasfrosch (*Rana temporaria*). In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 221–230.
- HEUSSER, H. (1970): Laich-Fressen durch Kaulquappen als mögliche Ursache spezifischer Biotoppräferenzen und kurzer Laichzeiten bei europäischen Froschlurchen (Amphibia, Anura). — Oecologia 4: 83–88.
- HEUSSER, H. (1971): Laich-Räubern und -Kannibalismus bei sympatrischen Anuren-Kaulquappen. — Experientia 27: 474.
- HEUSSER, H. (2000): Kaulquappen fressen Laich und Schlüpflinge europäischer Anuren (Amphibia). — Zeitschrift für Feldherpetologie 7: 177–202.
- JUNGFER, K.-H. & P. WEYGOLDT (1999): Biparental care in the tadpole-feeding Amazonian treefrog *Osteocephalus oophagus*. — Amphibia-Reptilia 20: 235–249.
- KLUGE, A. G. (1981): The life history social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* BOULENGER, a nest-building gladiator frog. — Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan 160: 1–170
- KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.) (1997): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*). Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2, Rangsdorf.
- KUHN, J. & T. ROHRBACH (1998): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Springfroschs (*Rana dalmatina*). — Herpetofauna 20: 16–24.
- KUHN, J. & J. SCHMIDT-SIBETH (1998): Zur Biologie und Populationsökologie des Springfroschs (*Rana dalmatina*): Langzeitbeobachtungen aus Oberbayern. — Zeitschrift für Feldherpetologie 5: 115–137.
- LIPPUNER, M. (1997): Springfrosch (*Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840) in den Kantonen Zürich und Thurgau entdeckt. — Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 142: 105–113.
- LIPPUNER, M. (2000): Der Springfrosch (*Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840) - ein neu festgestelltes Faunenelement der Kantone Thurgau und Zürich. — Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft, Frauenfeld 56: 89–110.
- LIPPUNER, M. (unpubl. Ms.): Entwicklungsunterschiede bei *Rana dalmatina* und *Rana temporaria*.
- MCDIARMID, R. W. & R. ALTIG (1999): Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae. — Chicago (University of Chicago Press).
- OBST, F.-J. (1971): Der Springfrosch - unsere seltenste Braunfroschart. — Naturschutzarbeit und naturkundliche Heimatforschung in Sachsen, Berlin 13: 62–69.
- PETRANKA, J. W., M. E. HOPEY, B. T. JENNINGS, S. D. BAIRD & S. J. BOONE (1994): Breeding habitat segregation of wood frogs and american toads: the role of interspecific tadpole predation and adult choice. — Copeia 1994: 691–697.
- PETRANKA, J. W. & C. A. KENNEDY (1999): Pond tadpoles with generalized morphology: is it time to reconsider their functional roles in aquatic communities? — Oecologia 120: 621–631.
- PINTAR, M., C. BAUMGARTNER & A. WARINGER-LÖSCHENKOHL (1997): Verbreitung des Springfrosches in Auegebieten der niederösterreichischen Donau. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 153–158.
- PODLOUCKY, R. (1997a): Verbreitung und Bestandssituation des Springfrosches in Niedersachsen. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 71–82.
- PODLOUCKY, R. (1997b): Bausteine zur Biologie des Springfrosches in Niedersachsen. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 243–250.
- RIIS, N. (1991): A field study of survival, growth, biomass and temperature dependence of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* larvae. — Amphibia-Reptilia 12: 229–243.

- RIIS, N. (1997): Field studies on the ecology of the agile frog in Denmark. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 189–202.
- ROHRBACH, T. & J. KUHN (1997): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*) im westlichen Bodenseeraum 1994–1996: Verbreitung – Bestände – Laichgewässer. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 251–261.
- RYSER, J. (1988): Clutch parameters in a swiss population of *Rana temporaria*. — Herpetological Journal 1: 310–311.
- SCHMIDTLER, J. F. & U. GRUBER (1980): Die Lurchfauna Münchens. Eine Studie über die Verbreitung, die Ökologie und den Schutz der heimischen Amphibien. — Schriftenreihe Naturschutz und Landschaftspflege, München, 12: 105–139.
- SCHUSTER, A. (2001): Bestandsschwankungen einer Population des Springfroschs (*Rana dalmatina*) in einer Aulandschaft des Alpenvorlands (Traun, Österreich): Diskussion möglicher Ursachen. — Zeitschrift für Feldherpetologie 8: 111–118.
- SINSCH, U. (1998): Biologie und Ökologie der Kreuzkröte. — Bochum (Laurenti).
- SOFIANIDOU, T. S. & P. KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1983): Studies on the biology of the frog *Rana dalmatina* BONAPARTE during the breeding season in Greece (Amphibia: Anura: Ranidae). — Amphibia-Reptilia 4: 125–136.
- TEJEDO, M. (1991): Effect of predation by two species of sympatric tadpoles on embryo survival in natterjack toads (*Bufo calamita*). — Herpetologica 47: 322–328.
- THIELCKE, G. (1987): Bestand, Wanderverhalten und Gewichte der Amphibien in zwei für den Naturschutz wiederhergestellten Teichen im Naturschutzgebiet Mindelsee. — Beiheft Veröffentlichungen Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg, Karlsruhe 41: 235–262.
- THIESMEIER, B. (1992): Daten zur Larvalentwicklung der Geburtshelferkröte *Alytes o. obstetricans* (LAURENTI, 1768) im Freiland. — Salamandra 28: 34–48.
- VAN BUSKIRK, J. & K. L. YUREWICZ (1998): Effects of predators on prey growth rate: relative contributions of thinning and reduced activity. — Oikos 82: 20–28.
- WARINGER-LÖSCHENKOHL, A. (1988a): An experimental study of microhabitat selection and microhabitat shifts in European tadpoles. — Amphibia-Reptilia 9: 219–236.
- WARINGER-LÖSCHENKOHL, A. (1988b): Sukzession und Wachstum von Amphibienlarven in vier Kleingewässern in Wien und Niederösterreich. — Salamandra 24: 287–301.
- WEIBEL, U., B. EGLI & B. SCHMITTER (1995): Verbreitung des Springfrosches (*Rana dalmatina* BONAP.) im Kanton Schaffhausen. — Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 40: 111–116.
- WELLS, K. D. (1979): Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, *Bufo typhonius*. — Biotropica 11: 301–307.
- ZAR, J. H. (1999). Biostatistical analysis. 4. Aufl. — Upper Sadle River (Prentice-Hall Inc.).
- ZAVADIL, V. (1994): Die historische und aktuelle Verbreitung der Kreuzkröte in der Tschechischen Republik mit Bemerkungen über ihre Biologie. — Berichte Landesamt Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Halle, 14: 39–40.
- ZAVADIL, V. (1997): Zur Verbreitung, Biologie und zum Status des *Rana dalmatina* in der Tschechischen Republik mit Anmerkungen zur Bionomie aus der Slowakei. In: KRONE, A., K.-D. KÜHNEL & H. BERGER (Hrsg.): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*); Ökologie und Bestandssituation. — Rana 2: 45–58.

Eingangsdatum: 3.7.2001

Anschriften der Verfasser:

HANS HEUSSER, Frohberg 49d, CH-8645 Rapperswil-Jona

MARIO LIPPUNER, Ruvria 335, CH-7430 Thusis. E-Mail: mlippune@hsr.ch

BENEDIKT R. SCHMIDT, Abteilung Ökologie, Zoologisches Institut der Universität Zürich, CH-8057 Zürich. E-Mail: bschmidt@zool.unizh.ch