

X Zusammenfassung

Im Fokus des Erprobungs- und Entwicklungs- (E+E)-Vorhabens „Amphibienlebensräume in der Zivilisationslandschaft“ stand die Erprobung von Maßnahmen zum Erhalt und zur Entwicklung der Populationen typischer Amphibienarten in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft. Die hier vorgestellten, abschließenden Arbeiten des Zoologischen Forschungsmuseums Alexander Koenig (ZFMK) von Mai 2000 bis Oktober 2003 stellten eine Wiederaufnahme der wissenschaftlichen Begleituntersuchungen an sieben Amphibienarten im Drachenfesler Ländchen südlich von Bonn dar, die von 1988 bis 1995 im Rahmen des E+E-Vorhabens „Vernetzung von Amphibien-Lebensräumen“ durchgeführt wurden (vgl. KNEITZ 1998, KNEITZ et al. 1996, SCHÄFER 1993, SCHÄFER & KNEITZ 1993). Grundlage des Vorhabens waren die Anlage von drei künstlichen Folienteichen zur Ergänzung des bestehenden Gewässerinventars im Jahr 1988 sowie die Ansiedlung des Kammmolches (*Triturus cristatus*) an zwei Gewässern Anfang der 1990er Jahre. Die im Anschluss daran durchgeführten wissenschaftlichen Untersuchungen dienten der Erfolgskontrolle der praktischen Naturschutzmaßnahmen und der Ableitung von konkreten Handlungsempfehlungen. Mit seiner Laufzeit von elf Untersuchungsjahren in einem Zeitraum von 15 Jahren gehört das Projekt nicht nur zu den weltweit seltenen Langzeituntersuchungen über Amphibien, sondern darüber hinaus zu den wenigen Studien, in denen nicht nur ein Einzelgewässer, sondern die Bestände in einem Gewässerverbund und deren demographische Interaktionen untersucht wurden.

Ziel des Gesamtvorhabens war es, einen Beitrag zum Verständnis der Dynamik von Amphibienpopulationen in Agrarökosystemen zu leisten, Empfehlungen für die Entwicklung und Vernetzung von Amphibienlebensräumen abzuleiten und Grundlagen für die Entwicklung raumspezifischer landschaftsökologischer Vorstellungen am Beispiel der Amphibien zu schaffen. Der vorliegende Abschlussbericht der wissenschaftlichen Begleitung bewertet den langfristigen Effekt der Neuanlage von zusätzlichen Kleingewässern auf einen bestehenden Verbund von Gewässern in einem typischen Ausschnitt einer Agrarlandschaft. Bestandsentwicklung, Populationsstruktur und Ausbreitung von Bergmolch (*Triturus alpestris*), Teichmolch (*T. vulgaris*) und Kammmolch (*T. cristatus*), Erdkröte (*Bufo bufo*), Wasserfröschen (*Rana esculenta*-Komplex), Grasfrosch (*R. temporaria*) und Springfrosch (*R. dalmatina*) wurden im Rahmen dieser Langzeitstudie an fünf Gewässern dokumentiert und im Hinblick auf folgende Fragestellungen analysiert:

Langzeitdynamik: Wie verläuft die langjährige Bestandsentwicklung der sieben Amphibienarten? Welche Faktoren steuern diese Dynamik? Können die Gewässer langfristig stabile und eigenständige Amphibienvorkommen aufbauen? Gibt es Unterschiede zwischen natürlichen und künstlichen Gewässern als Laichplatz? Können künstliche Kleingewässer natürliche Gewässer ergänzen bzw. ersetzen?

Altersstruktur und Überlebensraten: Welche Bedeutung haben Überleben und Rekrutierung bei den einzelnen Arten? Lassen sich Parameter finden, welche die Überlebensraten negativ beeinflussen? Weisen die Bestände eine arttypische Altersstruktur auf?

Ausbreitung und Genfluss: Wie hoch und kontinuierlich ist der Individuenaustausch? Wie stark ist der Genfluss zwischen den Gewässern und von welchen Faktoren ist er abhängig? Haben Immigration und Emigration messbare demographische Auswirkungen auf die Amphibienpopulationen?

Bewertung und Weiterentwicklung feldherpetologischer Methoden: Welchen relativen Einfluss haben invasive Markierungsmethoden auf die Überlebensraten der Arten? Wie hoch ist die Effektivität von Fangzäunen und Reusen für Zensusuntersuchungen bei Amphibien? Wirken sich Fangzäune auf ihre gewässernahen Wanderbewegungen aus? Wie beeinflussen Kleinsäuger-Ausstiegshilfen die Fängigkeit von Landfallen für Amphibien?

Die sieben Amphibienarten zeichneten sich trotz augenscheinlich eher geringer Veränderung der Habitate durch große Schwankungen der Laichpopulationen und in noch stärkerem Maße der jährlichen Jungtieraufkommen aus. Ein negativer **Trend** über den Gesamtzeitraum von mehreren tausend Adulti und zehntausenden Metamorphlingen pro Jahr auf wenige Adulti fast ohne Reproduktion war jedoch nur bei der Erdkröte zu beobachten. Berg- und Teichmolch konnten dagegen dauerhaft alle fünf Gewässer besiedeln und besaßen schließlich als häufigste Arten im Gebiet sehr große Laichpopulationen von mehreren tausend Tieren. Der Kammmolch nahm die neuen Gewässer wesentlich zögerlicher an und besaß erst in der letzten Projektphase einen Gesamtbestand von 60 bis 150 Tieren. Die Ansiedlungsaktion unterstützte seine Ausbreitung und dauerhafte Etablierung im Gebiet. Nach einer ebenfalls schleppenden Besiedlungsphase konnten sich auch die Wasserfrösche – im Gebiet war *Rana lessonae* mit über 80 % der dominierende Phänotyp, *R. kl. esculenta* mit 11 % und *R. ridibunda* mit weniger als 3 % vertreten – dauerhaft mit bis zu 600 Tieren etablieren. Bestände und Reproduktionserfolg der beiden Braunfroscharten schwankten – ohne erkennbaren Langzeittrend – relativ stark bei Laichpopulationen von zuletzt knapp 300 Tieren beim Grasfrosch bzw. 800 Individuen beim Springfrosch. Durch die angelegten Gewässer wurden Teich- und Bergmolch, Spring- sowie Wasserfrösche gefördert. Für Erdkröte, Grasfrosch und Kammmolch spielten sie nur eine untergeordnete Rolle.

Ursachen für die Bestandsschwankungen können innerartliche Dichtephänomene, die sich in verringerter Größe der Metamorphlinge und geringerer Emergenz bei zunehmender Larvendichte bemerkbar machen, Austrocknen der Laichgewässer und Prädation durch Fische, aber auch durch wirbellose Räuber sein. Zwischenartliche Konkurrenz war dagegen mit den vorliegenden Daten nicht nachweisbar.

Im Vergleich zur teilweise extrem hohen **Mortalität** in der Phase vom Ei bis zum metamorphisierten Jungtier war die Adultsterblichkeit der hierauf untersuchten vier Anurenarten moderat und weitgehend geschlechtsunabhängig. Die jährliche Überlebensrate der geschlechtsreifen Tiere reichte von 12 % bei der Erdkröte bis zu 51 % beim Springfrosch. Eine jährliche Teilnahme am Fortpflanzungsgeschehen war bei allen vier Arten die Regel. Zumindest einzelne Tiere erreichten ein sehr hohes Lebensalter und nahmen bis zu einem Alter von elf (Grasfrosch) bzw. zehn Jahren (Kammmolch, Erdkröte, Wasser- und Springfrösche) regelmäßig am Reproduktionsgeschehen teil. Kammmolch, Erdkröte und Springfrosch besaßen darüber hinaus eine hohe Laich-

gewässertreue über viele Jahre hinweg. Teilweise zeichnet sich eine mit dem Alter bzw. der Laicherfahrung zunehmende Überlebenswahrscheinlichkeit ab. Die im Vergleich zur Literatur sehr niedrigen Überlebensraten der Erdkröte sind auffällig und nicht ohne weiteres erklärbar.

Die bei Gras- und Springfrosch modellhaft durchgeführten Analysen zur **Rekrutierung** machen klar, dass jahres- und gewässerspezifisch sowohl ein schwankender Anteil von erstmals laichenden Tieren als auch von Wiederkehrern merklich auf die jährlichen Populationsgrößen einwirken kann. In manchen Jahren heben sich solche Schwankungen gegenseitig auf, in anderen Jahren können sie sich verstärken. Der Springfrosch besaß eine geringere Adultsterblichkeit sowie konstantere Jungtieraufkommen und Rekrutierungsraten als der Grasfrosch und zeigte sich damit in wesentlichen Populationsparametern stärker als K-Strategie.

Die skeletochronologischen Untersuchungen zur **Altersstruktur** an den Raniden sowie an Berg- und Teichmolch zeigten für die Arten typische Altersklassenverteilungen und Generationszeiten. Hinweise auf gravierende Rekrutierungslücken und damit Reproduktionsausfälle wurden nicht gefunden.

Die Methoden zur Messung von **Genfluss und Ausbreitung** – Allozymmarker und Fang-Wiederfangdaten, modellhaft angewandt v. a. bei Teich- und Bergmolch – sprechen für einen erheblichen und mehr oder weniger kontinuierlichen Genfluss zwischen den Laichgemeinschaften im Untersuchungsgebiet. Aus den **Allozymmarkerdaten** berechnete, geringe gewässerspezifische F_{st} -Werte (meist $F_{st} \ll 0,1$) implizieren eine geringe Substrukturierung der maximal ca. 1.800 m voneinander entfernten Deme. Potenzielle Barrieren – v. a. mäßig befahrene Verkehrswege – verringern deutlich den Genfluss. Die genetische Variabilität im Untersuchungsgebiet scheint für die beiden Molcharten nicht fitnessrelevant eingeschränkt zu sein. Allerdings gibt es beim Teichmolch Hinweise auf zurückliegende genetische Bottlenecks.

Die **Fang-Wiederfang-Daten zur Dispersion** untermauern im wesentlichen die Resultate der indirekten, populationsgenetischen Methoden. Sie belegen bei allen daraufhin untersuchten Arten eine erhebliche Ausbreitung bereits laicherfährener Adulti in andere Laichgemeinschaften. Zwischen 4,5 % (Bergmolch) und ca. 15 % (Wasserfrösche) der Adulti wechselten in den drei Untersuchungsjahren das Gewässer. Eine Simulation der Dispersionswahrscheinlichkeiten bei Berg- und Teichmolch in Abhängigkeit von Distanz und Populationsgröße zeigt für zwei kritische Größen (Rescue-Effekt und Ein-Migrant-pro-Generation-Kriterien) eine erhebliche Ausstrahlungskraft der Quellpopulationen in das Umfeld an. Anhand dieser Daten lassen sich Mindestentfernungen für die Anlage von Gewässern bestimmen, die eine hohe Besiedlungswahrscheinlichkeit gewährleisten.

Der Vergleich der **Markierungsmethoden** Phalangenamputation und Transponderimplantation bei den Froschlurchen ergab keine unterschiedlichen Auswirkungen auf die Überlebensraten. Bis auf weiteres kann die Anwendung beider Methoden daher empfohlen werden. Aufgrund der höheren Fehlerquote bei der Phalangenamputation durch Markier- und Ablesefehler ist die Transponderimplantation trotz höherer Materialkosten vorzuziehen.

Die begrenzte **Effektivität der Fangzaunanlage** ermöglicht es nur in Ausnahmefällen, alle oder fast alle Individuen zu erfassen. Die Untersuchungen zeigten, dass je nach Amphibienart, Gewässer und Dauer der Abschränkung eines Laichgewässers ganz unterschiedliche Anteile der tatsächlichen Laichpopulation erfasst werden. Während bei den Molchen im Mittel nur zwischen 50 und 80 % der Individuen registriert wurden, war die Zauneffektivität im Falle der Anuren mit Mittelwerten von 70 bis 95 % günstiger. Der Einsatz von Fangzäunen kann die gewässernahe Migration v. a. von Molchen deutlich beeinflussen und führt bei Anwendung über mehrere Jahre zu einer messbaren Akkumulation von Tieren innerhalb der Fanganlage. Die Notwendigkeit dauerhafter Fangzäune an Laichgewässern sollte daher genau abgewogen werden; gegebenenfalls können andere Methoden (z. B. Reuseneinsatz oder temporäre Zäune) ohne artifizielle Effekte ähnliche Fangeffizienzen bieten. Die **Effektivität von Eimerfallen** an Fangzäunen wird durch Kleinsäugerausstiegshilfen (Stöcke) insbesondere für Molche, weniger für Anuren, erheblich verringert. Andererseits leisten Ausstiegshilfen in Form von Stöcken einen effektiven Beitrag zur Verringerung der Kleinsäugermortalität und sollten daher, wenn immer möglich, verwendet werden.

Insgesamt veranschaulichen die Langzeitdaten, dass auch in vergleichsweise intensiv genutzten Agrarlandschaften kopfstarke Amphibienbestände bestehen können. Erhebliche Schwankungen der Adultbestände und noch stärker der Jungtieraufkommen scheinen sowohl in weitgehend natürlichen als auch in stärker vom Menschen beeinflussten Lebensräumen eher die Regel als die Ausnahme zu sein. Damit sind sie Folgen der Lebensstrategie von Amphibien und nicht grundsätzlich Ausdruck negativer anthropogener Einflüsse auf Populationen. Solange geeignete Landlebensräume vorhanden sind und individuenreichere Quellpopulationen in erreichbarer Entfernung (bis ca. 1.500 m–2.000 m) liegen, sind auch als eher ausbreitungsschwach geltende Arten wie Berg- und Teichmolch in der Lage, neue Gewässer innerhalb einer Generation zu besiedeln oder bestehende Kleinstpopulationen durch Zuwanderung vor dem Aussterben zu bewahren. In diesem Fall tragen neu angelegte Gewässer effektiv zur Persistenz von Amphibienbeständen in einem größeren Landschaftsraum bei.

XI Summary

The testing and development project "Amphibian habitats in an agricultural landscape" focused on the testing of measures for conservation and development of typical amphibian populations in the Central European cultural landscape. The project performed by the Zoologisches Forschungsmuseum A. Koenig (ZFMK) from May 2000 until October 2003, continued the survey of seven amphibian species in the "Drachenfelder Ländchen" near Bonn, which was accomplished from 1988 to 1992 as well as from 1993 to 1995 in a former E+E-project "Cross-linking of amphibian habitats". It was based on the establishment of three artificial foil ponds in the year 1988 as an addition to existing waters and the introduction of the great crested newt to two waters a few years later. During the following monitoring the practical measures were evaluated and the results were used as a basis for recommendations for amphibian conservation. Due to its running time of 15 years with eleven years of amphibian survey the project belongs to the world-wide rare long-term studies on amphibians. It was one of the few studies, in which more than one single waterbody and the demographic interactions of the inhabiting populations were examined.

The aim of the project was to increase the understanding of amphibian population dynamics in agricultural ecosystems and to derive recommendations for the development and cross-linking of amphibian habitats. The population dynamics, population structure and dispersal of alpine newt (*Triturus alpestris*), smooth newt (*T. vulgaris*), great crested newt (*T. cristatus*), water frogs (*Rana esculenta*-complex), common frog (*R. temporaria*), agile frog (*R. dalmatina*) and common toad (*Bufo bufo*) were recorded at five ponds from 1989 to 2003 and analysed with different methods and in respect of the following questions:

Long-term dynamics: What do the population dynamics of the amphibian species look like? Which factors affect these dynamics? Are the waters suitable for the development of sustainable amphibian populations? Are there quality differences between natural and artificial waters as breeding sites? Can artificial waters support and/or replace natural waters?

Age structure and survival rates: How important are survival and recruitment for populations of different species? Do the populations show typical age structures?

Dispersal and gene flow: Does dispersal between ponds take place, and if so, at which amount and frequency? Does dispersal contribute to gene flow between waters and which factors affect it? Do immigration and emigration have demographic effects on the amphibian populations?

Evaluation and improvement of herpetological field methods: What is the relative impact of invasive marking methods on the survival rates of different species? Are drift fences and funnel traps effective enough for census investigations and do they alter natural movement behaviour of amphibians near the pond? Do wooden sticks, used as ladders for small terrestrial mammals to reduce their mortality? Do they affect the effectiveness of pitfall traps for amphibians?

The seven species of amphibians showed large variations of population sizes and even larger fluctuations in reproductive success. There were no hints of a general population decline, as observed in many amphibian species in other regions ("global amphibian decline"). An overall negative trend was observed only in the common toad, which population declined from several thousand adults and ten thousands metamorphs per year to only a few adults with nearly no reproductive success. In contrast, alpine and smooth newts settled in all five waters and were in the end the most frequent species in the study area, with population sizes of several thousand animals. The introduction of great crested newts was successful. The population finally developed to 60–150 individuals in the last project phase. After a sluggish settlement phase the water frogs also established sustainable populations with up to 600 animals in the area. *Rana lessonae* was the dominating phenotype (80 %, *R. kl. esculenta* with 11 % and *R. ridibunda* less than 3 %). Population sizes and reproductive success of common and agile frog varied strongly without recognisable long-term trend. The populations contained at last 300 adults of the common frog respectively 800 individuals of the agile frog. With the establishment of the artificial ponds, smooth and alpine newts as well as agile and water frogs were promoted. For common toad, common frog and great crested newt the measures were less effective. Observed fluctuations in population sizes are probably due to density effects especially in the larval phase which becomes apparent in a reduced size of metamorphs and a reduced number of juveniles per female. Further reasons for deme size fluctuations might be the occasional desiccation of breeding ponds and predation by fish or by invertebrates. In contrast, interspecific competition could not be detected.

Compared to the partially extreme high mortality in the phase from egg to metamorphosis, mortality of the adults of the four studied anuran species was moderate and mostly independent from sex. Survival rates per year varied between 12 % (*Bufo bufo*) and 51 % (*Rana dalmatina*). Annual reproduction was common in all four species. At least a few specimen reached an old age and took part in reproduction until an age of eleven (common frog) respectively ten years (great crested newt, common toad, agile and water frogs). The moderate survival rates of *Triturus cristatus* in connection with constant population sizes and partially high juvenile output do not indicate negative anthropogenic effects whereas the very low survival rates of *Bufo bufo* (compared to literature) are remarkable and could not be explained.

The relationship of recruitment and adult survival was estimated for common and agile frogs. Dependent on year and pond, these varying factors influence the population sizes, by sometimes neutralising each other, sometimes adding up. Agile frogs showed a lower adult mortality, a more regular reproductive success and recruitment than common frogs and seemed to pursue a K-strategy. The age structures of the brown frogs as well as of alpine and smooth newts showed the typical distributions and generation times of the species. No serious gaps in recruitment were found.

Allozyme data and capture-mark-recapture analysis – applied to smooth and alpine newts – indicate a substantial and more or less continuous gene flow between breeding sites. F_{ST} -values calculated from the allozyme data were very low (usually $F_{ST} \ll 0,1$) and suggest low differentia-

tion of demes, which were situated maximally 1.800 m of each other. Potential barriers, e. g. roads, showed a significantly reduced gene flow. The overall genetic variability of the two newt species does not seem to be reduced, and it is not likely that genetic load affect the fitness of the individuals. However data for the smooth indicates a past time genetic bottleneck. Dispersal estimates from capture-mark-recapture-analysis mainly support the results of the genetic methods. They show a substantial dispersal of experienced breeders between demes. The dispersal rates of adults within three years ranged between 4,5 % (alpine newt) and approx. 15 % (water frogs). This dispersion seems to be high enough to overcome local extinction and avoid negative influence of isolation on individual fitness. A simulation of the dispersal probabilities of alpine and smooth newts as a function of distance and population size reveals an estimate of minimum distances for the supply of new ponds, which will be colonised with a given probability.

The comparison of two marking methods (toe clipping and implantation of passive integrated transponders) in anurans did not show differences in survival. Until further notice the application of both methods can therefore be recommended. Due to the higher error rate in toe clipping caused by marking errors and problems in recognising the code the transponder implantation is to be preferred despite higher material costs.

Because of the limited effectiveness of drift fences in most cases it is not possible to register all or nearly all individuals. The investigations show that the portion of captured individuals depends on the amphibian species, the characteristics of the ponds and the duration of the study. While the effectiveness of the drift fences for the newts ranged only between 50 and 80 %, it was somewhat higher in the case of the anurans, with average values from 70 to 95 %. The use of durable drift fences clearly affects the amphibian movement and leads over several years to an accumulation of animals within the fence. The necessity for durable drift fences should therefore be weighed out exactly; if necessary, other methods (e.g. aquatic funnel traps or temporary drift fences), which have no accumulating effect can offer similar capture efficiencies. The effectiveness of pitfall traps at drift fences is substantially reduced by wooden sticks, which are used to reduce small mammal mortality. This effect is higher in newts than in anurans. On the other hand, sticks can effectively reduce the mortality of small mammals and therefore should be used whenever possible.

The long term data illustrate that large amphibian populations could sustain in intensively used agrarian landscapes. Substantial fluctuations in population sizes and reproductive success are mainly consequences of the life history traits of amphibians and do not always express negative man-made influences on populations. As long as suitable land habitats are present and source populations with many individuals exist in a distance of up to 2.000 m, even those amphibian species, which are believed to have small dispersal ranges such as the alpine and the smooth newt, are able to colonise new ponds or prevent existing populations from extinction. In this case new established ponds contribute effectively to the persistence of amphibian populations in a larger landscape area.