

Möglichkeiten und Grenzen der Analyse von Ursachen des Artenrückgangs aus herpetofaunistischen Kartierungsdaten am Beispiel einer langjährigen Erfassung

KLAUS HENLE

Potentials and limitations of causal inferences on declines in the herpetofauna from mapping data illustrated by a long-term mapping example

Mapping data have been major sources for the documentation of amphibian and reptile declines and of potential threats. Often, all potential threats are taken as proven actual causes of decline although the presented data analysis is seldom sufficient for such claims. The potential for causal inferences is limited because of a general lack of rigorous field designs. Nevertheless, the potential of mapping data for such inferences is seldom fully realised. Therefore, comparisons of the relative importance of various potential threats among regions and thus the development of effective conservation strategies are hampered.

In this paper, potential methods for causal inferences are briefly outlined. The potential and limits of causal inferences from mapping data are illustrated with an example from an approximately 50 km² area west of Stuttgart, Baden-Württemberg, Germany. During a 26-years-period of data collecting without a design, 13 and seven species of amphibians and reptiles, respectively, were observed. Two amphibian species (*Hyla arborea* and *Bufo calamita*) became extinct, and two species (*Triturus cristatus* and *Rana esculenta/lessonae*) declined considerably. A total of 124 populations became extinct including the 54 unsuccessful recolonisation attempts out of a total of 107 observed recolonisations. Analysing the data as natural field experiments, only 24 % of the extinctions (22 unknown and 8 uncertain causes) remained unexplained in spite of the lack of a rigorous design. Habitat change was the prime factor responsible for declines; e.g., 24 % of the water bodies used for spawning disappeared. Pollution was the second major cause. Many extinctions were due to natural causes, but with the exception of two, they were limited to small and very small populations. Predation by fish caused two losses. No extinction could be attributed to other predators, collecting, competition with exotic species, or road traffic. However, a motor way build before the start of the mapping project acts as a barrier to the reinvasion of a partially restored spawning site at which amphibians became extinct due to pollution.

Recommendations for planning the collection of mapping data are made to improve their potential for causal inferences on declines.

Key words: Amphibia, Reptilia, mapping data, natural field experiments, causal analysis of decline: habitat loss, pollution, predation, collecting, exotic invaders, traffic.

Zusammenfassung

Kartierungen stellen die wichtigste Datengrundlage für die Dokumentation des Artenrückgangs von Amphibien und Reptilien und dessen potentiellen Ursachen dar. Häufig werden alle potentiellen Gefährdungen als tatsächlich belegte Ursachen

betrachtet, obwohl die präsentierte Datenauswertung dies nur begrenzt zuläßt. Wegen generell fehlender Versuchsplanung sind die Möglichkeiten für kausale Analysen der Ursachen für den Artenrückgang aus Kartierungsdaten beschränkt. Das dafür vorhandene Potential von Kartierungsdaten wird aber nie ausgeschöpft, weswegen Vergleiche der relativen Bedeutung verschiedener Ursachen und die Entwicklung effektiver, auf die entsprechende Situation zugeschnittener Schutzstrategien erheblich erschwert werden.

In dieser Arbeit werden die für Kausalanalysen verfügbaren Methoden kurz vorgestellt. Am Beispiel von Kartierungsdaten, die über einen Zeitraum von 26 Jahren in einem ca. 50 km² großen Untersuchungsgebiet westlich von Stuttgart, Baden-Württemberg, gesammelt wurden, werden die Möglichkeiten und Grenzen von Kausalanalysen für den Artenrückgang bei Amphibien und Reptilien illustriert. Im Untersuchungsgebiet wurden 13 Amphibien- und sieben Reptilienarten nachgewiesen. Im Untersuchungszeitraum starben zwei Arten aus (*Hyla arborea* und *Bufo calamita*), zwei weitere (*Triturus cristatus* und *Rana esculenta/lessonae*) wurden sehr selten. Insgesamt starben 124 Populationen aus. Von 107 nachgewiesenen Neugründungen waren nur 53 erfolgreich. Durch die Auswertung natürlicher Freilandexperimente konnten die Ursachen »erklärt« werden (22mal blieb die Ursache unbekannt und 8mal unsicher). Habitatveränderungen, insbesondere der Verlust von 24 % der Laichgewässer, gefolgt von Gewässerverschmutzung waren die häufigsten Ursachen für das Erlöschen von Populationen; so verschwanden insgesamt 24 % der Gewässer. Natürliche Verluste traten ebenfalls oft auf, jedoch mit zwei Ausnahmen ausschließlich bei Klein(st)populationen. Als weitere Ursache für Extinktionen konnte Prädation durch Fische belegt werden. Andere Prädatoren, Konkurrenz mit eingeschleppten Arten, Fang sowie Straßentod spielten dagegen keine nachweisbare Rolle; jedoch verhindert eine Autobahn, die vor Beginn der Untersuchung gebaut wurde, die Neubesiedlung eines teilweise regenerierten Gewässers, dessen Amphibienbestand durch Verschmutzung erloschen war.

Abschließend werden Empfehlungen für die Planung von Kartierungen gegeben, mit denen die Grundlagen für spätere Kausalanalysen für den Artenrückgang gegenüber der derzeitigen Praxis verbessert werden kann.

Schlagnote: Amphibia, Reptilia, Kartierungen, Bestandsveränderung, Natürliche Experimente, Kausalanalyse, Gefährdungsursachen: Habitatveränderungen, Stoffliche Belastungen, Freßfeinde, Sammeln, Konkurrenz mit fremdländischen Arten, Verkehr.

1 Einleitung

Amphibien und Reptilien werden in Europa zunehmend als Zeigergruppen für einen generellen Artenrückgang betrachtet (BLAB 1985, 1986, THIELCKE et al. 1983). Der Rückgang an sich wurde in Europa und in anderen Kontinenten im Rahmen zahlreicher Kartierungen wohl dokumentiert (z. B. CAREY 1993, FELDMANN 1981, HAYES & JENNINGS 1986, HÖLZINGER 1987, LEMMEL 1977, MAHONY 1993, OSBORNE 1990). Selbst in vom Menschen wenig beeinflussten Gebieten wird ein flächiger Rückgang vermutet (BLAUSTEIN & WAKE 1990, YOFFE 1992); allerdings fehlen bisher ausreichende Untersuchungen, die diesen Rückgang oder gar eventuelle Ursachen belegen könnten (vgl. PECHMANN et al. 1991; siehe jedoch OSBORNE 1989).

Während der vermutete, weltweite, flächige Rückgang der Amphibien wesentlich auf bisher noch unbekannte Faktoren zurückgeführt wird (BLAUSTEIN & WAKE 1990, YOFFE 1992) und bekannte Ursachen vernachlässigt werden, besteht bei lokalen und regionalen Untersuchungen die umgekehrte Tendenz: Hier werden in der Regel konkrete Faktoren als Ursachen genannt, deren kausale Verknüpfung mit den beobachteten Rückgängen im einzelnen jedoch oft schwer nachweisbar ist und daher selten versucht wird (HENLE & STREIT 1990). So wird zwischen potentiellen Gefährdungen und nachgewiesenen Ursachen häufig nicht klar unterschieden, und viele Gelegenheiten zum Nachweis kausaler Zusammenhänge oder zumindest zur sorgfältigen Untermuerung von Hypothesen bleiben ungenutzt. Eine wissenschaftlich fundierte Analyse kausaler Zusammenhänge ist aber für wirksame Schutzbestrebungen unabdingbar, da nur dann zielgerichtet die notwendigen Gegenmaßnahmen getroffen werden können.

Kartierungen stellen die wichtigste Datengrundlage für die Dokumentation des Artenrückgangs von Amphibien und Reptilien und dessen potentiellen Ursachen dar und werden diese Rolle auch künftig behalten. Daher sollte versucht werden, das Potential von Kartierungen für kausale Analysen möglichst optimal zu nutzen, ohne bezüglich Ursachen für einen Rückgang die Daten unzulässig über deren Aussagegrenzen hinaus zu interpretieren. Das heißt, auch die Grenzen der Aussagekraft von Kartierungen muß offen dargelegt werden. Vielen Kartierern sind die für Kausalanalysen verfügbaren Methoden wegen fehlender Ausbildung in Statistik und Versuchsplanung nicht ausreichend bekannt. Das Ziel dieser Arbeit besteht daher darin, die ungenutzten Möglichkeiten, aber auch die Grenzen von kausalen Analysen, die sich aus den üblichen Kartierungsansätzen ergeben, am Beispiel einer langjährigen Kartierung (HENLE & RIMPP 1994) aufzuzeigen. Weiterhin werden Hinweise zur Optimierung von Kartierungen gegeben, bei deren Beachtung spätere kausale Auswertungen erleichtert werden. Ich hoffe, damit zu einer Verbesserung der Planung und Auswertung von künftigen Kartierungen sowie der fachlichen Absicherung der herpetologischen Naturschutzarbeit und somit zum Schutz unserer Amphibien und Reptilien beizutragen.

2 Methoden der Kausalanalyse zum Artenrückgang

Für das Erkennen kausaler ökologischer Zusammenhänge können drei auf Prinzipien der Versuchsplanung und -auswertung aufbauende methodische Ansätze Verwendung finden: Laborexperimente, Freilandexperimente und natürliche bzw. ungeplante Experimente (DIAMOND 1986, HENLE & STREIT 1990). Für alle drei Experimente ist ganz wesentlich, daß ausreichend Kontrollpopulationen vorhanden sind, bei denen der fragliche Faktor (z. B. Straßenverkehr) nicht einwirkt. Ebenso ist es wichtig, eine präzise Frage in Form einer sogenannten Nullhypothese zu formulieren, beispielsweise: »Chemikalische Gewässerbelastungen führen nicht zu einer erhöhten Aussterberate im Vergleich zu unbelasteten Gewässern«. Die Wahrscheinlichkeit dieser Nullhypothese wird dann statistisch geprüft. Die Vor- und Nachteile der drei verschiedenen Ansätze lassen sich kurz zusammengefaßt wie folgt darstellen.

Laborexperimente haben den Vorteil, daß Störgrößen weitgehend ausgeschaltet, unabhängige Variablen (in unserem Fall potentielle Gefährdungsfaktoren) kon-

Während der vermutete, weltweite, flächige Rückgang der Amphibien wesentlich auf bisher noch unbekannte Faktoren zurückgeführt wird (BLAUSTEIN & WAKE 1990, YOFFE 1992) und bekannte Ursachen vernachlässigt werden, besteht bei lokalen und regionalen Untersuchungen die umgekehrte Tendenz: Hier werden in der Regel konkrete Faktoren als Ursachen genannt, deren kausale Verknüpfung mit den beobachteten Rückgängen im einzelnen jedoch oft schwer nachweisbar ist und daher selten versucht wird (HENLE & STREIT 1990). So wird zwischen potentiellen Gefährdungen und nachgewiesenen Ursachen häufig nicht klar unterschieden, und viele Gelegenheiten zum Nachweis kausaler Zusammenhänge oder zumindest zur sorgfältigen Untermuerung von Hypothesen bleiben ungenutzt. Eine wissenschaftlich fundierte Analyse kausaler Zusammenhänge ist aber für wirksame Schutzbestrebungen unabdingbar, da nur dann zielgerichtet die notwendigen Gegenmaßnahmen getroffen werden können.

Kartierungen stellen die wichtigste Datengrundlage für die Dokumentation des Artenrückgangs von Amphibien und Reptilien und dessen potentiellen Ursachen dar und werden diese Rolle auch künftig behalten. Daher sollte versucht werden, das Potential von Kartierungen für kausale Analysen möglichst optimal zu nutzen, ohne bezüglich Ursachen für einen Rückgang die Daten unzulässig über deren Aussagegrenzen hinaus zu interpretieren. Das heißt, auch die Grenzen der Aussagekraft von Kartierungen muß offen dargelegt werden. Vielen Kartierern sind die für Kausalanalysen verfügbaren Methoden wegen fehlender Ausbildung in Statistik und Versuchsplanung nicht ausreichend bekannt. Das Ziel dieser Arbeit besteht daher darin, die ungenutzten Möglichkeiten, aber auch die Grenzen von kausalen Analysen, die sich aus den üblichen Kartierungsansätzen ergeben, am Beispiel einer langjährigen Kartierung (HENLE & RIMPP 1994) aufzuzeigen. Weiterhin werden Hinweise zur Optimierung von Kartierungen gegeben, bei deren Beachtung spätere kausale Auswertungen erleichtert werden. Ich hoffe, damit zu einer Verbesserung der Planung und Auswertung von künftigen Kartierungen sowie der fachlichen Absicherung der herpetologischen Naturschutzarbeit und somit zum Schutz unserer Amphibien und Reptilien beizutragen.

2 Methoden der Kausalanalyse zum Artenrückgang

Für das Erkennen kausaler ökologischer Zusammenhänge können drei auf Prinzipien der Versuchsplanung und -auswertung aufbauende methodische Ansätze Verwendung finden: Laborexperimente, Freilandexperimente und natürliche bzw. ungeplante Experimente (DIAMOND 1986, HENLE & STREIT 1990). Für alle drei Experimente ist ganz wesentlich, daß ausreichend Kontrollpopulationen vorhanden sind, bei denen der fragliche Faktor (z. B. Straßenverkehr) nicht einwirkt. Ebenso ist es wichtig, eine präzise Frage in Form einer sogenannten Nullhypothese zu formulieren, beispielsweise: »Chemikalische Gewässerbelastungen führen nicht zu einer erhöhten Aussterberate im Vergleich zu unbelasteten Gewässern«. Die Wahrscheinlichkeit dieser Nullhypothese wird dann statistisch geprüft. Die Vor- und Nachteile der drei verschiedenen Ansätze lassen sich kurz zusammengefaßt wie folgt darstellen.

Laborexperimente haben den Vorteil, daß Störgrößen weitgehend ausgeschaltet, unabhängige Variablen (in unserem Fall potentielle Gefährdungsfaktoren) kon-

auch für natürliche dynamische Experimente, kann durch Kenntnisse über die Biologie der betroffenen Arten und die Ökologie der betroffenen Lebensräume geschehen (vgl. z. B. DICKMANN et al. 1993, KING 1984, SCHLÜPMANN 1982). Diese Chancen werden bei der Auswertung von Kartierungsergebnissen sehr selten genutzt. Kapitel 4.1 zeigt Beispiele dafür auf.

3 Material und Methoden

3.1 Untersuchungsgebiet und Erfassungsmethoden

Das ca. 50 km² große Untersuchungsgebiet liegt am westlichen Rande des Großraumes Stuttgart. Landwirtschaftliche Nutzflächen dominieren (57 %), gefolgt von Wäldern (33 %), der Rest sind Siedlungen und Kleingärten. Abgesehen von einer Ausdehnung des besiedelten Bereiches in agrarische, für Amphibien und Reptilien unbedeutende Flächen hinein änderte sich die Landnutzung im Untersuchungszeitraum nur wenig. Allerdings hat die Zahl der Stillgewässer deutlich abgenommen (siehe 3.2). Das Untersuchungsgebiet ist arm an natürlichen Gewässern und thermisch begünstigten Standorten. Eine ausführlichere Beschreibung würde von HENLE & RIMPP (1994) publiziert.

Im Untersuchungsgebiet wurden Amphibien und Reptilien und deren Lebensräume sowie potentielle Gefährdungsfaktoren seit 1966 mit unterschiedlicher Intensität kartiert (RIMPP & HERMANN 1987, RIMPP 1992, HENLE & RIMPP 1993, 1994) (Abb. 1).

Zur Charakterisierung der Laichgewässer wurden unter anderem folgende Faktoren erfaßt: Art, Größe und Tiefe (< 2 m / > 2 m) des Gewässers, Beschattung (4 Kategorien), Flachwasserzonen schmal (< 1 m breit) oder ausgedehnt (> 1 m breit), Uferstruktur (flach/steil, verbaut/unverbaut), Deckungsgrad der Unterwasservegetation, der Schwimmblattpflanzen, des Röhrichs und des Ufergebüsches sowie Lage (Entfernung zu Verkehrsanlagen, Umgebung: Laubwald, Feuchtwiese, Siedlung, etc.). Bei Reptilienhabitaten wurden Biotoptyp, Exposition, Vorhandensein von Sonnenplätzen und offenen Bereichen, Deckungsgrad der Kraut-, Strauch- und Baumschicht (jeweils 4 Klassen) sowie die Lage erfaßt. Für alle kartierten Populationen wurden darüber hinaus alle potentiellen Gefährdungen registriert.

Quantitative Schätzungen von Gesamtbeständen wurden nie vorgenommen. Bei den jährlichen Erfassungen wurde jedoch teilweise die relative Häufigkeit in groben Kategorien geschätzt. Amphibienpopulationen wurden als groß bzw. klein bezeichnet, wenn die geschätzte Häufigkeit am Laichgewässer > 100 bzw. < 50 Alttiere betrug. Bei Reptilien wurden unregelmäßige Beobachtungen von Einzeltieren als kleine Population betrachtet, während regelmäßige Einzelbeobachtungen von *A. fragilis* und Schlangen bzw. mehr als zehn beobachtete Eidechsen als große Populationen bezeichnet wurden.

Im Verlaufe der 26-jährigen Kartierung wurde das gesamte Untersuchungsgebiet weitgehend flächendeckend durchstreift, um alle potentiellen Lebensräume für Amphibien und Reptilien mindestens einmal zu erfassen. Abgesehen von Kleinstlebensräumen und nach der ersten Begehung entstandenen neuen Lebensräumen dürfte die Erfassung der Amphibien- und Reptilienhabitate vollständig sein. Die Auswahl der

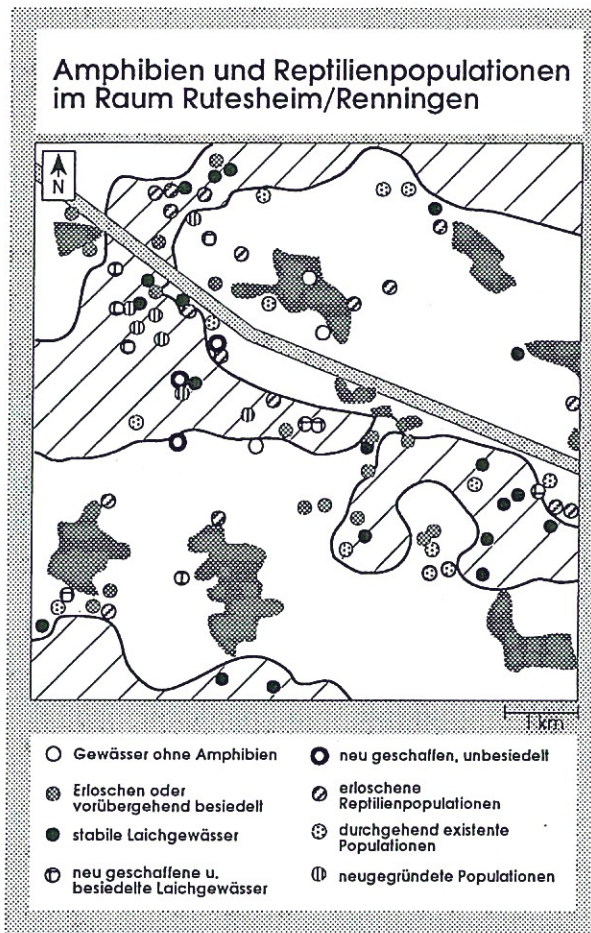


Abb. 1: Räumliche Verteilung und Dynamik von Amphibien- und Reptilienpopulationen im Untersuchungsgebiet. Schraffiert: Waldgebiete; dunkel: Siedlungen; weiß: landwirtschaftliche Flächen.

Location and dynamics of amphibian and reptile populations in the study site. hatched: forested area; dark: villages; white: agricultural areas.

mehrfach erfaßten Lebensräume geschah ungeplant, wie für die meisten Kartierungen üblich. Die größten und artenreichsten Lebensräume wurden weitgehend jährlich begangen, die übrigen unregelmäßig. Siehe HENLE & RIMPP (1994) für eine Übersicht über alle erfaßten Habitate.

3.2 Aussterbe- und Neubesiedlungsdynamik

Im Untersuchungsgebiet konnten insgesamt 13 Amphibien- und 7 Reptilienarten nachgewiesen werden (HENLE & RIMPP 1994) (Tab. 1), von denen allerdings der Fadenmolch (*Triturus helveticus*), die Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) und die Rotwangenschmuckschildkröte (*Trachemys scripta*) ausgesetzt wurden und im Untersuchungsgebiet nicht heimisch sind; *Triturus helveticus* kommt allerdings in benachbarten Gebieten vor (RIMPP & HERMANN 1987). Im Untersuchungszeitraum starben die Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und der Laubfrosch (*Hyla arborea*) aus und der Springfrosch (*Rana dalmatina*) siedelte sich aktiv an.

Amphibienpopulationen traten an 91 % der 54 erfaßten Feuchtgebietskomplexe auf.

Von den 82 untersuchten Gewässern dieser Feuchtgebietskomplexe verschwanden insgesamt 24 %: sieben durch Be- bzw. Verbauung, fünf durch Verfüllung, vier durch Nutzungsänderung bzw. -aufgabe in Erdabbaugebieten, zwei durch natürliche Verlandung, eines durch fehlende Abdichtung des Bodens und ein weiteres weitgehend durch Absenkung des Grundwasserspiegels. Diesen Verlusten stehen die Neuschaffung bzw. Neuanlage von fünf Teichen (einer davon bestand schon in den 1930er Jahren) durch die Forstverwaltung, von sechs Amphibienschutzgewässern, von einer Viehtränke als Ersatz für eine verlandete Doline und von drei aufgrund ihrer Lage und Struktur jedoch als Amphibienhabitate bedeutungslosen Wasserauffangbecken am Rande einer Landstraße gegenüber. Zusätzlich wurde ein Gewässer für den Naturschutz renaturiert.

Im Zeitraum der Untersuchung konnten insgesamt 107 Neubesiedlungen (94 durch Amphibien und 13 durch Reptilien) nachgewiesen werden (HENLE & RIMPP 1993), von denen jedoch nur 51 Amphibien- sowie zwei Reptilienpopulationen bestehen blieben. Die erfolgreichen Neugründungen durch Amphibien fanden an den neuangelegten oder renaturierten Gewässern statt. Weitere Neubesiedlungen traten an den bereits bestehenden Gewässern auf, waren aber in der Regel nicht beständig und basierten meist nur auf wenigen Individuen (Stand 1991). Den Neugründungen stehen Verluste von 102 Amphibien- bzw. 22 Reptilienpopulationen gegenüber (Tab. 1).

3.3 Datenauswertung

Gezielte Untersuchungen zur Analyse des Isolationsgrades benachbarter Populationen fehlen. Daher können die beobachteten Neugründungen bzw. Erlöschungen nicht in Populationen und Subpopulationen differenziert werden. Allerdings liegen indirekte und Zufallsbeobachtungen zur Dispersion vor (HENLE & RIMPP 1993, 1994), die darauf hindeuten, daß die meisten Amphibien- und ein Teil der Reptilienarten im Untersuchungsgebiet als Metapopulationen strukturiert sind, deren Subpopulationen einen geringen Austausch aufweisen, aber insgesamt — wie in größeren Untersuchungsräumen zu erwarten — ein Kontinuum von völlig isolierten Populationen bis gering getrennten Subpopulationen vorliegt. Eine willkürliche Aufteilung dieses Kontinuums wurde nicht vorgenommen. Der Begriff Population wird also unabhängig vom Grad der Isolation für alle Individuen in einem zur Fortpflanzung genutzten Biotop (z. B. ein Gewässer) benutzt, das räumlich durch nicht zur Fortpflanzung geeignete Biotope abgegrenzt ist. Zusammenhängende, heterogen strukturierte Fortpflanzungslebensräume werden nur als ein Lebensraum betrachtet. Sommerlebensräume von Amphibien wurden nicht spezifisch kartiert und können daher nicht in die Auswertung einbezogen werden. Die Datengrundlage entspricht also insgesamt derjenigen, die normalerweise bei mehrjährigen Kartierungen eines begrenzten Untersuchungsgebietes vorliegt.

Methodisch schwierig zu handhaben ist weiterhin eine Unterscheidung zwischen Nachweislücke und tatsächlichem Erlöschen (vgl. DEN BOER 1990) sowie Laichplatzwechsel (TESTER 1990). Hierbei sollte ein konservativer Ansatz gewählt werden. Fehlende Nachweise bei Arten, die schwierig nachweisbar sind, wurden nur dann als Verluste gewertet, wenn trotz intensiver Erfassung mindestens fünf Jahre lang

Von den 82 untersuchten Gewässern dieser Feuchtgebietskomplexe verschwanden insgesamt 24 %: sieben durch Be- bzw. Verbauung, fünf durch Verfüllung, vier durch Nutzungsänderung bzw. -aufgabe in Erdabbaugebieten, zwei durch natürliche Verlandung, eines durch fehlende Abdichtung des Bodens und ein weiteres weitgehend durch Absenkung des Grundwasserspiegels. Diesen Verlusten stehen die Neuschaffung bzw. Neuanlage von fünf Teichen (einer davon bestand schon in den 1930er Jahren) durch die Forstverwaltung, von sechs Amphibienschutzgewässern, von einer Viehtränke als Ersatz für eine verlandete Doline und von drei aufgrund ihrer Lage und Struktur jedoch als Amphibienhabitate bedeutungslosen Wasserauffangbecken am Rande einer Landstraße gegenüber. Zusätzlich wurde ein Gewässer für den Naturschutz renaturiert.

Im Zeitraum der Untersuchung konnten insgesamt 107 Neubesiedlungen (94 durch Amphibien und 13 durch Reptilien) nachgewiesen werden (HENLE & RIMPP 1993), von denen jedoch nur 51 Amphibien- sowie zwei Reptilienpopulationen bestehen blieben. Die erfolgreichen Neugründungen durch Amphibien fanden an den neuangelegten oder renaturierten Gewässern statt. Weitere Neubesiedlungen traten an den bereits bestehenden Gewässern auf, waren aber in der Regel nicht beständig und basierten meist nur auf wenigen Individuen (Stand 1991). Den Neugründungen stehen Verluste von 102 Amphibien- bzw. 22 Reptilienpopulationen gegenüber (Tab. 1).

3.3 Datenauswertung

Gezielte Untersuchungen zur Analyse des Isolationsgrades benachbarter Populationen fehlen. Daher können die beobachteten Neugründungen bzw. Erlöschungen nicht in Populationen und Subpopulationen differenziert werden. Allerdings liegen indirekte und Zufallsbeobachtungen zur Dispersion vor (HENLE & RIMPP 1993, 1994), die darauf hindeuten, daß die meisten Amphibien- und ein Teil der Reptilienarten im Untersuchungsgebiet als Metapopulationen strukturiert sind, deren Subpopulationen einen geringen Austausch aufweisen, aber insgesamt — wie in größeren Untersuchungsräumen zu erwarten — ein Kontinuum von völlig isolierten Populationen bis gering getrennten Subpopulationen vorliegt. Eine willkürliche Aufteilung dieses Kontinuums wurde nicht vorgenommen. Der Begriff Population wird also unabhängig vom Grad der Isolation für alle Individuen in einem zur Fortpflanzung genutzten Biotop (z. B. ein Gewässer) benutzt, das räumlich durch nicht zur Fortpflanzung geeignete Biotope abgegrenzt ist. Zusammenhängende, heterogen strukturierte Fortpflanzungslebensräume werden nur als ein Lebensraum betrachtet. Sommerlebensräume von Amphibien wurden nicht spezifisch kartiert und können daher nicht in die Auswertung einbezogen werden. Die Datengrundlage entspricht also insgesamt derjenigen, die normalerweise bei mehrjährigen Kartierungen eines begrenzten Untersuchungsgebietes vorliegt.

Methodisch schwierig zu handhaben ist weiterhin eine Unterscheidung zwischen Nachweislücke und tatsächlichem Erlöschen (vgl. DEN BOER 1990) sowie Laichplatzwechsel (TESTER 1990). Hierbei sollte ein konservativer Ansatz gewählt werden. Fehlende Nachweise bei Arten, die schwierig nachweisbar sind, wurden nur dann als Verluste gewertet, wenn trotz intensiver Erfassung mindestens fünf Jahre lang

Tab. 1: Nachgewiesene und vermuteten Ursachen für Verluste von Amphibien- und Reptilienpopulationen. L: Anzahl Verluste durch unmittelbar letale Einwirkungen; D: Anzahl Verluste, die mittels dynamischer Experimente nachgewiesen wurden oder wahrscheinlich sind; S: Anzahl Verluste durch natürliche Sukzession im Lebensraum; T: Anzahl Verluste durch Trockenfallen; E: Anzahl erfolgloser Etablierungsversuche. Werte in []: Anzahl erloschener Populationen, bei denen der entsprechende Faktor zusammen mit dem Erlöschen auftrat, aber wegen ungenügender Anzahl von Kontrollen nicht als Ursache belegt werden konnte.

Known and inferred causes of decline. L: lethal habitat losses; D: habitat losses demonstrated or very likely by the analysis of dynamic experiments; S: losses due to natural succession; T: losses due to the drying-out of spawning sites; E: unsuccessful colonisation attempts. In []: Number of observed losses coinciding with assumed causes, but with insufficient controls for an analysis of natural experiments.

Art	Verlustursachen					
	Anzahl Popula- tionen	Habitatver- lust (L-D)	Stoffliche Belastun- gen	Fische	Natürliche Verluste (S-T-E)	unbekannt
<i>Salamandra salamandra</i>	11	1-0	—	—	—	—
<i>Triturus alpestris</i>	44	6-1	[1]	—	2-3-3	6
<i>T. cristatus</i>	6	2-0	—	[1]	—	2
<i>T. helveticus</i>	3	—	—	—	0-0-2	—
<i>T. vulgaris</i>	17	2-0	[1]	—	2-2-1	4
<i>Bombina variegata</i>	15	3-0	—	—	2-3-2	1
<i>Bufo bufo</i>	37	4-0	5	—	0-4-1	1
<i>B. calamita</i>	2	2-0	—	—	—	—
<i>B. viridis</i>	5	2-0	—	—	—	—
<i>Hyla arborea</i>	7	1-0 [1]	—	—	0-0-3	2
<i>Rana dalmatina</i>	9	—	—	—	0-0-1	—
<i>R. esculenta/lessonae</i>	12	4-0	2	—	0-0-1	2
<i>R. temporaria</i>	34	3-0	[1]	2	2-1-3	1
<i>(Emys orbicularis)</i>	1	—	—	—	0-0-1	—
<i>(Trachemys scripta)</i>	2	—	—	—	0-0-2	—
<i>Lacerta agilis</i>	19	1-0	—	—	[2]	2
<i>L. vivipara</i>	21	1-8	—	—	—	—
<i>Anguis fragilis</i>	16	1-0 [1]	—	—	—	—
<i>Coronella austriaca</i>	6	—	—	—	—	—
<i>Natrix natrix</i>	10	1-0	—	—	0-0-1	1
Summe	277	43 + [2]	7 + [3]	2 + [1]	42 + [2]	22

keine Nachweise gelangen. Fünf Jahre wurden gewählt, da die meisten heimischen Amphibienarten in klimatisch vergleichbaren Gebieten ein Turn-over der Laichpopulation von unter oder bis zu fünf Jahren aufweisen (z. B. HEUSSER 1970, RYSER 1986, TESTER 1990, WOLF 1994, KUHN 1994, BELL 1977). Als schwierig nachweisbar betrachtet wurden Molche in großen, reich strukturierten Gewässern, alle Schlangenarten, die Blindschleiche (*Anguis fragilis*) sowie Eidechsen in Kleinstpopulationen auf großen, potentiell geeigneten Flächen. Ebenso wurde an Gewässern, die zeitweise trockenfielen, Verluste und spätere Neubesiedlungen nur dann als solche registriert, wenn die Zwischenzeit mindestens fünf Jahre betrug, da Amphibien auch vernichtete Laichgewässer in den Folgejahren aufsuchen können (vgl. HEUSSER 1970, BLAB 1986, KUHN 1994) und ein beobachteter Ausfall nur Ausfall eines Jahrganges und nicht Aussterben bzw. Abwandern der Population bedeuten muß.

Detaillierte Angaben über die erfaßten Biotope und die Veränderungen in ihrem Artenbestand wurden von HENLE & RIMPP (1993, 1994) publiziert. Geringfügige Abweichungen gegenüber diesen Autoren beruhen auf wenigen zusätzlichen Daten, die für die vorliegende Arbeit zur Verfügung standen, drei vorläufigen Klassifikationen in HENLE & RIMPP (1993), die nach vollständiger Auswertung in dieser Arbeit korrigiert werden, und einem Druckfehler.

Die statistischen Auswertungen folgen SACHS (1982). Wahrscheinlichkeitstheoretische Aussagen basieren auf dem Lehrbuch von BOSCH (1976).

4 Analyse der Ursachen für das Aussterben von Populationen

Als Ursachen für das Erlöschen von Populationen werden in der Literatur immer wieder dieselben Faktoren genannt, die sich in sieben Gruppen einteilen lassen (HENLE & STREIT 1990). Nachfolgend werden für diese sieben Gruppen von Faktoren die Möglichkeiten und Grenzen für eine kausale Analyse der Ursachen aufgezeigt, die sich aus den vorliegenden Kartierungsdaten ergeben. Die Ergebnisse der Analysen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

4.1 Habitatzerstörung und -veränderung

Von insgesamt 82 erfaßten einzelnen Laichgewässern wurden im Untersuchungszeitraum 16 vollständig vernichtet. Mit den Gewässern verschwanden 32 Amphibienpopulationen (= 31 % der Verluste) sowie eine Population der Ringelnatter (*Natrix natrix*) (= 5 % der Reptilienverluste). Für eine Population von *H. arborea* ist der Zeitpunkt des Erlöschens nicht näher bekannt. Er lag möglicherweise schon vor der vollständigen Vernichtung des entsprechenden Gewässers. Die Beeinträchtigung des Laichgewässers kann daher nur als vermutliche Ursache bezeichnet werden. Da aber die gesamte Umgebung zuvor bereits überbaut wurde und als Landlebensraum zunehmend verloren ging, kann dieser Verlust als wahrscheinlich durch Habitatveränderungen verursacht aufgelistet und muß nicht unbekannt Ursachen zugerechnet werden (Tab. 1). Von den vernichteten Populationen gehörten je zehn zu den im Untersuchungsgebiet großen bzw. kleinen Populationen; bei den restlichen elf ist die Größe nicht ausreichend bekannt.

Der Lebensraum von vier Reptilienpopulationen verschwand unter Beton und Rasen. Biologische Kernrisse, daß auf Beton und Rasen keine Reptilienpopulationen leben können, ersetzen in diesem Fall die sonst unverzichtbaren Kontrollen. Entsprechendes gilt bei der vollständigen Vernichtung der lebensnotwendigen Laichgewässer von Amphibien.

Für zwei Arten, die Waldeidechse (*Lacerta vivipara*) und den Bergmolch (*Triturus alpestris*), kann je ein umfangreiches natürliches dynamisches Experiment zu Habitatveränderungen ausgewertet werden. Im Untersuchungszeitraum wurden 21 Populationen von *L. vivipara* nachgewiesen; davon lebten 14 im Bereich von Wäldern. Der Lebensraum von acht dieser Populationen wurde mit Koniferen oder dichtem Buchenbestand aufgeforstet; keine davon überlebte. Der Lebensraum der übrigen sechs

Populationen blieb als offener Laub- bzw. Laubmischwald mit Lichtungen oder besonnten breiten Wegrändern erhalten; keine dieser Populationen erlosch. Unter der extrem konservativen Annahme, daß im Beobachtungszeitraum exakt acht Populationen aussterben müssen, beträgt die Wahrscheinlichkeit für ein zufälliges Aussterben von acht Populationen ausschließlich in den veränderten Lebensräumen:

$$\alpha = \binom{8}{14} = 0,0003$$

Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,03 % kann also die Nullhypothese »die Habitatveränderungen im Wald hatten keinen Einfluß auf das Erlöschen von *L. vivipara*« abgelehnt werden.

Geschlossene Kronendächer, die kein direktes Sonnenlicht auf den Boden lassen, bieten *L. vivipara* nur selten Möglichkeiten, ihre bevorzugte Aktivitätstemperatur von 29–34 °C (VAN DAMME et al. 1986) zu erreichen. Die meisten lebensnotwendigen physiologischen Prozesse wie verschiedene Aspekte der Nahrungsaufnahme erreichen erst bei Körpertemperaturen von 25–30 °C 80 % ihres Optimalwertes (VAN DAMME et al. 1991); unterhalb von 16 °C stellt *L. vivipara* im Sommer ihre Aktivität völlig ein (VAN DAMME et al. 1990). Thermophysiologische Kenntnisse zusammen mit entsprechenden Temperaturmessungen hätten also auch ohne ein natürliches dynamisches Experiment mit Kontrollpopulationen die beobachteten Verluste Habitatveränderungen zuschreiben können, allerdings mit einer geringen Unsicherheit, da die mikroklimatischen Bedingungen zwar die Aktivität erheblich einschränken, aber nicht unmittelbar letal wirken.

Zehn Bombentrichter bzw. Dolinen von, je nach jährlichem Wasserstand, 1–175 m² Größe nördlich und westlich von Rutesheim wurden fast jährlich erfaßt. Acht davon liegen in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica*) bzw. in Mischbeständen aus vorwiegend Buchen, wenigen Fichten (*Picea abies*) und einigen Kiefern (*Pinus* sp.); eines lag am Übergangsbereich zwischen Laubwald und altem Fichtenwald. *Triturus alpestris* laichte jährlich in allen neun dieser Dolinen. Die zehnte Doline lag in einer Fichtenschonung. Mit Aufwachsen der Schonung nahm hier *T. alpestris* in den 1980er Jahren zunehmend ab und erlosch 1986. Wenn von zehn Populationen eine ausstirbt, beträgt die Chance, daß dies zufällig am beeinträchtigten Gewässer geschieht, 1/10 = 0,1. Abgesehen von Populationen, die durch Habitatzerstörungen erloschen, starben im Untersuchungsgebiet insgesamt 15 von 37 erfaßten Bergmolchpopulationen aus. Dies bedeutet also eine durchschnittliche Extinktionswahrscheinlichkeit von 0,41 (in 26 Jahren). Unter Berücksichtigung dieser Extinktionswahrscheinlichkeit beträgt die Chance für ein zufälliges Erlöschen der Population im Fichtenwald nur 0,04. Die Hypothese »Das Aufkommen von Fichtenwald hat zum Erlöschen der Population geführt« wird zusätzlich dadurch gestützt, daß eine weitere Population in ca. 1,5 km Entfernung nach zunehmender Beschattung durch Fichtenmonokultur erlosch; allerdings nahm hier auch der Wasserstand sehr stark ab (HENLE & RIMPP 1994), so daß diese Population nicht direkt als Kontrolle verwendet werden kann.

Ein paralleles Zustandsexperiment erhärtet die Schlußfolgerung, daß dichter Fichtenwald (im Untersuchungsgebiet) zum Erlöschen von Bergmolchpopulationen führt: Ein weiterer Bombentrichter lag in einem dichten Fichtenwald ca. 15 m von einem der anderen zehn Bombentrichter entfernt. Er wurde zwischen 1966–1989 gemieden.

Nach starken Sturmschäden im Winter 1989/90 und folgendem Kahlschlag laichte *T. alpestris* in beiden Folgejahren in diesem Gewässer ab. Allerdings laicht *T. alpestris* in anderen Untersuchungsgebieten, wenn auch selten, in beschatteten Gewässern in Fichtenbeständen (LOSKE & RINSCHKE 1985). Daher müßte das Zustandsexperiment alleine nur sehr vorsichtig interpretiert werden. Denkbar wäre, daß lockerer Bestand an Fichten oder Unterschiede in der Abpufferung der Gewässer die von LOSKE & RINSCHKE (1985) beobachtete Besiedlung ermöglichte.

Sowohl das Zustandsexperiment als auch das Ergebnis des anschließenden dynamischen Experimentes gilt in gleicher Weise für die Erdkröte (*Bufo bufo*). Sie fehlte allerdings in der Doline, die in der aufwachsenden Fichtenschonung lag und in der *T. alpestris* erlosch. Für *B. bufo* kann also durch Habitatveränderung zwar eine Neubesiedlung aber keine Extinktion belegt werden.

Die Gründe für die Nichteignung des Gewässers bzw. das Erlöschen von *T. alpestris* können nicht sicher belegt werden. Sowohl die kühle, schattige Lage als auch eine Versauerung des Bodens bzw. des Wassers könnten dafür verantwortlich sein. Für beide Faktoren liegen keine örtlichen Meßwerte vor. Untersuchungen zu Minimaltemperaturen, unter denen eine Larvalentwicklung bei *T. alpestris* noch erfolgreich verläuft bzw. über bevorzugte Laichgewässertemperaturen, sind mir nicht bekannt. Schattige Laichgewässer werden allerdings von *T. alpestris* im Untersuchungsgebiet teilweise besiedelt (HENLE & RIMPP 1994); außerdem lebt die Art andernorts unter wesentlich extremeren Klimabedingungen, laicht dann allerdings nur in thermisch begünstigten Gewässern (NÖLLERT & NÖLLERT 1992).

In Nadelwaldmonokulturen treten am Boden häufig niedrige pH-Werte unter pH 5 auf (MÜCKENHAUSEN 1985). Diese dürften jedoch terrestrischen *T. alpestris* keine Probleme bereiten, da adulte *T. alpestris* in Laichgewässern mit Werten unter pH 5 angetroffen werden können (STEVENS 1987). Embryonen zeigen dagegen bei Werten unter pH 4,5 eine erhöhte Sterblichkeit, die bei pH 4 100 % erreicht (BÖHMER et al. 1990). Säureschübe im Frühjahr nach der Schneeschmelze könnten also für das Vermeiden des Gewässers verantwortlich sein. Leider liegen keine eigenen Messungen vor, doch LOSKE & RINSCHKE (1985) haben in Tümpeln in Fichtenbeständen pH-Werte von < 4 gemessen und ein Verpilzen abgestorbener Laichschnüre von *B. bufo* beobachtet. Der mit der Beschattung gleichzeitig geringfügig abnehmende Wasserspiegel mag zu einer Reduktion der Population beigetragen haben, doch kann er als Hauptgrund ausgeschlossen werden, da drei der übrigen Dolinen über einen Zeitraum von 1–3 Jahren erheblich niedrigere Wasserstände von maximal 20 cm aufwiesen, ohne daß sie von *T. alpestris* aufgegeben wurden.

Eine Blindschleichen-Population starb nach qualitativen Veränderungen ihres Lebensraumes aus: Im Rahmen des Ausbaus einer Straße am Ortsrand wurde die Wegböschung verkleinert, wesentlich steiler gestaltet und mit Blocksteinen befestigt. Im Untersuchungsgebiet war sonst keine andere Population von ähnlichen Lebensraumveränderungen betroffen. In den insgesamt 15 weiteren kartierten Habitaten von *A. fragilis* fanden teilweise starke Veränderungen (im Extremfall eine lockere Wohnbebauung) statt, ohne daß die Art erlosch. Für eine experimentelle Auswertung fehlen also ausreichend ähnlich beeinflusste und unverändert gebliebene Vergleichshabitats, so daß für diesen Fall Habitatveränderungen nur als Ursache vermutet werden können.

An fünf Teichen auf extensiv genutzten Wiesen bzw. Brachland wurden 3–7 Amphibienarten ($\bar{x} = 5,4$) (stets *B. bufo*, *R. temporaria* sowie entweder *T. vulgaris* oder *T. alpestris*, außerdem *R. esculenta/lessonae*, *R. dalmatina*, *H. arborea* und *T. cristatus*) sowie an vier dieser Gewässer zusätzlich eine Reptilienart (*N. natrix*) festgestellt. Dagegen fehlten Amphibien an einem Teich auf einer Wiese inmitten intensiv landwirtschaftlich genutzter Flächen, in dessen Umkreis von 300 m weder Wälder, Hecken, Feldraine noch Ruderalflächen vorhanden waren. Außer in der Lage unterschied sich der Teich noch durch eine vollständige Uferbebuschung und einen fehlenden Schilfgürtel.

Kleinstgewässer mit einem Durchmesser von maximal 5 m zeigten ähnliche Verhältnisse. In solchen Gewässern auf extensiv genutzten Wiesen oder Brachflächen ($n = 4$) laichten stets Grasfrösche (*R. temporaria*) ab, während sie an den beiden entsprechenden Kleingewässern auf intensiv genutztem Ackerland fehlten. Hecken und Feldgehölze stellen für die meisten Amphibien essentielle Sommer- oder Winterquartiere dar (z. B. STUMPEL 1993: *Hyla arborea*; BEEBEE 1985: *Triturus* spp.), während intensiv genutzte Äcker und Wiesen mikroklimatisch ungeeignet sind (WOLF 1994) und vermutlich auch kaum Schutz vor Prädatoren bieten können; *N. natrix* braucht darüber hinaus thermisch begünstigte Eiablageplätze (ZUIDERWIJK et al. 1993), die in einer ausgeräumten Umgebung fehlen.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß Habitaterstörungen und -veränderungen im Untersuchungszeitraum für das Erlöschen von 43 (Teil-)Populationen sicher und für zwei weitere wahrscheinlich verantwortlich sind. Dies entspricht 35–36 % der Verluste.

4.2 Stoffliche Belastungen

Durch Umweltgifte bzw. Düngung wurden insgesamt fünf Gewässer stark belastet. In einem flachen, ca. 200 m² großen Restgewässer eines 1928 trockengelegten, großen Feuchtgebietes (Tümpel beim Hundesportplatz Rotesheim) wurden nach 1972 bis Anfang der 1980er Jahre wiederholt Altöl, Styropor und anderer Müll illegal »entsorgt«. Zusätzliche Belastungen traten durch Einschwemmungen von Tierexkrementen aus einer angrenzenden Anlage eines Kleintierzüchtervereins auf. Berg- (*Triturus alpestris*) und Teichmolch (*T. vulgaris*) erloschen während dieser Belastungsphase (letzte Nachweise jeweils 1975). *Rana temporaria* gab in der zweiten Hälfte der 1970er Jahre zunehmend dieses Gewässer auf, hielt sich aber als kleine Laichpopulation bis 1988 in einem angrenzenden Graben, der nur während außergewöhnlich hoher Wasserstände von den erwähnten Belastungen betroffen war.

Ein in ca. 150 m Entfernung liegendes, sehr ähnliches Gewässer desselben ehemaligen Feuchtgebietskomplexes — die beiden Gewässer sind durch eine Autobahn getrennt — kann als Kontrollgewässer dienen. Hier kommen noch alle drei Arten vor. *R. temporaria* überlebte weiterhin an einem anderen Gewässer, das eine ähnliche Tiefe, Uferstruktur, Größe, Beschattung, Bewuchs und Lage (Umgebung: Wiese, Entfernung zum Wald in der Kategorie 100–250 m) aufwies. An diesem Gewässer wurden Molche erst nach 1980 systematisch erfaßt, weswegen es für diese nicht als Kontrollgewässer dienen kann. Zusätzliche Kontrollgewässer (mit zwei Populationen von *T. alpestris* sowie je drei Populationen von *T. vulgaris* und *R. temporaria*)

können nur eingeschränkt herangezogen werden, da sie sich entweder in der Größe, Tiefe oder durch eine andere Uferstruktur deutlich unterscheiden; weitere neun potentielle Kontrollpopulationen von *T. alpestris* lebten in Gewässern, die zwar von der Größe und der Uferstruktur vergleichbar sind, jedoch alle in Laubwald liegen und teilweise deutlich größere Tiefe aufweisen. Bei Berücksichtigung aller dieser Populationen erreicht nur für *T. alpestris* die Wahrscheinlichkeit für ein zufälliges Aussterben an dem belasteten Gewässer beinahe Signifikanz ($\alpha = 0,09$).

Das weitere Abbläichen von *R. temporaria* im unbelasteten Graben belegt allerdings, daß zumindest für diese Art die Ursachen im Laichhabitat und nicht im Landlebensraum gelegen haben muß. Auch das gemeinsame Erlöschen aller drei Arten mit der Belastung deutet auf die Belastung als Ursache hin, doch muß angemerkt werden, daß *B. bufo* an dem erwähnten Gewässer vor 1970 ausstarb, also vor Auftreten starker Belastungen. Die Hypothese »das Erlöschen der drei Arten geschah nur zufällig am belasteten Gewässer« kann also nicht widerlegt werden, auch wenn vieles gegen diese Hypothese spricht. Deshalb sollten diese drei Verluste nur als »vermutlich durch stoffliche Belastungen bedingt« bezeichnet werden (vgl. Tab. 1).

Zwei unmittelbar hintereinander liegende Gewässer, die Längenbühlenteiche, werden von Jauche aus einem Schweinemastbetrieb belastet. Beide Teiche wurden Anfang der 1970er Jahre als Naturdenkmal aufgrund ehemals großer Wasserfrosch-Populationen (*R. lessonae/esculenta*) ausgewiesen (HENLE & RIMPP 1994). Bei meiner Ersterfassung (1973) waren die Gewässer bereits stark belastet. Zu diesem Zeitpunkt laichten nur noch *B. bufo* und *R. temporaria* an beiden Teichen. Die Belastung ist seit Ende der 1980er Jahre zwar deutlich zurückgegangen, eine erfolgreiche Laichentwicklung fand jedoch ebensowenig statt wie im übrigen Untersuchungszeitraum, in dem nur *R. temporaria* noch regelmäßig, aber stets erfolglos ablaichte. *B. bufo* unternahm in mehrjährigen Abständen insgesamt mindestens fünf vergebliche Neubesiedlungsversuche aus einer 250 m entfernten sehr großen Laichpopulation. Der fehlende Erfolg ist wohl ebenfalls auf die starke Belastung zurückzuführen. *R. temporaria* wird an diesen Gewässern nicht als erloschen betrachtet, obwohl sicher keine erfolgreiche Larvalentwicklung im Untersuchungszeitraum stattfand und die beobachteten einzelnen Laichabgaben zumindest in den 1980er Jahren aufgrund der Lebenserwartung von Grasfröschen (HEUSSER 1970) höchstwahrscheinlich von Individuen stammen, die jährlich aus einer 250 m entfernten, sehr großen Laichpopulation zuwanderten. Laichabgabe ohne Entwicklungserfolg trat bei *B. bufo*, abgesehen von zwei Populationen in austrocknenden Gewässern, nur noch an einem potentiell durch stoffliche Auslaugungen des Straßenablaufs belasteten Gewässer auf, während bei allen übrigen Populationen, bei denen entsprechende Kontrollen durchgeführt wurden und keine Hinweise auf stoffliche Belastungen vorliegen ($n = 15$), eine erfolgreiche Entwicklung stattfand. Dieser Unterschied ist hochsignifikant ($\chi^2 = 17$; $\alpha < 0,001$).

Starke Belastungen durch Überdüngung konnten an zwei weiteren Gewässern festgestellt werden: dem Teich am südwestlichen Rand der Silberberg-Siedlung und dem Hardtsee-Vorbecken. An beiden wurde seit der zweiten Hälfte der 1980er Jahre Faulschlammabgabe beobachtet. Der Silberberg-Teich liegt in einem Wasserschutzgebiet, was jedoch einen Landwirt nicht daran hinderte, hier auf

angrenzenden Wiesen und Feldern Jauche zu entsorgen! Im Silberberg-Teich traten über große Bereiche Verfärbungen des Bodengrundes und zeitweise starke Faulgasbildung auf. Der Silberberg-Teich wies ursprünglich acht Amphibien- und eine Reptilienart auf; heute leben hier nur noch *R. temporaria* und *B. bufo*. Die Verluste (*T. alpestris*, *T. cristatus*, *T. vulgaris*, *Bombina variegata*, *H. arborea* und *R. esculenta/lessonae*) können jedoch nicht eindeutig und ausschließlich auf die Hypertrophierung zurückgeführt werden, da der Teich 1978/79 trockengelegt war und zuvor durch Aufschüttungen verkleinert wurde, und außerdem einige Arten bereits vor der Hypertrophierung abgenommen hatten bzw. verschwunden waren (*T. cristatus*, *H. arborea*).

Als Kontrolle für die Auswertung eines natürlichen Experimentes würden Vergleichsgewässer benötigt, in denen entweder ebenfalls Faulschlammabsetzung auftrat aber keine Habitatveränderungen oder entsprechende Habitatveränderungen ohne Faulschlammabsetzung. Stärkere Faulschlammabsetzung trat jedoch nur an einem weiteren Gewässer, dem bereits erwähnten Hardtsee-Vorbecken, auf. Es dient als Schlammabsetzbecken für einen größeren Teich, den Hardtsee, zu dessen Entlastung es angelegt wurde. Im Vorbecken laichten *T. alpestris*, *T. cristatus*, *T. vulgaris*, *B. bufo*, *R. dalmatina*, *R. esculenta/lessonae* und *R. temporaria*. Alle Arten wiesen anfangs große Populationen auf. Außer *B. bufo*, *R. temporaria* und *R. dalmatina* nahmen alle mit zunehmender Verschlammung ab, und *T. cristatus* verschwand völlig. Dies entspricht also den Beobachtungen am ebenfalls faulschlammbelasteten Silberberg-Teich. Das Hardtsee-Vorbecken kann jedoch nicht für diesen als Kontrolle verwendet werden, da in ihm auch Fische ausgesetzt wurden. Im nachgeschalteten Hardtsee nahmen dieselben Arten ab wie im Vorbecken, und der Kammolch (*T. cristatus*) verschwand ebenfalls. Jedoch kann der Hardtsee gleichfalls nicht als Kontrolle verwendet werden, da auch er mit Fischen besetzt wurde (wesentlicher höher als im Vorbecken) und Nährstoffbelastungen nur in einigen Jahren auftraten, insbesondere durch massenweises Füttern von Stockenten (*Anas platyrhynchos*). Da keine weiteren potentiellen Kontrollgewässer vorliegen und die Bestandsveränderungen zudem an allen drei Teichen langsam abließen, sowie andere Faktoren (Habitatveränderungen, Fischbesatz) wahrscheinlich ebenfalls eine Rolle gespielt haben, können diese Verluste nicht stofflichen Belastungen, sondern müssen unbekannt, vermutlich komplexen Ursachen zugerechnet werden.

Erwähnt werden muß im Zusammenhang mit stofflichen Belastungen noch, daß in zwei bzw. einem von drei im Zuge des Ausbaus einer Landstraße angelegten Gewässern am Straßenrand, die vom Straßenablauf gespeist werden, *R. temporaria* bzw. *B. bufo* ablaichten. Alle Laichballen von *R. temporaria* verpilzten, und von *B. bufo* konnten nie größere Larven oder Jungtiere beobachtet werden. *B. bufo* laichte 1991 und 1992 nicht mehr in diesen Gewässern ab. Die erfolglose Entwicklung spricht für chemische Belastungen als Ursache für das Erlöschen (s. o.). Außerdem war es der einzige Fall ($n = 10$), in dem die Besiedlung eines neu angelegten Gewässers durch *B. bufo* erfolglos verlief. Stoffliche Auswaschungen von im Straßenbau verwendeten Materialien können zur Versauerung angrenzender Gewässer und zum Verlust von Amphibienpopulationen führen (HARTE & HOFFMAN 1989), und Verpilzungen von Laich tritt häufig in sauren Gewässern auf (z. B. CLAUSNITZER 1987). Dennoch kann dieser Verlust nicht

stofflichen Belastungen zugerechnet werden, sondern wird als »unbekannt« klassifiziert, da chemische Belastungen wegen fehlender Analysen nur vermutet und andere Ursachen nicht ausgeschlossen werden können. So unterscheiden sich die drei Straßenrandgewässer in ihrer Lage und Uferstruktur deutlich von den übrigen neu angelegten Gewässern. Auch muß bei kleinen neugegründeten Populationen mit einer hohen Aussterberate aufgrund zufälliger Faktoren gerechnet werden (WISSEL & STEPHAN 1994).

An den drei Gewässern, an denen stoffliche Belastungen als Ursache für Verluste nachgewiesen werden konnten, starben also sieben Populationen (= 6 % der Verluste an Amphibienvorkommen) aus.

4.3 Prädatoren

Zwei Laichversuche durch *R. temporaria* in einem Forellenzuchtteich blieben erfolglos, da die Laichballen aufgefressen wurden. In keinem der übrigen Intensivzuchtbecken laichte eine Amphibienart ab, dagegen *R. temporaria* regelmäßig in einem benachbarten, nicht als Zuchtanlage genutzten Becken.

In einem Gewässer verschwand *T. cristatus* nach Fischbesatz. Für diese Beobachtung fehlen jedoch Kontrollen, so daß Fische nicht als Ursache nachgewiesen werden können; auch erreichten die Fische nicht so extreme Dichten, daß, wie in der Forellenzuchtanlage, ein völliges Auffressen unbedingt zu erwarten wäre. Indirekte Beobachtungen, die mit der Hypothese eines negativen Einflusses von Fischen übereinstimmen, liegen allerdings vor. Nach dem Erlöschen von *T. cristatus* betrug die Metamorphoserate von *B. bufo* und *R. temporaria* in zwei Jahren, in denen das Gewässer fischfrei gehalten wurde, das vielfache des Wertes der Jahre, in denen Fischbesatz vorhanden war (RIMPP, pers. Mitt.). Da aber auch hierfür semiquantitative Kontrolluntersuchungen an vergleichbaren Gewässern fehlen, bleibt diese Hypothese eine Spekulation, zumal SCHLÜPMANN (1982) beobachtete, daß Kaulquappen von *B. bufo* in Betonbecken von Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) unbehelligt blieben.

Zum »Beleg« der zwischen Amphibienschützern und Fischern häufig heiß umstrittenen Hypothese wurden Prädationsversuche mit verschiedenen Fischen (Rotfeder [*Scardinius erythrophthalmus*], Karpfen [*Cyprinus carpio*], Aal [*Anguilla anguilla*], Döbel [*Leuciscus cephalus*], Schleie [*Tinca tinca*] und Regenbogenforelle [*O. mykiss*]) im Labor durchgeführt (BAUER 1983). Zu je einem Fisch in einem 200-l-Becken wurden pro Versuch 6–8 Larven von *T. alpestris* oder *T. vulgaris* (*T. cristatus* wurde nicht getestet) hinzugesetzt. Die Versuche zeigten, daß alle getesteten Fische innerhalb von 8 h–7 d alle Larven auffraßen. Eine Schädigung der oben erwähnten Kammolch-Population durch Fische ist also möglich, doch kann das Laborexperiment weder sicher auf *T. cristatus* und noch weniger auf Freilandverhältnisse übertragen werden, da Amphibien sehr unterschiedliche Abwehrmechanismen (z. B. Hautgifte, Verhalten, Mikrohabitatwahl) gegen Fische aufweisen (DUELLMAN & TRUEB 1986) und im erwähnten Laborversuch keine ausreichenden Versteckmöglichkeiten geboten wurden, diese aber erheblich die Überlebensrate von Kaulquappen beeinflussen (z. B. KATS et al. 1988, SEMLITSCH 1993). Laborexperimente durch verschiedene Autoren haben beispielsweise gezeigt, daß Erdkröten-Kaulquappen über bessere Abwehrmechanismen gegen

das Gefressenwerden durch die meisten Fischarten verfügen als andere heimische Amphibienarten (siehe Literaturübersicht in BREUER 1992). Außerdem unterscheiden sich auch Fischarten in ihrer Prädation der Larven einer bestimmten Amphibienart unter Laborbedingungen (BREUER 1992, GLANDT 1984, 1985).

Naturnahe Experimente (vgl. SEMLITSCH & GIBBONS 1988) oder sorgfältige Auswertungen von natürlichen dynamischen Experimenten stehen für europäische Amphibien noch weitgehend aus (HENLE & STREIT 1990). BREUER (1992) und BREUER & VIERTTEL (1990) haben jedoch in Freilandexperimenten gezeigt, daß Karpfen und Regenbogenforellen die Mortalität bei Kaulquappen von *B. bufo* und *R. temporaria* deutlich erhöhen. Regenbogenforellen beeinflussen die Mortalität wesentlich stärker als Karpfen; *R. temporaria* verfügt über schlechtere Abwehrmechanismen als *B. bufo* und erreichte im Gegensatz zu letzterer nicht in jedem Experiment die Metamorphose.

Deutliche, aber nicht abgesicherte Hinweise über Fische als Ursache für den Verlust von Laichpopulationen liegen aus eigenen Untersuchungen nur von einem Gewässer knapp außerhalb des Untersuchungsgebietes vor. Nach hohem Fischbesatz (vor allem Karpfen, Graskarpfen [*Ctenopharyngodon idella*], Forellen, Wels [*Silurus silurus*], Hecht [*Esox lucius*] und Zander [*Lucioperca lucioperca*]) verschwanden von einem Gewässer in einem stillgelegten Steinbruch *T. alpestris*, *T. vulgaris*, *Bombina variegata*, *Bufo viridis* und *R. temporaria*, während in vier Kontrollgewässern (ebenfalls außerhalb des Untersuchungsgebietes) jeweils die Wechselkröten- und Grasfroschpopulationen erhalten blieben; für *T. vulgaris* liegen nur zwei und für *T. alpestris* sowie *Bombina variegata* jeweils nur eine Kontrollpopulation vor. Für die Arten mit vier Kontrollpopulationen beträgt die Wahrscheinlichkeit, zufällig am Gewässer auszusterben, in dem Fischbesatz stattgefunden hat, 20 %. Das parallele Erlöschen von fünf Arten wäre also signifikant ($\alpha < 0,01$). Da gleichzeitig mit dem Fischbesatz aber ein Teil des Landlebensraumes verändert wurde, kann nicht ausgeschlossen werden, daß nicht der Fischbesatz sondern diese Habitatveränderungen das Verschwinden der Amphibien verursacht haben. Ein zwei Jahre nach dem Fischbesatz in unmittelbarer Nähe angelegtes Amphibiensatzgewässer wurde jedoch mindestens fünf Jahre lang erfolgreich von *B. viridis* und *T. vulgaris* zur Fortpflanzung genutzt. Daher können Habitatveränderungen in der Umgebung als Ursache für das Erlöschen dieser beiden Arten im ursprünglichen Laichgewässer ausgeschlossen werden, so daß zumindest für sie der Fischbesatz als einzige Ursache für das Erlöschen übrig bleibt.

Einzelne Beobachtungen des Fressens von Laich von *R. temporaria* durch Stockenten (*Anas platyrhynchos*) liegen für drei Gewässer vor, doch ist an keinem der drei Gewässer *R. temporaria* verschwunden. *R. temporaria* fehlt zwar in mit Stockenten überbesetzten Park- und Hofweihern in Westfalen (vgl. SCHLÜPMANN 1981), doch dürfte durch Stockenten nur selten eine starke Gefährdung dieser Art ausgehen (KWET 1996).

Freßfeinde (Fischbesatz) waren insgesamt nur für 2 % der Verluste von Amphibienbeständen verantwortlich. Davon war nur die Kammolch-Population groß, für die Fischprädation angenommen wird, aber nicht nachgewiesen werden konnte.

4.4 Fang

Der Einfluß des Fangs von Amphibien und Reptilien auf das Überleben der betroffenen Populationen ist ein im Naturschutz heiß diskutiertes Thema, für das kaum abgesicherte Daten vorliegen (vgl. EHMANN & COGGER 1985, HENLE & STREIT 1990). Die durch Fang bedingte Gefährdung von Amphibien und Reptilien hängt unter anderem von der Arealgröße und der Überlebensstrategie der betroffenen Art ab (HENLE & STREIT 1990) und kann nur durch Freilandexperimente objektiv ermittelt oder durch Extrapolation ausführlicher populationsdynamischer Untersuchungen (z. B. HENLE & STREIT 1990) verlässlich eingeschätzt werden.

In unserem Untersuchungsgebiet wurden aus mehreren Populationen mehr oder weniger regelmäßig Tiere entnommen. Diese Entnahmen waren in den 1960er und 1970er Jahren häufiger als in den 1980er Jahren, in denen nur noch selten eine Entnahme beobachtet werden konnte — vermutlich bedingt durch abnehmendes Interesse infolge verschärfter gesetzlicher Fangverbote und Haltungsverordnungen. Konkrete Indizien für eine Gefährdung durch Fang liegen uns für keine Population vor.

Die Auswertung eines dynamischen Experimentes an neun Kleingewässern in einem Laubwaldbestand schließen eine Gefährdung durch den beobachteten Fang adulter *T. alpestris* sowie die Entnahme von Kaulquappen und Laich von *B. bufo* aus. In zwei dieser Gewässer fanden in den 1960er und 1970er Jahren regelmäßig Entnahmen durch Jugendliche statt; während der Laichzeit konnten etwa eine Entnahme pro Woche von bis maximal zehn Molchen und weniger als 50 Kaulquappen beobachtet werden. In den restlichen sieben Gewässern fanden dagegen aufgrund der deutlich größeren Entfernung von einem Waldweg und erschwelter Begehrbarkeit der Uferbereiche nur ausnahmsweise Entnahmen (< 5 pro Jahr registriert) statt. Eine qualitative Abnahme der Populationen in den Versuchsgewässern im Vergleich zu den Kontrollgewässern konnte nicht festgestellt werden, und alle Populationen haben die Entnahmen überlebt. Diese Ergebnisse stützen die aus der Überlebensstrategie (hohe Nachkommenzahl, hohe natürliche Mortalität und vermutlich starke dichteabhängige Regulation der Larvmortalität [GROSSENBACHER 1981, KUHN 1994]) von *B. bufo* abgeleiteten Argumente von HENLE & STREIT (1990), daß bei dieser Art eine Gefährdung durch Entnahme larvaler Stadien in der Regel ausgeschlossen werden kann.

4.5 Verkehr

Im gesamten Untersuchungszeitraum wurden, abgesehen von frischmetamorphosierten *B. bufo* und *R. temporaria* sowie von mindestens 25 *A. fragilis*, nur 15 überfahrene Amphibien und Reptilien registriert: vorwiegend Feuersalamander (*S. salamandra*) auf geteerten Waldwegen. Obwohl nie systematisch nach einzelnen Verkehrsoptionen gesucht wurde, können Massenverluste weitgehend ausgeschlossen werden, da nur an der Landstraße zwischen Malmsheim und Weil der Stadt Massenüberquerungen stattfinden und diese Straße während der Frühjahrswanderung von *B. bufo* gesperrt wird. In den betroffenen Laichgewässern erlosch keine Population. Straßenverkehr trug also nicht zum Verlust von Populationen bei, wobei jedoch berücksichtigt werden muß, daß im Untersuchungsgebiet im Erfassungszeitraum keine neuen Straßen gebaut oder erheblich erweitert wurden.

Ein indirekter Einfluß durch Isolationswirkung einer Bundesautobahn ist jedoch wahrscheinlich. So wurde der unter »Stoffliche Belastungen« erwähnte Tümpel am Hundesportplatz nach dessen teilweiser Säuberung und Regeneration in einem Zeitraum von 3 bis mehr als 12 Jahre weder von *R. temporaria*, *B. bufo*, *T. alpestris*, *T. vulgaris* noch von *N. natrix* (wieder-)besiedelt, obwohl auf der anderen Seite der Autobahn in etwa 150 m Entfernung Populationen existierten. Dagegen wurden neuangelegte Gewässer, die nur von einer S-Bahn und nicht durch eine Autobahn abgeschnitten waren, von diesen Arten (und *T. cristatus*, *H. arborea* sowie *R. lessonae/esculenta*) innerhalb von 1–3 Jahren aus Entfernungen von mindestens 750 m besiedelt.

Gullys und Kellerschächte können zu erheblichen Amphibienverlusten führen (z. B. BITZ & THIELE 1992, STROTTHATTE-MOORMANN & FORMAN 1992, WOLF 1994). Je ein in Kellerschächten gefangener *T. alpestris* und *T. vulgaris* wurden mir von Bewohnern aus Leonberg-Silberberg übergeben. Systematische Kontrollen fanden allerdings nicht statt. Dennoch können Gullys und Kellerschächte als Ursachen für Populationsverluste im Untersuchungsgebiet ausgeschlossen werden, da Amphibien- oder Reptilienlebensräume in der Nähe von Siedlungen fehlen, außer am Rande von Leonberg-Silberberg und Vorkommen von *A. fragilis*. Die einzigen in Siedlungsnähe erloschenen Populationen starben aber nach Vernichtung ihrer Laichgewässer bzw. nach deren vorübergehenden Trockenlegung und extremer Nährstoffbelastung aus.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß Straßenverkehr nicht zu den nachweisbaren Verlustursachen gehört. Er hat allerdings bislang die Neubesiedlung eines Gewässers verhindert.

4.6 Konkurrenz mit eingeschleppten Arten

Nur wenige faunenfremde Amphibien und Reptilien wurden im Untersuchungsgebiet ausgesetzt; sie konnten sich nicht halten (Tab. 1). Ein negativer Einfluß auf die Populationen des Untersuchungsgebietes kann daher ausgeschlossen werden.

4.7 Natürliche Ursachen

In der europäischen Kulturlandschaft ist es schwierig, beobachtete Artenverluste auf natürliche Ursachen zurückzuführen, da indirekt wirkende anthropogene Faktoren selten ausgeschlossen werden können. Je drei Populationen von *T. alpestris* und *Bombina variegata*, zwei von *T. vulgaris*, vier von *Bufo bufo* und eine Population von *R. temporaria* sind durch Trockenfallen bzw. zu geringem Wasserstand von Gewässern verschwunden, eine unmittelbar natürliche Ursache, bei der aber nur für einen ungenügend abgedichteten Folienteich mit Sicherheit keine anthropogenen Einflüsse zur Senkung des (Grund-)wasserspiegels und damit zur rascheren Austrocknung beigetragen haben. Große Populationen waren nur je einmal bei *T. alpestris* und *B. bufo* betroffen. Weiterhin sind je eine ehemals sehr große Population von *T. alpestris*, *T. cristatus* und *S. salamandra* durch jährlich abnehmenden Wasserstand in einem ehemaligen Steinbruch stark gefährdet; derzeit (letzte Erfassung: 1991) ist nur noch wenig Wasser unter Steinschüttungen vorhanden. Dadurch sind die Entwicklungschancen stark eingeschränkt oder eventuell unmöglich geworden.

Vier Wagenspuren verschwanden durch natürliche Sukzession und mit ihnen je zwei Kleinpopulationen von *T. alpestris*, *T. vulgaris* und *Bombina variegata*. Zwei Quellsümpfe dienten *R. temporaria* zum Ablachen, bis sie völlig zugewachsen waren. Ein Laichversuch von *B. bufo* in einem Wagenspurenkomplex führte zu keiner Populationsgründung. Außerdem sind natürliche Ursachen wahrscheinlich verantwortlich für die 14 übrigen erfolglosen Neugründungsversuche und sechs Aussetzungen oder Ansiedlungsversuche, die weniger als fünf Jahre existierten und bei denen kein Hinweis auf eine mögliche andere Ursache vorliegt. Die Anzahl der Individuen betrug in allen diesen Fällen < 10.

Zwei Kleinstpopulationen von < 10 Individuen der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) lebten nur wenige Jahre an je einer maximal 100 m² großen Straßenböschung. Populationen dieser Größenordnung haben nur eine geringe Überlebenschance [siehe HILDENBRANDT et al. 1995 für die Mauereidechse (*Podarcis muralis*)], und es ist zu vermuten, daß die beiden Zauneidechsenpopulationen ebenfalls aufgrund natürlicher Schwankungen erloschen.

Mit den erwähnten Einschränkungen erklären natürliche Faktoren 37 % der Verluste an Amphibien- und 27 % der Reptilienpopulationen. Diese Werte reduzieren sich auf 21 % bzw. 9 %, wenn erfolglose Neubesiedlungen unberücksichtigt bleiben. Nur zweimal waren individuenstarke Populationen betroffen.

4.8 Unbekannte Ursachen

Als unbekannt werden Verluste eingestuft, bei denen entweder keine Hinweise auf konkrete Ursachen vorliegen, oder bei denen verschiedene Faktoren potentiell einwirkten, ohne daß ein Faktor(-enkomplex) als Grund belegt werden kann.

Von insgesamt 22 aus unbekanntem Ursachen erloschenen Populationen waren 68 % klein. Große Populationen erloschen aus unbekanntem Ursachen je einmal bei *T. cristatus*, *T. vulgaris* und *B. bufo* sowie je zweimal bei *Hyla arborea* und *R. lessonae/esculenta*. *T. cristatus* verschwand am Hardtsee-Vorbecken. Der Einsatz von Fischen und zunehmende Verschlammung können zwar als potentielle Ursachen vermutet, aber nicht belegt werden (siehe 4.2 und 4.3). *T. vulgaris*, *H. arborea* und *R. esculenta* starben am Silberberg-Teich vermutlich aufgrund einer Kombination mehrerer Faktoren aus: der Teich wurde verkleinert, zwei Jahre trockengelegt und unterlag später einer starken Faulschlammabildung (für Details siehe 4.2). Die größte Population von *R. lessonae/esculenta* mit mehreren 100 adulten Exemplaren erlosch ebenso wie eine weitere große Laubfroschpopulation am Renninger See, ohne daß irgendwelche Hinweise auf Ursachen bekannt wurden. *B. bufo* starb an einem Restgewässer eines großen ehemaligen Feuchtgebietes aus, allerdings lange nach dessen Trockenlegung und nach dem Bau einer Autobahn in ca. 50 m Entfernung, durch den die Population von geeigneten Sommerhabitaten, abgesehen von der unmittelbaren Umgebung und einem sehr kleinen Waldsektor (< 1 ha), abgeschnitten wurde. Möglicherweise war das Erlöschen eine Spätfolge dieser massiven Landschaftsveränderungen, doch existieren keine Belege dafür.

5 Diskussion

5.1 Ursachen für den Artenrückgang

Zahlreiche Veröffentlichungen zeigen einen generellen Rückgang von Amphibien und Reptilien in Mitteleuropa (z. B. BERGER 1987, BRUNKEN & MEINEKE 1984, GROSSENBACHER 1974, LÖDERBUSCH 1987, RIFFEL & BRAUN 1987, RIMPP 1992, RIMPP & HERMANN 1987, STANGIER 1988, THURN et al. 1984). So sind beispielsweise im 26-jährigen Untersuchungszeitraum von HENLE & RIMPP (1994) zwei Arten erloschen; andererseits ist aber auch eine Art aktiv eingewandert. Vom allgemeinen Rückgang scheinen nur wenige Arten regional nicht betroffen zu sein. So haben sich *Bufo viridis* (RIMPP 1992) und *R. dalmatina* (HENLE & RIMPP 1994) im hier exemplarisch analysierten Gebiet entgegen dem allgemeinen Trend ausgebreitet. *R. esculenta/lessonae* hat in den 1980er Jahren sehr stark abgenommen und existiert, mit einer Ausnahme, nur noch in individuenschwachen Populationen, wobei die Gründe nur teilweise bekannt sind (Tab. 1), während sie sich in Bereichen Nordrhein-Westfalens durch Ansiedlungsversuche und neugeschaffene Habitate zunehmend ausbreitet (KLEWEN 1988, KORDGES 1988).

Ähnliche Verhältnisse (starker Rückgang, aber nur ein Teil der Arten und nicht immer die gleichen betroffen) liegen auch in anderen Kontinenten vor (z. B. MAHONY 1993, INGRAM & McDONALD 1993, OSBORNE 1990, DODD 1993), wobei international vorwiegend unbekannte, globale Ursachen diskutiert werden (BLAUSTEIN & WAKE 1990). Im Gegensatz dazu wird in Mitteleuropa nur selten auf unbekannte Faktoren verwiesen, sondern immer wieder werden die gleichen Gefährdungsursachen aufgeführt (siehe Übersicht und Diskussion von HENLE & STREIT 1990), von denen allerdings die Habitatzerstörung auch weltweit eine vielfach nachgewiesene Ursache für den Verlust an Biodiversität darstellt (HENLE & STREIT 1990, MCDONALD et al. 1994, SAUNDERS et al. 1993).

Um gezielt erfolgversprechende Schutzmaßnahmen ergreifen zu können, nützt es genauso wenig, unbekannte globale Phänomene wie vermeintliche, aber nichtzutreffende oder unbedeutende Ursachen verantwortlich zu machen. Vielmehr sind genaue Kenntnisse der relativen Bedeutung verschiedener Faktoren erforderlich (HENLE & STREIT 1990), die nur mittels kritischer Analysen vertieft werden können. Erst dann kann gezielt versucht werden, nicht nur Symptome, sondern die wirklichen Ursachen zu beseitigen (HENLE 1995).

Da in der Regel detaillierte kausale Analysen der beobachteten Veränderungen von Amphibien- und Reptilienvorkommen fehlen, ist eine ausreichend genaue Aufschlüsselung für eine Bewertung der relativen Bedeutung verschiedener potentieller Gefährdungsfaktoren derzeit erst begrenzt möglich. Die vorliegende exemplarische Auswertung einer langjährigen Kartierung (HENLE & RIMPP 1994) zeigt, daß dies trotz methodischer Probleme bei mehrjährigen Kartierungen mit Wiederholungen relativ weitgehend möglich ist: nur für 24 % der Extinktionen blieben die Ursachen unbekannt.

Dabei konnte belegt werden, daß im Untersuchungsgebiet von HENLE & RIMPP (1994) Habitatzerstörungen und -veränderungen die wichtigste Ursache für das Aussterben darstellen. Zahlenmäßig nimmt sie bei Reptilien die erste Stelle und bei Amphibien die zweite Stelle — hinter natürlichen Verlusten — ein (Tab. 1). Berücksichtigt man

außerdem, daß natürliche Verluste fast nur Kleinstpopulationen betrafen, während etwa die Hälfte der durch Habitatzerstörung verschwundenen Amphibienpopulationen individuenstark waren und nur relativ geringe Veränderungen der Landnutzung stattgefunden haben, so wird die Bedeutung von Habitatzerstörungen bzw. -veränderungen als Hauptursache für Bestandsverluste unterstrichen. Dies wird zusätzlich dadurch untermauert, daß etwa die Hälfte der Verluste, die natürlichen Ursachen zugerechnet wurden, ebenfalls Habitatveränderungen betreffen und teilweise indirekte Wirkungen anthropogener Eingriffe nicht völlig ausgeschlossen werden konnten.

Der starke Rückgang von Kleingewässern und Feuchtgebietsflächen als wesentliche Lebensräume von Amphibien (z. B. HONEGGER 1981, STANGIER 1988) und von naturnahen Ökosystemen insgesamt (SAUNDERS et al. 1993) erhärtet die wesentliche Rolle, die Lebensraumveränderungen beim globalen Rückgang von Amphibien und Reptilien und der Biodiversität insgesamt spielen (SETTELE et al. 1996). Arbeiten, die Bestandsveränderungen einzelner mitteleuropäischer Arten analysieren (z. B. COMES 1987, CORBETT 1988, FRITZ 1987, FRITZ et al. 1987, GLANDT & PODLOUCKY 1987, PODLOUCKY 1988), kommen zu ähnlichen Schlußfolgerungen. In erster Linie müssen also Schutzmaßnahmen gegen Habitatzerstörungen und -veränderungen ergriffen werden. Dabei genügt es allerdings nicht, eine größere Anzahl an kleinen Gebieten unter Schutz zu stellen (HENLE 1994; siehe auch Beispiel in Kapitel 4.2). Vielmehr müssen Strategien entwickelt werden, die Landnutzungspraktiken so ändern, daß den Habitatzerstörungen und negativen Habitatveränderungen generell entgegengewirkt wird (SAUNDERS 1996), da sonst nur Symptome statt Ursachen bekämpft werden (HENLE 1995).

Vermutlich tragen aber neben Biotopveränderungen wie im hier analysierten Beispiel auch in anderen Regionen weitere Faktoren zum lokalen Artenrückgang bei. Deren relative Bedeutung läßt sich derzeit jedoch wesentlich schwieriger einschätzen. Stoffliche Belastungen dürften jedoch wie im hier analysierten Untersuchungsgebiet nach direkten Biotopveränderungen die wichtigste Ursache sein — vermutlich mit Ausnahme von Insektensituationen, bei denen Verfolgung und Invasoren eine wichtigere Rolle spielen (HENLE & STREIT 1990), die aber häufig durch Habitatveränderungen begünstigt oder erst ermöglicht werden (KING 1984).

Obwohl eine relativ große Anzahl Populationen im Untersuchungsgebiet von HENLE & RIMPP (1994) aus natürlichen Gründen ausstarben, kann dieser Faktor nicht als wesentliche Ursache für einen allgemeinen Rückgang angesehen werden, da fast stets individuen schwache Populationen betroffen waren. Generell bestehen nur für wenige Amphibien und Reptilien deutliche Hinweise darauf, daß natürliche (vor allem klimatische) Faktoren eine ernsthafte Bedrohung für ihr regionales Überleben darstellen (z. B. OSBORNE 1990, BÖHME 1989), wobei jedoch berücksichtigt werden muß, daß natürliche Faktoren nur schwierig nachweisbar sind und in den meisten Untersuchungen unberücksichtigt bleiben (HENLE & STREIT 1990).

Weitere Ursachen spielten in unserem Untersuchungsgebiet keine oder nur eine vergleichsweise unbedeutende Rolle. Auch HENLE & STREIT (1990) betonen, daß weitere Faktoren nur unter eingeschränkten Voraussetzungen wesentlich zur regionalen oder globalen Extinktion von Amphibien und Reptilien beitragen. Dazu gehören beispielsweise Invasoren und Verfolgung endemischer Inselarten, sowie kommerzieller Handel

bei Artengruppen mit einer durch geringe Nachkommenzahl, späte Geschlechtsreife und hohe Lebenserwartung gekennzeichneten Überlebensstrategie — eine Kombination, die bei heimischen Amphibien und Reptilien allerdings höchstens ansatzweise verwirklicht ist und insgesamt nur bei wenigen Amphibien- und Reptiliengruppen ausgeprägt ist (DUELLMAN & TRUEB 1986, DUNHAM et al. 1988, WILBUR & MORIN 1988).

Auch der Verkehr kann im dicht besiedelten Mitteleuropa wesentlich zu Verlusten von Amphibien oder anderen Tiergruppen beitragen (MÜNCH 1992, STUBBE et al. 1993) und durch Isolation zu einer Abnahme der genetischen Variation führen (z. B. REH & SEITZ 1989). Bezüglich des Einflusses des Verkehrs auf die Überlebenschance von Amphibien- und Reptilienpopulationen muß aber besonders kritisiert werden, daß bisher trotz zahlreicher, praktisch nicht mehr überschaubarer, kosten- und personalintensiver Eingriffsuntersuchungen und Schutzmaßnahmen kausale Analysen weitgehend fehlen (HENLE & STREIT 1990, WOLF 1994). Zur Klärung sind Freilandexperimente erforderlich, die auch generell zur Analyse des Artenrückgangs am besten geeignet sind (MAHONY 1993). Sie lassen sich zwar gerade für bedrohte Arten normalerweise nur selten durchführen bzw. ethisch verantworten, aber gerade Straßen werden regelmäßig neugebaut, und von den Maßnahmen werden zahlreiche gefährdete Arten betroffen, so daß es leicht wäre, entsprechende Freilandexperimente in die Straßenplanung zu integrieren.

Eine Alternative bieten detaillierte Populations-Gefährdungsanalysen (siehe z. B. HILDENBRANDT et al. 1995; CLARK & SEEBECK 1989). Diese sind allerdings oft aufwendig und auf spezifische, räumlich eingeeengte Probleme begrenzt (siehe jedoch HENLE & STREIT 1990). Daher blieben sie bisher weitgehend für »Flugschiff-Arten« des Naturschutzes vorbehalten (z. B. Flugbeutel (*Gymnobelideus leadbeateri*): LINDENMAYER & POSSINGHAM 1993). Für einen routinemäßigen Einsatz in der Praxis des Naturschutzes werden sie derzeit aber erst entwickelt (HENLE et al. 1995, SETTELE et al. 1996), wobei für heimische Amphibien und Reptilien bisher nur für die Mauereidechse (*Podarcis muralis*) die benötigten populationsbiologischen Kenntnisse aufgearbeitet und Prognosemodelle entwickelt wurden (HILDENBRANDT et al. 1995).

5.2 Optimierung von Kartierungen

Verbesserungen der derzeitigen Kartierungspraxis könnten ebenfalls dazu beitragen, die relative Bedeutung potentieller Gefährdungsfaktoren besser zu belegen. Kartierungen werden bisher vorwiegend durchgeführt, um eine Übersicht über die aktuelle Verbreitung der kartierten Arten und die von ihnen bewohnten Lebensräume zu erhalten. Inzwischen wird vermehrt versucht, aus den umfangreichen Kartierungsdaten Rückschlüsse auf Bestandsveränderungen und deren Ursachen zu ziehen, doch beschränken sich die meisten Erhebungen und Auswertungen auf die Auflistung potentieller Gefährdungsfaktoren.

Eine erste Optimierung der Auswertung, die teilweise auch mit bereits erhobenen Daten nachträglich noch möglich ist, stellt eine Auswertung von Zustandsexperimenten mittels Diskriminanzanalyse dar. Das heißt, die im vorgefundenen Zustand erfaßten Parameter werden darauf analysiert, welche Parameter Lebensräume, in denen eine bestimmte Art vorkommt bzw. fehlt, besonders gut trennen können (vgl.

FOECKLER 1990, ILDOS & ANCONA 1994). Dieser Ansatz setzt jedoch voraus, daß die Erfassung der Parameter ausreichend standardisiert und quantifiziert ist (z. B. Messung des Abstandes zur nächsten Straße, der Konzentration von stofflichen Belastungen oder des Fischbesatzes in einem Gewässer). Aus den Ergebnissen können begründete Hypothesen über die relative Bedeutung verschiedener potentieller Gefährdungsfaktoren abgeleitet werden, wobei allerdings die Nachteile von Zustandsexperimenten (Kap. 2) bestehen bleiben.

Durch ergänzende multivariate Methoden könnten gleichzeitig Habitatmodelle erstellt werden, mit denen eine Basis für einen flächigen Bezug detaillierter Populations-Gefährdungsanalysen geschaffen werden könnte (vgl. KUHN & KLEYER 1996). Sowohl Diskriminanzanalysen als auch die Aufstellung von Habitatmodellen erfordern allerdings, daß in den erfaßten Lebensräumen die entscheidenden Habitatparameter und potentiellen Gefährdungsursachen systematisch aufgenommen werden. Insbesondere müssen auch Biotope, in denen Amphibien und Reptilien fehlen, erfaßt werden. Nur dann können auch Grundlagen für ein besseres Verständnis von Neubesiedlungsprozessen und der Metapopulationsdynamik der kartierten Arten geschaffen werden (vgl. SETTELE et al. 1996). Allerdings sind dafür Wiederholungskartierungen unverzichtbar. Damit würde aber auch eine essentielle Grundlage für die Auswertung dynamischer Experimente geschaffen werden.

Die vorliegende Auswertung einer langfristigen Kartierung zeigt, daß für einen großen Teil der Populationen die Ursachen für deren Erlöschen sowie die relative Bedeutung verschiedener Gefährdungsfaktoren für die Herpetofauna eines Gebietes selbst dann ziemlich objektiv eingeschätzt werden kann, wenn die Wiederholungskartierungen nicht systematisch durchgeführt wurden. Dies erfordert aber einen umfangreicheren Datensatz. In einem begrenzten Gebiet wird es oft schwierig sein, eine ausreichende Anzahl von beeinflussten und unbeeinflussten Kontrollpopulationen zu finden, zumal bei der Auswahl von Kontrollpopulationen versucht werden muß, störende Faktoren möglichst gering zu halten. Das bedeutet, daß außer dem Gefährdungsfaktor, der untersucht werden soll, alle anderen Faktoren für alle ausgewerteten Populationen möglichst ähnlich sein sollten. Je weniger Vergleichspopulationen zur Verfügung stehen, desto wichtiger wird dies für eine verlässliche Interpretation der Ergebnisse. Erfassungsprogramme, die von zahlreichen ehrenamtlichen Helfern getragen werden, böten hier eine einmalige Chance, indem im regelmäßigen Abstand (eventuell jährlich) aufgrund der im Vorjahr bzw. den Vorjahren gemeldeten ungeplanten Experimenten (z. B. Habitatveränderungen, Fischbesatz, etc.) systematisch Untersuchungs- und Kontrollgewässer ausgewählt und den Mitarbeitern für Wiederholungskartierungen besonders empfohlen werden. Schließlich könnte durch Planung systematischer Wiederholungskartierungen, bei der die bisher in der Literatur aufgeführten Gefährdungsfaktoren standardisiert erfaßt werden, die Chance, zum rechten Zeitpunkt ein dynamisches Experiment verfolgen zu können, und die Anzahl potentieller Kontrollen erheblich erhöht werden. Wiederholungen müßten idealerweise im festen Abstand durchgeführt werden; bei sorgfältiger Planung könnte der Zeitraum für Wiederholungskartierungen aber auch von den beteiligten ehrenamtlichen Kartierern individuell auf ihr eigenes Engagement zugeschnitten werden.

Mit verbesserten Methoden, wie sie hier vorgeschlagen werden, ließen sich Maßnah-

men auf die einzelnen Rückgangsursachen gemäß ihrer relativen Bedeutung konzentrieren. Dadurch könnte der Schutz unserer heimischen Herpetofauna effektiver gestaltet werden.

6 Danksagung

Herrn KURT RIMPP danke ich recht herzlich für die Bereitstellung seiner Daten und für die aktive umfangreiche Kartierungsarbeit, ohne die die vorliegende Auswertung mit einer oft zu spärlichen Datenbasis hätte auskommen müssen.

7 Literatur

- BAUER, M. (1983): Amphibien und die Bewirtschaftung ihrer Laichgewässer. — Unveröff. Diplomarb., FB Landespflege, Fachhochschule Nürtingen.
- BEEBEE, T. J. C. (1985): Discriminant analysis of amphibian habitat determinants in south-east England. — *Amphibia-Reptilia*, Leiden 6: 35–43.
- BELL, G. (1977): The life of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) after metamorphosis. — *Ecol. Monogr.*, Temple 47: 279–299.
- BERGER, L. (1987): Impact of agriculture intensification on Amphibia. — *Proc. 4th Ord. Gen. Meet. Soc. Europ. Herpetol.*, Nijmegen: 79–82.
- BITZ, A. & R. THIELE (1992): Bedeutung und Folgewirkungen der Oberflächenentwässerung für den Artenschutz, dargestellt am Beispiel rheinhessischer Amphibienpopulationen. — *Fauna Flora Rheinland-Pfalz*, Landau 6: 89–104.
- BLAB, J. (1985): Handlungs- und Forschungsbedarf für den Reptilienschutz. — *Natur u. Landschaft*, Bonn-Bad Godesberg 60: 336–339.
- BLAB, J. (1986): *Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien*. — 3. Aufl. Greven (Kilda).
- BLAUSTEIN, A. R. & D. B. WAKE (1990): Declining amphibian populations: a global phenomenon? — *Trends Ecol. Evol.*, Cambridge 5: 203–204.
- BÖHME, W. (1989): Klimafaktoren und Artenrückgang am Beispiel mitteleuropäischer Eidechsen (Reptilia: Lacertidae). — *Schriftenr. Landschaftspf. Naturschutz*, Bonn-Bad Godesberg 29: 195–202.
- BÖHMER, J., S. ANIOL, A. BAUSER-ECKSTEIN, S. BLATTNER, J. HILDENBRAND, S. MANDON, H. P. STRAUB, K. ZINTZ & H. RAHMANN (1990): Feldökologische und ultrastrukturelle Aspekte zum Einfluß der Gewässerversauerung auf Amphibien und Insekten im Nordschwarzwald. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, Stuttgart 83: 478–479.
- BOSCH, K. (1976): *Elementare Einführung in die Wahrscheinlichkeitstheorie*. — Hamburg (rororo).
- BREUER, P. (1992): Amphibien und Fische - Ergebnisse experimenteller Freilanduntersuchungen. — *Fauna Flora Rheinland-Pfalz*, Landau 6: 117–133.
- BREUER, P. & B. VIERTTEL (1990): Zur Ökologie von Erdkrötenlarven (*Bufo bufo*) und Grasfroschlarven (*Rana temporaria*). I. Die Überlebensrate unter dem Einfluß von Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*). — *Acta Biologica Benrodis*, Düsseldorf 2: 225–244.

- BRUNKEN, G. & T. MEINEKE (1984): Amphibien und Reptilien zwischen Harz und Leine. — Natursch. Landschaftspfl. Niedersach. Beih., Hannover 10: 1–59.
- CAREY, C. (1993): Hypothesis concerning the causes of the disappearance of boreal toads from the mountains of Colorado. — *Conserv. Biol.*, Cambridge 7(2): 355–362.
- CLARK, T. W. & J. H. SEEBECK (1990): Management and Conservation of Small Populations. — Chicago (Chicago Zool. Soc.).
- CLAUSNITZER, H.-J. (1987): Gefährdung des Moorfrosches (*Rana arvalis* NILSSON) durch Versauerung der Laichgewässer. — Beih. Schriftenr. Natursch. Landschaftspfl. Niedersachsen, Hannover 19: 131–137.
- COMES, P. (1987): Qualitative und quantitative Bestandserfassung von Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und Laubfrosch (*Hyla arborea*) in der Oberrheinebene zwischen Lörrach und Kehl. — Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ., Karlsruhe 41: 343–378.
- CORBETT, K. F. (1988): Distribution and status of the sand lizard, *Lacerta agilis agilis*, in Britain. — *Mertensiella*, Bonn 1: 92–100.
- DAMME, R. VAN, D. BAUWENS & R. F. VERHEYEN (1986): Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. — *J. therm. Biol.*, Tarrytown 11: 219–222.
- DAMME, R. VAN, D. BAUWENS & R. F. VERHEYEN (1990): Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. — *Oikos*, Copenhagen 57: 61–67.
- DAMME, R. VAN, D. BAUWENS & R. F. VERHEYEN (1991): The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* JACQUIN. — *Funct. Ecol.*, Oxford 5: 507–517.
- DEN BOER, P. J. (1990): Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. — *J. Evol. Biol.*, Basel 3: 19–48.
- DIAMOND, J. (1986): Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In: DIAMOND, J. & T. J. CASE (eds.): *Community Ecology*: 3–22. — New York (Harper & Row).
- DICKMANN, C. R., R. L. PRESSEY, L. LIM & H. E. PARNABY (1993): Mammals of particular conservation concern in the Western Division of New South Wales. — *Biol. Conserv.*, Barking 65: 219–248.
- DODD, C. K. (1993): Strategies for snake conservation. In: SEIGEL, R. A. & J. T. COLLINS (eds.): *Snakes. Ecology and Behaviour*: 362–393. — New York (McGraw-Hill).
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1986): *Biology of Amphibians*. — New York (McGraw-Hill).
- DUNHAM, A. E., D. B. MILES & D. N. REZNICK (1988): Life history patterns in squamate reptiles. In: GANS, C. & R. B. HUEY (eds.): *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, Ecology B: 441–522. — New York (Alan R. Liss).
- EHMANN, H. & H. COGGER (1985): Australia's endangered herpetofauna: a review of criteria and policies. In: GRIGG, G., R. SHINE & H. EHMANN (eds.): *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*: 435–447. — Sydney (Surrey Beatty).
- FELDMANN, R. (Hrsg.) (1981): *Die Amphibien und Reptilien Westfalens*. — *Abh. Landesmus. Naturk., Münster* 43: 1–161.
- FOECKLER, F. (1990): Charakterisierung und Bewertung von Augewässern des Donauraums Straubing durch Wassermolluskengesellschaften. — *Ber. Akad. Natursch. Landschaftspfl.*, Beih., Laufen 7: 1–154.

- FRITZ, K. (1987): Die Bedeutung anthropogener Standorte als Lebensraum für die Mauereidechse (*Podarcis muralis*), dargestellt am Beispiel des südlichen Oberrhein- und des westlichen Hochrheintals. — Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ., Karlsruhe 41: 427–462.
- FRITZ, K., G. MÜLLER, M. LEHNERT & M. SCHRENK (1987): Zur gegenwärtigen Situation der Aspispiper (*Vipera aspis* L.) in Deutschland. — Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ., Karlsruhe 41: 463–472.
- GLANDT, D. (1984): Laborexperiment zum Räuber-Beute-Verhältnis zwischen Dreistacheligen Stacheln, *Gasterosteus aculeatus* L. (Teleostei) und Erdkrötenlarven, *Bufo bufo* (L.) (Amphibia). — Zool. Anz., Jena 213: 12–16.
- GLANDT, D. (1985): Kaulquappen-Fressen durch Goldfische *Carassius a. auratus* und Rotfedern *Scardinius erythrophthalmus*. — Salamandra, Frankfurt/M. 21(2/3): 180–185.
- GLANDT, D. & R. PODLOUCKY (Hrsg.) (1987): Der Moorfrosch. Metelener Artenschutzsymposium. — Natursch. Landschaftspfl. Niedersachs. Beih., Hannover 19: 1–161.
- GROSSENBACHER, K. (1974): Die Amphibien der Umgebung Berns. — Mitt. naturf. Ges., Bern 31: 3–23.
- GROSSENBACHER, K. (1981): Amphibien und Verkehr. — Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz, Bern Publ. 1: 1–25.
- HARTE, J. & E. HOFFMANN (1989): Possible effects of acidic deposition on a Rocky Mountain population of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. — Conserv. Biol., Harking 3: 149–158.
- HAYES, M. P. & M. R. JENNINGS (1986): Decline of ranid frog species in western North America: Are bullfrogs (*Rana catesbeiana*) responsible? — J. Herpetol., Ohio 20: 490–509.
- HENLE, K. (1995): Biodiversity, people, and a set of important connected questions. In: SAUNDERS, D., J. CRAIG & L. MATTISKE (eds.): Nature Conservation 4: The Role of Networks: 162–174. — Sydney (Surrey Beatty).
- HENLE, K. & K. RIMPP (1993): Überleben von Amphibien und Reptilien in Metapopulationen — Ergebnisse einer 26-jährigen Erfassung. — Verh. Ges. Ökol., Göttingen 22: 215–220.
- HENLE, K. & K. RIMPP (1994): Ergebnisse einer 26jährigen Erfassung der Herpetofauna in der Umgebung von Rutesheim und Renningen, Kreis Böblingen, Baden-Württemberg. — Jh. Ges. Naturk. Württemberg, Stuttgart 150: 193–221.
- HENLE, K. & B. STREIT (1990): Kritische Bemerkungen zum Artenrückgang bei Amphibien und Reptilien und dessen Ursachen. — Natur u. Landschaft, Bonn-Bad Godesberg 65: 347–361.
- HEUSSER, H. (1970): Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. — Salamandra, Frankfurt/M. 6: 80–87.
- HILDENBRANDT, H., C. BENDER, V. GRIMM & K. HENLE (1995): Ein individuenbasiertes Modell zur Beurteilung der Überlebenschancen kleiner Populationen der Mauereidechse (*Podarcis muralis*). — Verh. Ges. Ökol., Göttingen 24: 207–214.
- HÖLZINGER, J. (1987): Die in Baden-Württemberg gefährdeten Lurche (Amphibia) und Kriechtiere (Reptilia) »Rote Liste« (2. Fassung, Stand 31. 12. 1984). — Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ., Karlsruhe 41: 157–164.
- HONEGGER, R. E. (1981): Threatened Amphibians and Reptiles in Europe. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Suppl. Vol. — Wiesbaden (Akad. Verlagsges.).
- ILDOS, A. S. & N. ANCONA (1994): Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Po plain, northern Italy). — Amphibia-Reptilia, Leiden 15: 307–316.
- INGRAM, G. J. & K. R. McDONALD (1993): An update on the decline of Queensland's frogs. In: LUNNEY, D. & D. AYERS (eds.): Herpetology in Australia: A Diverse Discipline: 297–303. — Sydney (Surrey Beatty).

- KATS, L. B., J. W. PETRANKA & A. SIH (1988): Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. — *Ecology*, Brooklyn 69: 361–370.
- KING, C. (1984): *Immigrant Killers*. — Oxford (Univ. Press).
- KLEWEN, R. (1988): Die Verbreitung und Ökologie der Wasserfrösche in Nordrhein-Westfalen und ihre Bestandssituation im Ballungsraum Duisburg/Oberhausen. — *Jb. Feldherp. Beih.*, Duisburg 1: 73–96.
- KORDGES, T. (1988): Zur Wasserfroschproblematik in Ballungsräumen – eine Essener Fallstudie. — *Jb. Feldherp. Beih.*, Duisburg 1: 97–104.
- KUHN, J. (1994): Lebensgeschichte und Demographie von Erdkrötenweibchen *Bufo bufo bufo* (L.). — *Z. Feldherpetol.*, Magdeburg 1: 3–87.
- KUHN, W. & M. KLEYER (1996): Mapping and assessing habitat models on the landscape level. In: SETTELE, J., C. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (eds.): *Species Survival in Fragmented Landscapes*: 356–362. — Dordrecht (Kluwer).
- KWET, A. (1996): Zu den natürlichen Feinden des Laichs von Froschlurchen. — *Salamandra*, Bonn 32: 31–44.
- LEMMEL, G. (1977): Die Lurche und Kriechtiere Niedersachsens. — *Natursch. Landschaftspf. Niedersachs.*, Hannover 5: 1–76.
- LINDENMAYER, D. B. & H. P. POSSINGHAM (1994): The Risk of Extinction. Ranking Management Options for Leadbeater's Possum using Population Vulnerability Analysis. — Canberra (Ctr. Resources Environm. Studies, Aust. Nat. Univ.).
- LÖDERBUSCH, W. (1987): Die Amphibien im Kreis Tübingen. — *Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspf. Bad.-Württ.*, Stuttgart 41: 279–311.
- LOSKE, R. & P. RINSCHKE (1985): Die Amphibien und Reptilien des Kreises Soest. — Bad-Sassen-dorf-Lohne (Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz).
- MAHONY, M. J. (1993): The status of frogs in the Watagan Mountains area of the Central Coast of New South Wales. In: LUNNEY, D. & D. AYERS (eds.): *Herpetology in Australia: A Diverse Discipline*: 257–264. — Sydney (Surrey Beatty).
- MCDADE, L. A., K. S. BAWA, H. A. HESPENHEIDE & G. S. HARTSHORN (eds.) (1994): *La Selva – Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. — Chicago & London (The University of Chicago Press).
- MÜCKENHAUSEN, E. (1985): *Bodenkunde*. — Frankfurt (DLG-Verlag).
- NÖLLERT, A. & C. NÖLLERT (1992): *Die Amphibien Europas. Bestimmung-Gefährdung-Schutz*. — Stuttgart (Franckh-Kosmos).
- OSBORNE, W. (1989): Distribution, relative abundance and conservation status of Corroboree frogs, *Pseudophryne corroboree* MOORE (Anura: Myobatrachidae). — *Aust. Wildl. Res.*, Canberra 16: 537–547.
- OSBORNE, W. (1990): Declining frog populations and extinctions in the Canberra region. — *Bogong*, Canberra 4: 4–7.
- PECHMANN, J. H. K., D. E. SCOTT, R. D. SEMLITSCH, J. P. CALDWELL, L. J. VITT & J. W. GIBBONS (1991): Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. — *Science*, New York 253: 892–895.
- PODLOUCKY, R. (1988): Zur Situation der Zauneidechse *Lacerta agilis* LINNAEUS, 1758 in Niedersachsen – Verbreitung, Gefährdung und Schutz. — *Mertensiella*, Bonn 1: 146–166.

- REH, W. & A. SEITZ (1989): Untersuchungen zum Einfluß der Landnutzung auf die genetische Struktur von Populationen des Grasfrosches (*Rana temporaria* L.). — Verh. Ges. Ökol., Göttingen 18: 793–796.
- RIFFEL, M. & M. BRAUN (1987): Zwischenbericht zur Amphibienfauna im Raum Bruchsal. — Beih. Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ., Karlsruhe 41: 313–320.
- RIMPP, K. (1992): Amphibien und Reptilien in Schönbuch und Gäu. In: W. SCHUBERT (Hrsg.): Die Tierwelt in Schönbuch und Gäu. Die Wirbeltiere und ihr Schutz: 155–178. — Remshalden-Buoch (Natur-Rems-Murr-Verlag).
- RIMPP, K. & G. HERMANN (1987): Die Amphibien des Landkreises Böblingen. — Jb. Feldherpetol., Duisburg 1: 3–17.
- RYSER, J. (1986): Altersstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz. — Zool. Anz., Jena 217: 234–251.
- SACHS, L. (1982): Applied Statistics. — New York, Heidelberg & Berlin (Springer).
- SAUNDERS, D. A. (1996): Habitat networks in the fragmented landscape of the Western Australian wheatbelt: Preliminary results, involvement with landcare groups, and experience in implementation. In: SETTELE, J., C. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (eds.): Species Survival in Fragmented Landscapes: 69–80. — Dordrecht (Kluwer).
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS & P. R. EHRlich (1993): Nature Conservation 3: The Reconstruction of Fragmented Ecosystems. — Sydney (Surrey Beatty).
- SCHLÜPMANN, M. (1981): Grasfrosch - *Rana t. temporaria* LINNAEUS, 1758. In: FELDMANN, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. — Abh. Landesmus. Naturk., Münster 43(4): 103–112.
- SCHLÜPMANN, M. (1982): Bestand, Lebensraum und Lebensweise der Erdkröte (*Bufo bufo*) im Hohenlimburger Raum (MTB: 4611). Beobachtungen bis 1980. — Natur u. Heimat, Münster 42: 65–81.
- SEMLITSCH, R. D. (1993): Effects of different predators on the survival and development of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. — Oikos, Copenhagen 67: 40–46.
- SEMLITSCH, R. D. & J. W. GIBBONS (1988): Fish predation in size-structured populations of tree-frog tadpoles. — Oecologia, Berlin 75: 321–326.
- SETTELE, J., K. HENLE & C. BENDER (1996): Metapopulationen und Biotopverbund: Theorie und Praxis am Beispiel von Schmetterlingen und Reptilien. — Z. Ökol. Naturschutz, Jena 5 (im Druck).
- STANGIER, U. (1988): Kleingewässerrückgang im westlichen Münsterland und heutige potentielle Vernetzung der Amphibienpopulationen. — Jb. Feldherpetol. Beih., Duisburg 1: 117–127.
- STEVENS, M. J. (1987): Hydrochemische Untersuchungen an einigen Laichplätzen der Echten Wassermolche (Gattung *Triturus* RAFINESQUE, 1815) im Kreis Viersen (Caudata: Salamandridae). — Salamandra, Bonn 23: 166–172.
- STROTTHATTE-MOORMANN, M. & D. FORMAN (1992): Gullys als verheerende Kleintierfallen in einem Aachener Parkgelände. In: MÜNCH, D. (Hrsg.): StraßenSperrungen — Neue Wege im Amphibienschutz. — Beitr. Erforsch. Dortmunder Herpetofauna, Dortmund 18: 177–191.
- STUBBE, M., D. HEIDECHE, D. DOLCH, J. TEUBNER, R. LABES, H. ANSORGE, H. MAU & D. BLANKE (1993): Monitoring Fischotter 1985–1991. — Tiere im Konflikt, Halle 1: 11–59.
- STUMPEL, A. H. P. (1993): The terrestrial habitat of *Hyla arborea*. In: STUMPEL, A.H.P. & U. TESTER (eds.): Ecology and Conservation of the European Tree Frog: 47–54. — Wageningen (DLO-Inst. Forestry Nature Res.).
- TESTER, U. (1990): Artenschützerisch relevante Aspekte zur Ökologie des Laubfroschs (*Hyla arborea* L.). — Basel (B. Schlattmann).

- THIELCKE, G., C. P. HERRN, C. P. HUTTER & R. L. SCHREIBER (1983): Rettet die Frösche. — Stuttgart (Pro natur).
- THURN, V., A. P. BLOCK & M. HENNECKE (1984): Amphibien und Reptilien im Rems-Murr-Kreis. — Jh. Ges. Naturk. Württ., Stuttgart 139: 161–193.
- WILBUR, H. M. & P. J. MORIN (1988): Life history evolution in turtles. In: GANS, C. & R.B. HUEY (eds.): Biology of the Reptilia. Vol. 16, Ecology B: 387–439. — New York (Alan R. Liss).
- WISSEL, C. & T. STEPHAN (1994): Bewertung des Aussterberisikos und das Minimum-Viable-Populations-Konzept. — Z. Ökol. Natursch., Jena 3: 155–159.
- WOLF, K. R. (1994): Untersuchungen zur Biologie der Erdkröte *Bufo bufo* L. unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses von Migrationshindernissen auf das Wanderverhalten und die Entwicklung von vier Erdkrötenpopulationen im Stadtgebiet von Osnabrück. — Hemmoor u. Lewiston (Mellen Univ. Press).
- YOFFE, E. (1992): Silence of the frogs. — The New York Times Magazine, New York 6: 36–38, 64–76.
- ZUIDERWIJK, A., G. SMIT & H. VAN DEN BOGERT (1993): Die Anlage künstlicher Eiablageplätze: eine einfache Möglichkeit zum Schutz der Ringelnatter (*Natrix natrix* L., 1758). — Mertensiella, Bonn 3: 227–234.

Eingangsdatum: 18. 8. 1995

Anschrift des Verfassers:

Dr. KLAUS HENLE, Projektbereich Naturnahe Landschaften, Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH, Permoserstr. 15, D-04318 Leipzig, Germany.