Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg	11	77–96	Würzburg 1970

Die Verbreitung der Larve des Feuersalamanders *(Salamandra salamandra salamandra und terrestries)* im Spessart

von

Rudolf Malkmus, Heigenbrücken

Die im Text verwendeten Abkürzungen:

o, m, u: *o*beres, *m*ittleres bzw. *u*nteres Drittel eines Bachlaufes.

N: befindet sich vor o, m, u ein N, so bedeutet dies, daß es sich etwa bei No um die *N*ebengräben und kleinen Quellbäche im oberen Drittel eines Baches handelt.

Der Versuch einer quantitativen Analyse der die Spessartgewässer bewohnenden Larven des Feuersalamanders wurde bisher nicht unternommen. Eine solche Untersuchung wird aus leicht ersichtlichen Gründen immer ein Fragment sein, das aber dennoch Ausgangspunkt interessanter Fragestellungen ökologischer und chorologischer Art bildet. Das gewonnene Zahlenmaterial belegt in der Regel die allgemeinen, auf Schätzungen beruhenden Mitteilungen zuverlässiger Beobachter und gibt ihren Aussagen höheres wissenschaftliches Gewicht. Doch darf nicht vergessen werden, daß das Abstraktum eines statistisch berechneten Wertes in der Natur eine kaum anzutreffende Singularität darstellt. Das macht die Bedeutung der analytischen Arbeit nicht fragwürdig. Man muß sich nur das Zustandekommen ihrer Ergebnisse vergegenwärtigen und deren Wert nicht in sich selbst suchen, sondern als Methode betrachten, gewisse Aspekte von Relationen und Strukturen etwa ökologischer Art aufzuhellen. So sollen auch nachfolgend die Zahlen nicht Ursachen — erklärenden, sondern Fakten — präzisierenden Charakter tragen und die in der Literatur anzutreffen Äußerungen (4, S. 26; 6, S. 9f; 7, S. 43f; 9, S. 192;) über das Vorkommen der Larven in den Spessartgewässern entsprechend bestätigen, bzw. widerlegen.

Der Feuersalamander im Spessart

Es ist bekannt, daß sich die Nominatrasse des Feuersalamanders *(Salamandra salamandra salamandra* L.) mit der westlichen gebänderten Unterart *(Salamandra salamandra terrestris* Düringen) im Spessart trifft. Beide Rassen bewohnen dieses Mittelgebirge in Sympatrie, wobei *terrestris* allerdings

sehr selten auftritt (6, S. 11). Mischformen zwischen beiden Rassen begegnet man in allen erdenklichen Variationen des Zeichnungsmusters, besonders des dorsalen.
Wenn nun nachfolgend einfachhin von Salamanderlarven die Rede sein wird, so deshalb, weil beide Salamanderformen im larvalen Zustand durch nichts voneinander unterscheidbar sind.

Die Larve des Feuersalamanders

Der Herpetologe ist gewohnt — sieht er vom Phänomen der Neotenie ab — Amphibienlarven nur innerhalb einer gewissen Zeitspanne im Jahr zu begegnen. Unser Salamander überrascht hierin mit einer interessanten Ausnahme. Daß man seine Larven das ganze Jahr hindurch in Quellbächen vorfindet — im Winter allerdings entschieden seltener — ist ökologisch und fortpflanzungsbiologisch bedingt. Die Laichgewässer unserer übrigen Amphibien schließen, da sie zum größten Teil zufrieren, einen Winteraufenthalt ihrer Larven grundsätzlich aus. Bis auf Rand- und Kammeisbildung entlang der Ufer und Schneebrücken liegt hingegen der Lauf der Quellbäche frei; die thermale Schwankung ihres Wassers beträgt zwischen Sommer und Winter kaum 3—6 ° C.
Damit findet zwar die Möglichkeit eines ganzjährigen Aufenthaltes der Larven in diesen Gewässern eine genügende Erklärung, nicht aber die Tatsache, daß wir zu jeder Jahreszeit Larven in sämtlichen Entwicklungsstadien gleichzeitig und nebeneinander im nämlichen Quellbecken antreffen. Erst die eigenartige Form der Fortpflanzung gibt hierüber Aufschluß: das vom Weibchen aufgenommene Samenpaket muß nicht zur unmittelbaren Befruchtung der Eier führen; vielmehr vermag das Weibchen die Spermen in einem Samenbehälter aufzubewahren, die Befruchtung bis um ein Jahr zu verzögern und ist somit nicht an eine bestimmte „Laichzeit" gebunden. Dennoch werden die Larven innerhalb einer gewissen Periode vorzugsweise abgesetzt: im Spessart etwa 80 Prozent aller Larven Ende April bis Mitte Mai; durchschnittlich 12—40, ausnahmsweise bis 75 (5, S. 122) Larven von ca. 30 mm Länge und unverkennbarem Phänotypus (vgl. Abb. 1).
Ihre Färbung durchläuft homochrom die gesamte Skala der Grautönungen von Tiefschwarz bis zum lichten Grau, zeigt eine Unzahl unterschiedlicher Marmorierungsmuster, variiert nach gelb (Läusgrund/SW-Spessart) und schlammgrün (Lindenbach/O-Spessart), nimmt gelegentlich sogar das Braun herbstlichen Buchenlaubes an, welches nicht selten den Beckengrund der Wohn-



Abb. 1: Larve des Feuersalamanders.

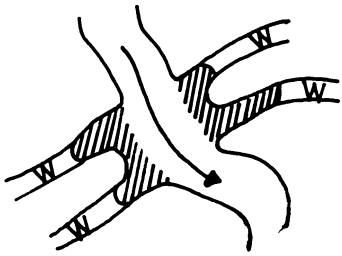


Abb. 2: Brückenloser Bachübergang mit Wagenspuren (W). Die schraffierten Bereiche beschreiben das vom Bach her in den Wagenspuren nach außen drängende Wasser.

gewässer füllt (Bachgrund/O-Spessart). Immer wieder stehe ich bewundernd vor der somatolytischen, kryptischen Wirkung des Kleides, das die Aufgabe der Tarnung in vollendetster Weise erfüllt. Neben diesen in zahlreichen Variationen pigmentierten Larven sind albiotische (9, S. 192), nicht aber melanotische Exemplare aus dem Spessart bekannt geworden. Nach 3 bis 4 Monaten ist die Metamorphose des Kiemenatmers zum Lungenatmer abgeschlossen: die dann 5 bis 6 cm großen Tiere steigen an Land, um sogleich die versteckte Lebensweise ihrer Eltern in den feuchten, schattigen Waldschluchten unweit ihrer Geburtsstätte zu führen.

Die Wohngewässer der Salamanderlarven im Spessart

Bevor ich die Ergebnisse der quantitativen Analyse vorlege, gebe ich eine Beschreibung der Wohngewässer der Salamanderlarve und eine solche der angewandten Methoden der Analyse. Unter den Wohngewässern sind zunächst die beiden Biochore der

1. Stehenden Gewässer (lacustrischer, limnophiler Typus) und
2. Fließenden Gewässer (fluviatiler, rheophiler Typus)

zu unterscheiden. Abb. 4 zeigt das geographische Areal des Untersuchungsgebietes.

1. Gewässer des limnophilen Typus

In folgenden Gewässern dieses Typus begegnete ich Salamanderlarven:

a) Wegrinnen: mehr oder weniger tief eingefahrene Wagenspuren auf Forstwegen, z. T. ausgesprochen temporäre, d. h. periodisch trockene Gewässer (m Sailauf; o Kleinaschaff; m Gogelsbach; o Kahl; Müsselberg; Steiggipfel bei Klingenberg; Almosenpfad oberhalb Hessenthal) und brückenlose Wegübergänge (vgl. Abb. 2) durch Bäche (u Fauldelle; m Bessenbach).

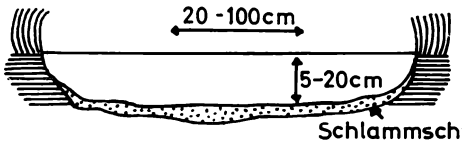


Abb. 3: Querschnitt durch eine Wildtränke.

b) Waldtümpel: stark verwachsene, nährstoffreiche aber O_2-arme Gewässer (m Kleinkahl; m Libischbach).

c) tiefe, wassergefüllte, vegetationslose Trichter (Steiggipfel bei Klingenberg).

d) kleine, durch Bachstau entstandene Teiche (o Steinborn/Lohrbach; m Kropfbach; m Steinbach/Dammbach).

e) Wildtränkeaufrisse: in den oft den gesamten Grund der oberen Bachtäler deckenden Sphagnumteppichen begegnet man nicht selten Stellen, an denen das Moospolster zum Zweck der Wildtränke aufgerissen wird. Solche „Wildtränkeaufrisse" stellen kleine, flache, meist vegetationslose und z. T. temporäre Tümpel dar (vgl. Abb. 3), deren Grund mit sehr locker aufliegendem Bodenschlamm bedeckt ist, in dem sich häufig Tubifex-kolonien ansiedeln (m Aubach/Lohrbach; o Bomiggrund; m Erlengrund/Hafenlohr; m Aubach/Elsava; o, m Seebach; o Sailauf; o Kleinaschaff; o Geisbach).

f) gefaßte Brunnenbecken in Weinbergen (östlich Henneburg).

60 Prozent der oben genannten, meist temporären Gewässer waren völlig vegetationslos, die übrigen müssen als eutroph, aber O_2-arm — eine Folge des mit den zahlreichen Fäulnisvorgängen verbundenen O_2-entzuges — bezeichnet werden. Allen gemeinsam ist die völlig fehlende Wasserbewegung und die starke Abhängigkeit der Wassertemperatur von Sonneneinstrahlung und Lufttemperatur — ausgenommen die nicht mehr zum rein limnophilen Gewässertypus gehörenden Bachstauen und die durch Bäche führenden Wagenrillen. Sie bilden einen Übergang zu den

2. Gewässern des rheophilen Typus

Salamanderlarven fand ich in folgenden fluviatilen Gewässern:

a) Tümpelquelle (Limnokren); bevor die Quelle zum Bach wird, ergießt sie sich erst in ein Becken, das sie bis zum Überlauf füllt.

b) Beckenbildender Oberlauf der Waldbäche. Die Einteilung eines Baches in Ober-, Mittel- und Unterlauf ist höchstens bei 5 Prozent der Spessartbäche durchführbar, während 80 Prozent einzig aus einem „Oberlauf" allein bestehen. Diese Dreiteilung meint ja auch nicht eine geometrische Zerstückelung, sondern bezeichnet eine auf durchschnittliche Strömungsgeschwindigkeit und die Temperaturamplitude des Wassers bezogene Gliederung, durch die aber keine biologisch einheitlichen Lebensräume gewonnen werden. Zu unterscheiden sind im Oberlauf:

1. Ruhige Buchten mit Sand, -Schlamm, -Fallaub- und Detritusablagerungen.
2. Becken mit überströmtem Grund aus Ton, grobem Sand, Geröll und Fels.
3. Von starker Strömung überspülte Felsplatten und Tonschichten.

4. Rheophile Pflanzenrasen auf überspülten Flächen.
In diesem so verstandenen Oberlauf und seinem unmittelbaren Einflußbereich begegnete ich 93,4 Prozent der von mir gefundenen Salamanderlarven.

c) Periodisch fließende Bäche, Quellen mit völlig versickerndem, meist nicht über 300 m langem Rinnsal: sie gehören ausnahmslos dem Gewässertyp 2. b an.

Ein Fundortkatalog gibt Aufschluß über das Auftreten der Salamanderlarve in den fließenden Gewässern des Spessarts:

a) Limnokrene mit völlig versickerndem Rinnsal:

Quellname	Höhe über NN	beobachtete Larven	bisher keine Larvenfunde
Traubergquell	270 m	x	
Reichengrundquell	280 m	x	
Frankenbrunn	285 m	x	
Erlenbrunn/Hafenlohr	290 m	x	
Birkenbrunn	305 m	x	
Frickenbrunn	320 m	x	
Höchsterbrunn	320 m	x	
Schöllbrunn	320 m		x
Ränsebrunn	330 m		x
Heßlerbrunn	342 m	x	
Scherlesquell	355 m	x	
Köhlersbrunn	360 m		x
Pfützenbrunn	360 m		x
Wanzenbrunn	360 m	x	
Schleifthorquell	365 m	x	
Hettlerbrunn	370 m		x
Nollbrunn	370 m		x
Neustädterdellbrunn	375 m		x
Rotborn	380 m		x
Saalquell	380 m	x	
Röselesbrunn	390 m	x	
Ruhebrunn	390 m	x	
Meisenbrunn	410 m		x
Kleiner Erlenbrunn	417 m	x	
Nützenbrunn	419 m	x	
Ruhbrunn	420 m		x
Bremerbrunn	425 m		x
Molkenbrunn	425 m		x
Sylvanquell	425 m	x	
Bretterbrunn	430 m		x
Müßbrunn	440 m		x
Ruderschaftsbrunn	440 m		x
Erlenbrunn/Schollbrunn	447 m		x

Quellname	Höhe über NN	beobachtete Larven	bisher keine Larvenfunde
Heckbrunn	460 m		x
Sohlhöhequell	495 m	x	
Andersbrunn	500 m		x
Hammersbrunn	510 m		x
Böser Brunn	510 m	x	
Geierskopfquell	525 m		x
Breitsolbrunn	530 m		x

b/c) Bachläufe mit Larvenfunden:

o, m Bachgrund; o, m Sackenbacher Grund; Nm Lohrbach; o, Nm Steingrund/Lohrbach; Nu Bächles; o Moosgrund; o Kaltengrund; o, m, No, Nm Schwarzengrundbach; o, m Stockbrunn; Nm Aubach/Lohrbach; Nm Rinderbach; m Lehngrundbach; o, m Gärtlesgrundbach; o, m Kobertsquellbach; u Dunkelgrund; o Molkenbrunn; o Hemmgrund; m Lochbrunngrund; No, Nm Berggrund; o Lindenbach bei Rodenbach; o Neuhöllgrund; o, m Silberloch; o Breitbach; No Bomiggrund; o Mathshüttengrund; m Metzengrund; m Klinggrund; o, u Glasbach; o, m Welzgraben; o, m, u Eichenfürstgraben; m, u Altenfeldergraben; u Klingelsbachschlucht; u Triefensteingraben; No Haselbach; m Kropfbach; u Langer Grundbach; o, m, Ullersbach; m Läusgrund; m, u Seltenbach; u, Nm Fauldelle; m Steinbach/Dammbach; m, u, Nm Libischgrund; o Gößbach; NM Aubach/Elsava; o, m, u Wildental; o, m Buschgrund; o Fohrensgrund; m Reußengrund; m, o Wachengrund; m Fichtengrund; o Reichen-Altenbach; o Laufach; o, Nm, Nu Seebach; o, m Erbigsbach; o Hainbach; o Kehrbach; Nu Unterer Liebesgrund; o, m, Nm, No Sailauf; o Oberer Steinbach; o, m, No, Nm, Nu Kleinaschaff; m Altwiesengrund; o, m Geisbach; o Autenborn; o, m, Nu Mittelbach; o Gogelsbach; No Bessenbach; m, Nm Erlenbrunn/Bessenbach; Kirschlingsbach/Bessenbach No; o Streilbach; o Schäfersbach; o, Nm Klosterborn; o, m Klingengrund/Aschaff; m Glattbach; No Kahl; o Lindenbach/Kahl; o Habersbach; No, Nm Kleinkahl; Nm Finkenborn.

Bachläufe ohne Larvenfunde:

Fella, Fließenbach, Sindersbach, Hallengrund, Dieftelsgrund, Mätzlesgrund, Birklergrund, Lohrhauptener Lohr, Spörckelbach, Lauberbach, Rechtenbach, Hafenlohr, Weibersbach, Rohrwiesengrund, Klingengrund/Hafenlohr, Weihersbach, Faulbach, Fechenbach, Elsava, Finsterbrunn, Aschenbrunn, Krebsbach/Elsava, Rosselbrunn, Sulzbach, Krebsbach/Leidersbach, Zwickgrund, Wildegäulsbach, Beibuschbach, Erlenbach/Laufach, Aschaff, Kellerbergbach, Waldbach, Schmerlenbach, Strietbach, Haibach, Röderbach, Steinbach/Hahnenkamm, Treppengrund, Bachquellengrund, Schützenberggraben, Bieber, Lochbornbach, Hundsgrund, Speckkahl, Höllenbach.

Stimmt die Zahl der genannten Gewässer mit der in den später vorgelegten Tabellen nicht überein, so ist der Grund darin zu suchen, daß ein Teil dieser Gewässer nicht benannt ist — also auch im vorangegangenen Fundortkatalog nicht erfaßt wurde.

Methodische Erwägungen zur Durchführung der Analyse

In kurzer Ausführung möchte ich umreißen, wie ich zu den Ergebnissen der Analyse gelangte:

1. Aufsuchen der Gewässer und Aufzeichnung derselben in einem Fundortkatalog, gleich ob in diesem Gewässer Larven gefunden wurden oder nicht.
2. Genaue Beschreibung des Gewässers (möglichst für jedes fließende Gewässer Anfertigung einer Kartenskizze, da auch die topographischen Meßtischblätter 1:25 000 nur einen Teil der Quellen erfassen, vgl. Abb. 6) mit folgenden Einträgen:
   a) Ursprung: Quelltypus (R = Rheokren, L = Limnokren, H = Helokren) mit Höhenangabe über NN.
   b) Im 10—15-m-Abstand Eintrag der entsprechenden Isohypse.
   c) Einzeichnung aller im Grund befindlichen weiteren Gewässer, z. B. Wildtränkeaufrisse (W), Tümpel, Suhlen usw.

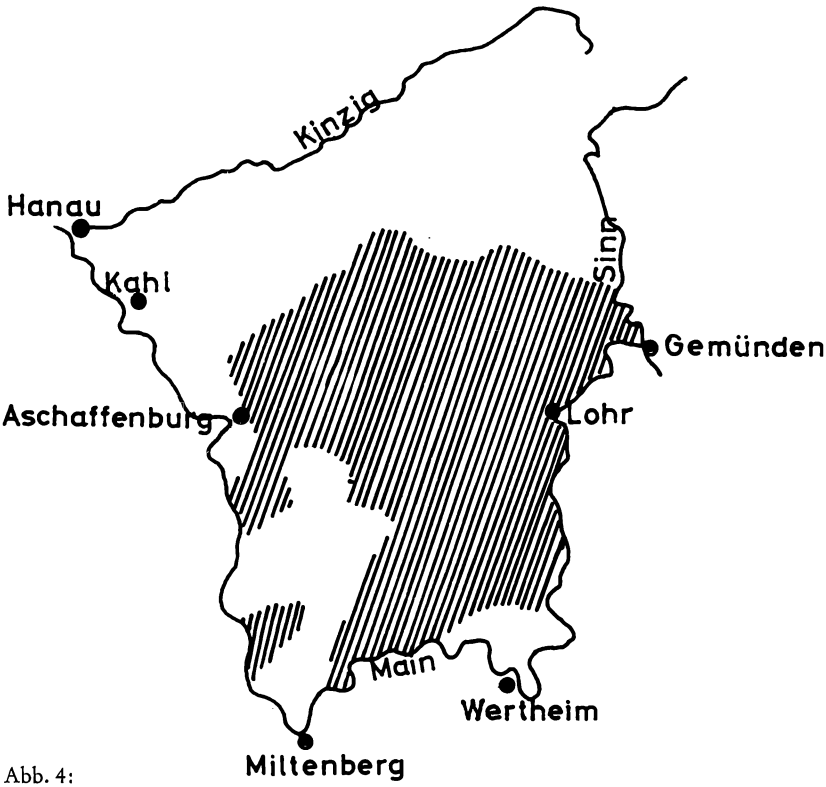


Abb. 4:
Der Spessart mit dem auf Salamanderlarven hin untersuchten Areal (schraffiert).

3. Zählung der Larven: die Durchführung einer einigermaßen zufriedenstellenden Populationserfassung erweist sich als außerordentlich schwierig. Selbst in völlig vegetationslosen Becken zeigen immer ein Teil der Larven eine derart vollendete Mimese, die noch unterstützt wird durch spiegelnde Bezirke der Wasseroberfläche, durch die die Formen des Untergrundes auflösende Wellenbewegung des nassen Elements, besonders durch auf den Grund fallende Schatten, daß auch dem schärfsten Auge stets Larven entgehen. Mit Fallaub gefüllte Becken müßte man völlig leeren (die Larven halten sich gerne zwischen den Blättern auf), jeder Stein müßte gehoben werden (besonders hohl aufliegende werden von Larven bevorzugt); sehr schwierig zu untersuchen sind die oft tief verzweigten, verwachsenen Bachunterwaschungen; dort, wo die Ufer- und Bachvegetation sich üppig ausbreitet, ist — ohne eine weitgehende Zerstörung derselben vorzunehmen — nur noch ein sehr geringer Teil der tatsächlich vorhandenen Larven auszumachen, zumal sie das Bestreben zeigen, stets aus dem strömungsstärkeren Bachlauf zu gelangen, um einen strömungsschwächeren Punkt zu gewinnen, der sich in der Regel zugleich unserem Auge verbirgt.
4. Eine mehrjährige Kontrolle, auch zu verschiedenen Jahreszeiten ist nötig.
5. Die im Rahmen der analytischen Arbeit sich häufig ergebenden interessanten Beobachtungen ökologischer Art, des Verhaltens der Larve u. ä. verdienen der Aufzeichnung.
6. Die sichere Kenntnis der Larve wird als selbstverständlich vorausgesetzt.

Die Ergebnisse der Analyse

Beobachtungszeitraum: 1964—1969
Bei mehrfacher Beobachtung im nämlichen Gewässer wurde die jeweilige Larvenzahl gemittelt.

1. Die Salamanderlarven der limnophilen Gewässer

Tabelle 1

Gewässertypus	Zahl der Gewässer mit Larvenvorkommen	Zahl der gefundenen Larven
Wegrinnen		
a) Waldwege	10	37
b) Bachübergänge	4	17
Waldtümpel	2	10
wassergefüllte Trichter	2	100
Bachstau	3	6
Wildtränkeaufrisse	13	79
Brunnenbecken	1	15
Stehende Gewässer	35	264

In 35 lacustrischen Gewässern konnten 264 Larven gefunden werden, d. h. 7,5 Exemplare pro Gewässer, d. h. 6,6 Prozent aller von mir erfaßten Larven.

2. Die Salamanderlarven der rheophilen Gewässer

a) *Die Quellen*

Tabelle 2

Quelltyp	Gesamtzahl der untersuchten	mit Larvenbesetzung			ohne Larven	
	Quellen	a	b	c	d	e
Limnokren	80	—	33,3%	5	55	66,6%
Helokren	49	25	—	—	49	100,0%
Rheokren	86	—	—	—	86	100,0%

Mit Larvenbesetzung:
a = Quellzahl
b = prozentualer Anteil der Quellzahl a an der gesamten Quellzahl
c = durchschnittliche Populationszahl pro Quelle

Ohne Larven:
d = Quellzahl
e = prozentualer Anteil der Quellzahl d an der Gesamtzahl der untersuchten Quellen eines Quelltyps.

Von den 215 untersuchten Quellen befanden sich in nur 25 (= 11,6 Prozent der Quellen) Salamanderlarven — verständlicherweise nur in den Tümpelquellen.

b) Die Waldbäche

Die unter „Quellen" erfaßten Larven werden bei dieser Aufstellung ebenfalls mit herangezogen.

Tabelle 3

Gewässertyp	Gesamtzahl der Bäche		prozentualer Anteil der Gewässer mit Larven an der Gesamtzahl
	soweit untersucht	soweit von Larven besetzt	
teilweise versickernder und wieder auftauchender Bach	11	5	45,5%
Quelle mit völlig versickerndem Rinnsal	40	19	47,5%
Bachläufe	126	81	64,3%

In 105 fluviatilen Gewässern zählte ich 3693 Larven, d. h. 93,4 Prozent aller von mir erfaßten Tiere, d. h. 22 Larven pro Gewässer.
In den tausenden Becken der Waldbäche (einschließlich der teilweise versickernden) erwiesen sich 1071 als von Larven besetzt.

Ihre Verteilung ist aus nachfolgenden Tabellen ersichtlich:

Tabelle 4

Larvenzahl je Becken	Zahl der besetzten Becken	Gesamtzahl der Larven
1	489	489
2	189	378
3	122	366
4	78	312
5	44	220
6	43	258
7	23	161
8	20	160
9	9	81
10	8	80
11	6	66
12	12	144
13	4	52
14	2	28
15	5	75
16	2	32
17	2	34
20	6	120
24	2	48
25	3	75
28	1	28
43	1	43
gesamt	1071	3250

Tabelle 5

Larvenzahl je Becken	Zahl der besetzten Becken	Gesamtzahl der Larven
1	32	32
2	17	34
3	12	36
4	7	28
5	6	30
6	2	12
7	3	21
8	5	40
9	1	9
10	2	20
11	1	11
13	2	26
14	1	14
18	1	18
30	1	30
33	1	33
49	1	49
gesamt	95	443

In Tabelle 5 sind die Quellen mit völlig versickerndem Rinnsal erfaßt.

Aus Tabelle 4 errechnet sich eine durchschnittliche Larvenzahl pro Becken von ca. 3, aus Tabelle 5 von 4,6 Tieren. Dieser höhere Zahlenwert für die Quellen mit Rinnsal beruht wohl darauf, daß die von einem Salamander gesetzten Larven wegen der Begrenzung der Bachlänge sich auf weniger Becken verteilen, als dies bei einem normalen, nicht unterbrochenen und

daher über eine größere Anzahl von Becken verfügenden Waldbach möglich ist.

Unterschiede in der vertikalen Verbreitung kommen schließlich in der Tabelle 6 zum Ausdruck:

	Gefäll-intervall	A	B			C			D	E	F
			1	2	3	1	2	3			
10	100—150 m	23	7	1	2,8%	4	—	2,8%	50,0%	19	0,6%
9	150—200 m	58	25	10	12,1%	14	4	12,7%	51,2%	912	28,2%
8	200—250 m	79	33	23	19,3%	15	7	15,5%	39,3%	456	14,0%
7	250—300 m	97	54	30	29,0%	33	12	31,7%	53,6%	945	29,1%
6	300—350 m	72	44	19	21,7%	27	6	23,2%	52,6%	458	14,1%
5	350—400 m	32	24	3	9,3%	13	—	9,2%	48,1%	201	6,2%
4	400—450 m	16	13	—	4,5%	7	—	4,9%	53,8%	259	7,9%
3	450—500 m	5	1	—	0,3%	—	—	—	—	—	—
2	500—550 m	3	3	—	1,0%	—	—	—	—	—	—
1	550—600 m	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	gesamt	—	—	—	100,0%	—	—	100,0%	—	3250	100,0%

Die Spalten haben folgende Bedeutung:

A: Die Gesamtzahl der Bäche, in denen Beobachtungen erfolgten (Einteilung nach Gefällintervallen von je 50 m).

B: Zahl der unter A genannten Bäche mit potentiellem Larvenaufenthalt
1. im Bach selbst
2. in den Seitengräben und -quellen eines Baches
3. der prozentuale Anteil der potentiellen Larvenvorkommen der Bäche B 1/2 jeweils innerhalb eines Gefällintervalls von 50 m zu sämtlichen übrigen neun Intervallen.

C: Zahl der Bäche mit nachgewiesenen Larvenvorkommen
1. im Bach selbst
2. in den Seitengräben und -quellen eines Baches
3. der prozentuale Anteil der Larvenvorkommen der Bäche C 1/2 jeweils innerhalb eines Gefällintervalls von 50 m zu sämtlichen sieben Intervallen.

D: Prozentualer Anteil der tatsächlich von Larven bewohnten Bäche (C 1/2) an den Bächen mit potentiellem Larvenvorkommen (B 1/2).

E: Zahl der innerhalb der Gefälleintervalle gefundenen Larven.

F: Prozentualer Anteil der Gesamtlarvenzahl eines Gefällintervalls (E) zur Gesamtzahl aller erfaßten 3250 Larven.

Am Beispiel des Gefällintervalls 8 soll erläutert werden, wie die Tabelle zu lesen ist:
Innerhalb des Gefällintervalls 8 (200—250 m) wurden in 79 Bächen Untersuchungen angestellt. Obwohl in 33 davon (mit Nebenquellen 56) Larvenvorkommen zu erwarten waren (das sind 19,3 Prozent aller untersuchten Bäche mit potentiellem Larvenaufenthalt), konnten tatsächlich in nur 15 Bächen (mit Nebenquellen 22) Larven bestätigt werden (das sind 15,5 Prozent der Bäche mit nachgewiesenem Larvenvorkommen in diesem Gefällintervall), also in nur 39,3 Prozent der potentiellen Wohngewässer des Intervalls 8, dessen 456 Larven nur 14,0 Prozent aller erfaßten Larven ausmachen.

Durch die Unterscheidung zwischen Bächen und Seitenbächen und -quellen (B 1/2; C 1/2) kommt zum Ausdruck, daß etwa 20 Prozent der Larven sich nicht in den eigentlichen Hauptbächen aufhalten.

Die vertikalen Verbreitungsverhältnisse:

Das Gesamtgefälle von 500 m wurde in zehn 50 m-Intervalle unterteilt, von denen nur die sieben unterhalb der 450 m-Grenze liegenden für unsere Untersuchung von Bedeutung sind. Besondere Beachtung verdient das aus Spalte D ersichtliche, prozentual ausgedrückte Verhältnis der von Larven bewohnten Gewässer (C) zu denen mit potentiellem Larvenaufenthalt (B). C zu A in Beziehung zu setzen wäre ebenso sinnlos, wie die Feststellung aus Tabelle 2 etwa ableiten zu wollen: 215 Quellen wurden auf das Vorkommen der Larven hin untersucht; 25 erwiesen sich als bewohnt, d. h. 11,6 Prozent der Quellen. Dabei wird die Tatsache unterschlagen, daß 135 Quellen Helo- und Rheokrene sind, die als potentielle Biotope grundsätzlich ausscheiden. Mangelnde Berücksichtigung dieses Faktums führt stets zu Trugschlüssen.

Tabelle 6 besagt also folgendes:

a) In allen Gefällintervallen (außer 8) sind gleichmäßig etwa 50 Prozent der potentiellen Wohngewässer besetzt (D; B 3 — C 3).

b) An der Gesamtbesetzung (C) haben die Bäche des Gefällintervalls 7 mit 31,7 Prozent und 6 mit 23,2 Prozent den weitaus größten Anteil (54,9 Prozent).

c) Das Gefällintervall 7 hat auch die höchste Stückzahl an Larven zu verzeichnen (945), d. s. 29,1 Prozent aller beobachteten Tiere; ihm folgt jedoch Intervall 9.

d) Die relative vertikale Verbreitung der Larve kann daher als in allen Gefällsintervallen, in denen man ihr begegnet, sehr gleichmäßig gestreut bezeichnet werden (D). Die absolute Populationszahl, die in E und F zum Ausdruck kommt zeigt hingegen erhebliche Differenzen. Die Waldbäche innerhalb der 150—350 m-Zone werden entschieden bevorzugt.

Zwischen 450—600 m sind mir in fließenden Gewässern bisher keine Fundorte bekannt geworden.

e) Die eindeutig maximale Populationsstärke liegt für die Gewässer des Intervalls 9 vor (ca. 51 Larven pro Gewässer) — meist tiefliegende, beckenreiche Schluchtbäche in den weichen Schichten des am Ostrand des Spessarts zum Main hin abfallenden Oberen Buntsandsteins.

Die Verbreitung der Salamanderlarve in den fluviatilen Gewässern

Verschiedene Faktoren beeinflussen den Larvenaufenthalt in einem Gewässer:

1. Das Nahrungsangebot

Es genügt festzustellen, daß die rein carnivor lebende Salamanderlarve nur dort anzutreffen ist, wo sie einem ausreichenden Nahrungsangebot begegnet. In kleinen lacustrischen Gewässern ist die Nahrungsversorgung durch die starke räumliche Begrenzung des bewohnten Bereiches problematischer als in dem langgestreckten Gewässerraum eines Waldbaches. Andererseits wird die geringere Zahl an Beutetieren in den in Frage kommenden stehenden Gewässern durch das bedeutendere Volumen der Opfer (besonders Kaulquappen von Bufo bufo und juvenile Larven von Rana temporaria) kompensiert.

2. Sauerstoffgehalt des Wassers

Der O_2-Gehalt ist durch die beständige und vielfältige Berührung des Wassers mit atmosphärischer Luft sehr hoch und weitgehend konstant; zudem findet sich in kaltem Wasser immer mehr Sauerstoff gelöst als in warmem. Die stehenden Gewässer hingegen schwanken zwischen einer O-Übersättigung bei maximaler Assimilation der Wasserpflanzen und einem O-Mangel in der Nacht und bei hoher saprogener O_2-Zehrung. Daß sich die Larven auch unter letztgenannten Bedingungen bis zum fertigen Lungenatmer entwickeln, haben mir Aquarienversuche gezeigt. Bevorzugt die Larve eindeutig O_2-Bereiche Bäche (Tabelle 3), so ist sie doch nicht als polyoxybiont, sondern als euryoxybiont zu bezeichnen, d. h. mit relativ großer Anpassungsbreite an wechselnde Sauerstoffkonzentration. Die Anpassungsform an die Umweltbedingungen eines limnophilen Gewässers ist äußerlich sichtbar: die Kiemen der Larven stehender Gewässer sind größer als die, welche die Larven der Bäche aufweisen. Mit wachsender O_2-Armut zeigen die aus dem Wasser Sauerstoff absorbierenden Kiemen eine erweiterte Aufnahmefläche durch zunehmende Vergrößerung und vielfältigere Verzweigung.

3. Chemismus des Wassers

Der Chemismus der nicht verschmutzten Gewässer des Spessarts zeigt auf gleichem geologischen Untergrund geringe Differenzen. Aber auch unterschiedliche Gesteinsgrundlage — z. B. Urgestein des NW-Spessarts und

Sandstein des übrigen Mittelgebirges — beeinflußt die Populationsdichte der Larve nur insoweit, als der Sandstein eine stabile, großräumige Felsbeckenbildung begünstigt, also ideale Larvenwohnräume schafft, während die oft V-förmig eingeschnittenen Bachtäler in den Verwitterungsprodukten des Urgesteins instabile, kleine Erdbecken oder nur schnellfließende Gräben ausbilden. Die Zahl der verunreinigten Bäche im Urgesteinsgebiet ebenso wie die vom Ackerbau erfaßte Fläche und die Dichte der menschlichen Besiedelung übersteigt weit die des übrigen Spessarts. Wenn auch die für den NW vorliegenden Beobachtungen nicht ausreichen, einen ausgewogenen Vergleich mit dem Buntsandsteinspessart zuzulassen, legt schon die Geartetheit des Geländes die Vermutung nahe, daß der Salamander hier seltener auftreten wird.

Weder die im Sandstein von Westen nach Osten wachsende Wasserhärte von 4 ° bis 18 ° dGH, noch das im Osten besonders hohe Sulfat-Karbonat-Verhältnis des Wassers scheinen das Larvenvorkommen zu beeinflussen. Nur in Ausnahmefällen begegnete ich Larven auch in verschmutzten Gewässern: im Langen Grundbach in Dorfprozelten, im Brunnenbecken östlich der Henneburg, in veralgten Gräben der Kleinaschaff unter der Kauppenbrücke, die z. T. eine schwache Ölschicht aufwiesen. In der Regel verschwinden jedoch mit anhebender Verunreinigung eines Baches etwa durch Einleitung der Abwässer die Larven. So sucht man sie im Rohrwiesengrund oder Röderbach vergeblich, während man ihnen im Altfelder Graben oder im Seltenbach/Klingenberg nur im unteren Drittel, in dem sich das Wasser des im Oberlauf verschmutzten Baches wieder weitgehend saniert hat, begegnet.

4. Die Einflüsse des Lichtes

Die Larve bevorzugt dunkle Schlucht- und Waldbäche. Zwar ist sie nicht als ausschließlich negativ phototaktisch zu bezeichnen, doch zieht sie düstere Orte lichtreichen vor. Stark der Sonnenstrahlung ausgesetzte Gewässer meidet sie. Besonders deutlich wird dies, wo ein Bachlauf das Gelände einer Waldwiese durchfließt. Ohne daß die Zahl und die Morphologie der Becken im Abschnitt des Wiesentales gegenüber denen im Wald gelegenen eine wesentliche Änderung erführe, sucht man sie dort meist vergeblich (z. B. Sackenbacher Grund, Gärtlesgrund Wildental, Reichengrund, Wachengrund).

5. Die Wassertemperatur

Die Jahrestemperaturschwankung des gleichmäßig durchmischten Wassers der Quellbäche liegt zwischen +4 ° C und +10 ° C, die der stehenden Gewässer je nach Lage zwischen völliger Vereisung und +30 ° C und einer mit der Tiefe wachsenden Zahl an thermischen Schichtungen. Da ich jedoch in keinem der größeren Stauteiche — der Spessart besitzt keine natürlichen Seen — bisher Larven fand, spielen diese Schichtungen etwa als Ausweich-

möglichkeit in kältere Bereiche keine Rolle. Bei Aquarienversuchen konnte ich bei einer Wassertemperatur von konstant +20 ° C bis +25 ° C sämtliche Entwicklungsphasen der Larve bis zur abgeschlossenen Metamorphose beobachten. Können wir die Larve als vornehmlich psychrophil, kaltstenostherm, also kälteliebend ansprechen, so doch keineswegs ausschließlich; auf Grund ihrer großen Anpassungsbreite an unterschiedliche Wassertemperatur eher als eurytherm.

6. Die Wasserbewegung

Sämtliche Tabellen belegen, daß die Larve Fließgewässer, also solche mit konvergierenden physikalisch-chemischen Eigenschaften, stehenden vorzieht. Wir können sie daher als positiv rheophil (strömungsliebend), in nicht demselben Umfang auch als krenophil (quelliebend) bezeichnen. Während die Lage der Larven in nicht oder kaum von der Strömung erfaßten Wasserbereichen völlig heterozerk ist, zeigt sie im Strömungsbereich eine typische Gerichtetheit gegen die Wasserbewegung. Diese Erscheinung bezeichnen wir als Rheotaxis. Im Verein mit der holorheotypischen Körpergestalt (Tropfenform) bietet die Larve in dieser Lage der Wasserströmung den geringsten

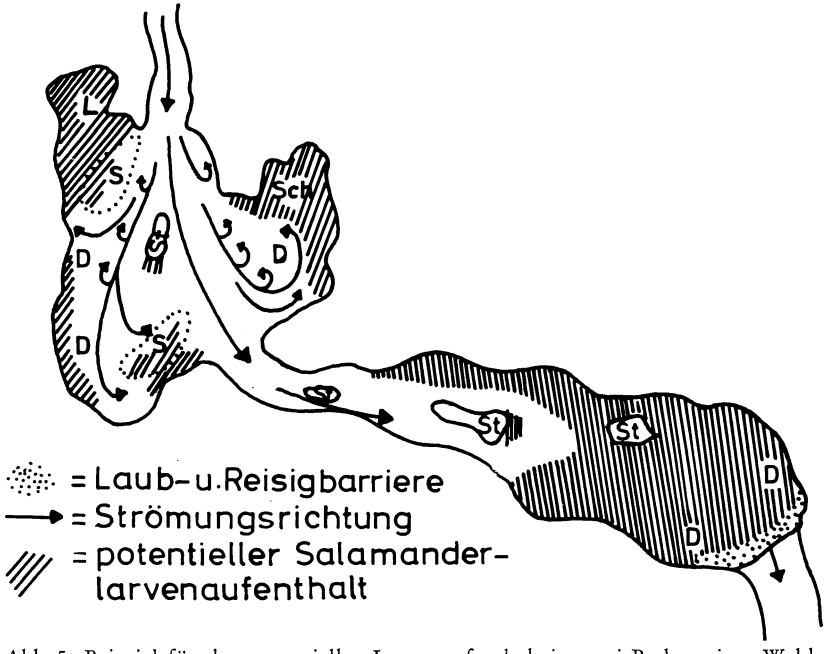


Abb. 5: Beispiel für den potentiellen Larvenaufenthalt in zwei Becken eines Waldbaches. D = Detritus, L = Laubbecken, S = „Sandbank", Sch = Schlammansammlung, St = Stein im Bachlauf.

Widerstand. Die Strömungsgeschwindigkeit auf dem Grund des Baches — dem Aufenthaltsort der Larve — ist durch die Reibung des Wassers am Boden ohnehin vermindert. Kräfte des abwärts gerichteten Druckes und des turbulent sich fortbewegenden Wassers drücken das Tier auf die Unterlage. Die Larve liegt so im fließenden Wasser, daß dies mit einem Minimum an Energieaufwand geschieht. Überschreitet die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers eine gewisse Grenze, die nicht sehr hoch liegt, so ist die Larve nicht mehr in der Lage, sich am Grund zu halten, bei einer weiteren Steigerung der Strömungsstärke unfähig sich orientiert zu bewegen: sie wird getrieben, fortgespült. Fast scheint es, als hätten die Larven einen „Sinn" für die ihnen noch zuträglichen Strömungsverhältnisse; denn es ist äußerst schwierig, ein solches Tier in die freie Strömung zu jagen. Daraus wird ersichtlich, daß auch all jene Waldbäche — besonders solche mit Quellen starker Wasserführung — als potentielle Wohngewässer ausscheiden, die jene Strömungsbarriere überschreiten, die einen Aufenthalt schwierig machen. Betrachten wir nun kurz die als Becken bezeichneten Bachbereiche und ihre Besiedlung durch Salamanderlarven (Tabelle 4/5; Abb. 5).

1. Beckenbildendes Material

Als beckenbildendes Material sind zu unterscheiden:

a) geologischer Untergrund (Fels, Erde)
b) eingeschwemmtes Material (Geröll, Sand, Rinden, -Laub, -Reisigbarrieren)
c) Ufervegetation (Baumwurzeln [besonders der Erlen] und Lebermoose dienen häufig — vornehmlich im Westspessart — zur Festigung der instabilen Erdbeckenränder).

Entsprechend des Materials ist zwischen beständigen (1a, c) und unbeständigen Becken (1b) zu unterscheiden. Das Larvenvorkommen ist von der Art des die Wohnräume bildenden Materials weitgehend unabhängig.

2. Morphologie der Becken

a) Horizontal: unter Becken ist jede deutliche Erweiterung des Bachlaufes zu verstehen, gleich in welcher Form.
b) Vertikal: ein Becken kann, muß aber durchaus nicht mit seinem maximal tiefsten Punkt über dem des eigentlichen Bachlaufes liegen. Neben gleichförmig ausgebildeten Becken gibt es auch solche mit reichhaltigem Relief: Platten, Gesteinsbänder, vorspringende Stufen, Simse, Spalten, Nischen, schräge Wandabschnitte, Höhlungen und Uferunterwaschungen wechseln in bunter Folge. Sandbänken in allen Formen, mit Detritus-, Schlamm- oder Laubbelag ausgestatteten Becken begegnet man allenthalben. Lieblingsaufenthalte der Larven entscheiden auch hier die herrschenden Strömungsverhältnisse. Nur wenn die Larve aufgescheucht Schutz sucht,

schwimmt sie stets ähnliche, strömungsgeschützte Stellen an: Spalten, Nischen, Uferunterwaschungen; insbesondere hohl aufliegende Steinplatten und laubgefüllte Buchten. Wo ruhige Becken Feinschlamm bedeckenden Grund aufweisen, erinnert die Flucht in ihren regellos wirren Bewegungen der eines aufgescheuchten Kohlweißlings. Die endet stets damit, daß sich die Larve entweder steif sinken läßt oder sich teilweise im Schlamm vergräbt. Die letzten Schläge des Ruderschwanzes bewirken dann ein staubartiges Aufwirbeln der Schlammteilchen, die alsbald auf den Körper des starr liegenden Tieres niedersinken und es dadurch dem schärfsten Auge verbergen.

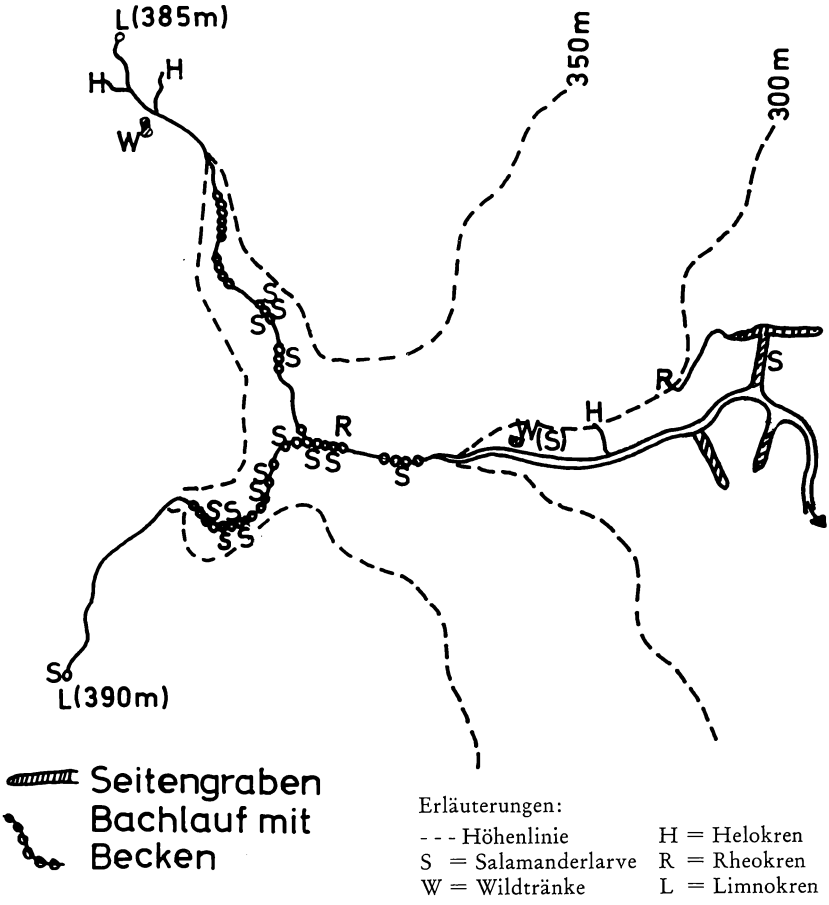


Abb. 6: Kartenskizze zur Erfassung des Vorkommens der Salamanderlarve.

3. Vegetation

Ob ein Becken Vegetation aufweist oder nicht, beeinflußt das Auftreten der Salamanderlarve in keiner Weise.

4. Strömungsverhältnisse

In den Becken begegnet man allen erdenklichen Formen von Wasserbewegungen und sämtlichen Abstufungen der Strömungsgeschwindigkeit. Abb. 5 zeigt das potentielle Larvenvorkommen eines kleinen zweibeckigen Bachabschnittes. Im Bereich der stärksten Strömung trifft man die Larve nur dort an, wo sich ein „Strömungslee" hinter Steinen und fest in den Sand gepreßten Blättern und Rindenstücken ausbildet, gelegentlich auch zwischen den Fangnetzen von Köcherfliegenlarven der Gattung *Neureclipsis* (Wildental). Besonders bevorzugt werden Bachläufe mit treppenförmig abwärts steigender Beckenfolge.

Da uns Tabellen 4 und 5 zeigten, daß die Larve sehr oft in Vergesellschaftung mit anderen anzutreffen ist, könnte dies als Ausdruck eines sozialen Verhaltens gewertet werden. Nun kann aber von Sozialleben nur dann die Rede sein, wenn „das Bestehen und die Erscheinungsform einer Tiergruppe auf der gegenseitigen Abhängigkeit und den Beziehungen der Individuen zueinander beruht." (PORTMANN). Ebensowenig wie ein sozialer Instinkt oder ein soziales Bedürfnis die adulten Salamander sich in den Winterquartieren zusammenfinden läßt (2,5. 1f), ebensowenig läßt sich das gemeinsame Auftreten ihrer Jungtiere damit begründen. Vielmehr setzt der Salamander seine Larven in ein Gewässer ab. Sie verteilen sich dann teils passiv, teils aktiv auf die verschiedenen Becken eines Bachlaufs.

Das gemeinsame Auftreten der Larve mit anderen Amphibien und deren kiementragenden Jungtieren ist ebenso zufällig. So fand ich sie 19mal vergesellschaftet mit Triturus alpestris, 12mal mit Rana temporaria, 7mal mit Triturus helveticus, 4 mal mit Bufo bufo, je einmal mit Triturus vulgaris (Besenbach) und Bombina variegata (Röselesbrunn), meist in stehenden Gewässern.

Zusammenfassend ist zu sagen:

Obwohl es gar nicht so selten Bäche mit für den Larvenaufenthalt geradezu ideal gestalteten Verhältnissen gibt, in denen man vergeblich nach einem Exemplar suchen wird, sind die potentiellen Wohngewässer erfreulich gut besetzt: in der Populationsstärke ebenso wie in der Verteilung auf die in der Gesamtheit untersuchten Gewässer des Spessarts.

Die Verbreitung der Salamanderlarve in den lacustrischen Gewässern

Ihre Besprechung fand im vorangegangenen Kapitel bereits entsprechende Berücksichtigung. Alle Larvenvorkommen in stehenden Gewässern müssen als Ausnahmefälle betrachtet werden. Sie lassen es aber nicht zu, die Eigenschaften der Larve eng umgrenzt als die von Quellbachbewohnern darzu-

stellen, was eine Anpassung an Umweltsbedingungen außerhalb des Bachbereiches ausschlösse. Daß und wie diese Anpassung stattfand, die es der Larve ermöglicht, sich auch in stehenden Gewässern zum lungenatmenden Landtier zu entwickeln, wurde bereits des öfteren erwähnt.
Nach Darstellung der einzelnen Gewässertypen des Spessarts, soweit sie als Wohnstätten der Larven des Feuersalamanders anzusprechen sind, erfolgte ihre geographische Aufgliederung. In sechs Tabellen wurden die Ergebnisse der zunächst in ihrer Methodik erläuterten quantitativen Analyse gezeigt. Diese Analyse ist geeignet, trotz aller Lückenhaftigkeit ein ziemlich klares Bild über die Verbreitung der Salamanderlarve in dem Abb. 4 darstellenden Raum des Spessarts zu geben und zwar hinsichtlich der Populationsstärke in den Wohngewässern, der vertikalen Verbreitung, der Art des als Wohnraum bevorzugten Gewässertypus — die Darstellung der Besiedelungsverhältnisse dieses Wohnraumes in seiner Feinstruktur dient zur Verdeutlichung der Analyse — und der daraus abzuleitenden, der Larve eignenden Merkmale.

Literatur:

1. W. Engelhardt: Was lebt in Tümpel, Bach und Weiher. Stuttgart 1962
2. R. Feldmann: Winterquartiere des Feuersalamanders, Salamandra salamandra terrestris, in Bergwerkstollen des südlichen Westfalen. — Salamandra 3, H. 1/2, 1—3 (1967)
3. — Bestandsaufnahme an Laichgewässern der vier südwestfälischen Molch-Arten. — Dortmunder Beiträge zur Landeskunde / Naturw. Mitteilungen 2, 21—30, 1968
4. Fröhlich: Fauna und Flora von Aschaffenburg II. — Mitteilung des naturwissenschaftlichen Vereins daselbst, Reptilien / Amphibien, S. 25/26, 1888
5. E. Frommhold: Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas. Radebeul 1959
6. R. Malkmus: Beitrag zur Herpetofauna des Spessarts. — Nachrichten des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Aschaffenburg, H. 76, 1—36, 1968
7. R. Mertens: Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes; Frankfurt/Main, 1947
8. A. Portmann: Das Tier als soziales Wesen. Zürich 1953
9. H. Stadler: Einiges über die Tierwelt Unterfrankens, II. Beitrag Arch. Naturgesch. 90 A, Nr. 1, 169—201, 1924
10. G. v. Wahlert: Molche und Salamander. Stuttgart 1965

Anschrift des Verfassers:

Rudolf Malkmus, 8776 Heigenbrücken, Kurzerrain 22

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Würzburg

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Malkmus Rudolf

Artikel/Article: Die Verbreitung der Larve des Feuersalamanders (Salamandra salamandra salamandra und terrestries) im Spessart 77-96