

## Verhalten, Wachstum und Morphologie von Kammolch-Larven in der An- und Abwesenheit von Libellenlarven

Benedikt R. Schmidt & Josh Van Buskirk

### Summary

Predator-induced phenotypic plasticity in larvae of the crested newt, *Triturus cristatus*

We tested for predator-induced plasticity in behavioural, morphological and life-history traits of larvae of the newt *Triturus cristatus* using larvae of the dragonfly *Aeshna cyanea* as predators. There was no evidence for plasticity in morphology or life history in a controlled experiment and we found no evidence for morphological plasticity in samples taken from natural ponds. In contrast to other newt species, larvae of *T. cristatus* were more active in the presence of predatory dragonflies. We do not know why phenotypic plasticity in *T. cristatus* is different from the predator-induced defences seen in other newt species. We suggest that differences between newt species in plasticity and predator-prey interactions may affect their distribution and abundance.

Key words: *Triturus cristatus*, larva, predation, *Aeshna cyanea*, phenotypic plasticity, induced defence, behaviour, morphology, life history.

### Zusammenfassung

Wir haben die räuber-induzierte phänotypische Plastizität im Verhalten, in der Morphologie und in der Lebensgeschichte bei Larven des Kammolchs *Triturus cristatus* untersucht. In unserem Experiment waren Larven der Großlibelle *Aeshna cyanea* die Prädatoren. Wir fanden keine Plastizität in der Morphologie oder der Lebensgeschichte. Im Gegensatz zu den Larven anderer Molcharten wurden die Larven des Kammolchs in der Anwesenheit von Libellenlarven aktiver. Auch in verschiedenen Gewässern gefangene Larven zeigten keine Hinweise auf morphologische Plastizität. Wir wissen nicht, wieso die räuber-induzierte Plastizität der Larven des Kammolchs sich von derjenigen anderer Molcharten unterscheidet. Wir vermuten, dass sich die Unterschiede zwischen Molcharten in ihrer Plastizität und in den Räuber-Beute-Beziehungen auf die Verbreitung und Abundanz auswirken könnten.

Schlagwörter: *Triturus cristatus*, Larve, Prädation, *Aeshna cyanea*, phänotypische Plastizität, induzierte Verteidigung, Verhalten, Morphologie, Lebensgeschichte.

## Einleitung

Fast jede Tierart ist in einem Nahrungsnetz eingebunden und damit gleichzeitig Räuber und Beute. Um das Risiko, zur Beute zu werden zu minimieren, haben viele Tierarten Verteidigungsmechanismen evoluiert. Verteidigungsmechanismen können entweder konstitutiv oder induzierbar sein (KUHLMANN 1999, TOLLRIAN & HARVELL 1999). Konstitutive Verteidigungsmechanismen sind solche, die immer da sind, beispielsweise die Stacheln eines Igels oder die Hautgifte vieler Amphibien. Induzierbare Verteidigungsmechanismen sind solche, die nur bei Bedarf aufgebaut werden. Das bekannteste Beispiel, vor allem bekannt unter dem Begriff der Zyklomorphose, sind die Nackenstacheln und Helme von Wasserflöhen der Gattung *Daphnia* (WOLTERECK 1909). Induzierbare Verteidigungsmechanismen sind eine Form phänotypischer Plastizität. Phänotypische Plastizität beschreibt die Tatsache, dass z.B. die Morphologie, die Physiologie, das Verhalten, die Färbung oder das Wachstum von der Umwelt abhängt (STEARNS 1989).

Induzierbare Verteidigungsmechanismen reduzieren definitionsgemäß das Risiko eines Individuums, gefressen zu werden. Eine Verteidigung ist aber nicht gratis. Individuen mit induzierter Verteidigung haben oft ein reduziertes Wachstum (VAN BUSKIRK 2000). Das Risiko, zur Beute zu werden muss also abgewogen werden gegen die Kosten einer reduzierten Wachstumsrate. Wenn überall und jederzeit das Risiko besteht, zur Beute zu werden, dann lohnen sich konstitutive Verteidigungsmechanismen. Induzierbare Verteidigungsmechanismen (bzw. jede Form phänotypischer Plastizität; STEARNS 1989) evoluierten nur in einer heterogenen Umwelt. Das heisst, dass - im Falle der Amphibien - nicht in jedem Weiher in jedem Jahr das Risiko bestehen darf, gefressen zu werden. In einem Weiher mit Fressfeinden lohnt es sich, die Kosten eines reduzierten Wachstums zu bezahlen, wenn dafür die Überlebensrate erhöht wird. In einem Weiher ohne Fressfeinde lohnt es sich, auf eine Verteidigung zu verzichten und die Kosten einzusparen.

Im Rahmen unseres Forschungsprojekts über induzierte Verteidigungsmechanismen bei Amphibienlarven (SMITH & VAN BUSKIRK 1995, MCCOLLUM & VAN BUSKIRK 1996, VAN BUSKIRK et al. 1997, VAN BUSKIRK 2000, VAN BUSKIRK & MCCOLLUM 1999, 2000 a,b, VAN BUSKIRK & RELYEA 1998, VAN BUSKIRK & SAXER 2001) haben wir auch Molchlarven untersucht (VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000). Dabei zeigte sich in unseren Experimenten, dass Larven von *Triturus alpestris* und *T. helveticus* induzierbare Verteidigungsmechanismen besitzen und dass sich diese Verteidigungen auch im Feld nachweisen lassen. In der Anwesenheit von Libellenlarven (*Aeshna cyanea*) reduzieren beide Arten u.a. ihre Aktivität, sie entwickeln schwärzere Schwanzflossen, stärkere Schwanzmuskeln und höhere Schwanzflossen (all diese Veränderungen jeweils im Vergleich zu Artgenossen, die in der Abwesenheit von Libellenlarven aufwuchsen; VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000). Wir konnten nachweisen, dass diese induzierten Verteidigungen das Risiko der Molchlarven, von Libellenlarven gefressen zu werden, stark reduziert: Nur etwa 15% der Molchlarven, welche zusammen mit Libellenlarven aufgewachsen waren, wurden gefressen. Aber etwa 60% der Molchlarven, die keine Erfahrung mit Libellenlarven hatten, wurden zur Beute der Libellen (VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000).

Der Kammolch (*Triturus cristatus*) unterscheidet sich in mehreren Merkmalen von den kleineren „Gattungsgenossen“. Beispielsweise ist der Kammolch viel größer und seine

Larven leben mehr im offenen Wasser. Um die Evolution induzierbarer Verteidigungsmechanismen in der Gattung *Triturus* besser zu verstehen, haben wir die Reaktionen von Larven des Kammolchs auf Libellenlarven experimentell untersucht. Ausserdem kann ein besseres Wissen über Räuber-Beute-Beziehungen wertvolle Hinweise geben, wie sich Fressfeinde auf die Abundanz und Verbreitung dieser Art auswirken.

## Material und Methoden

Die Larven der Kammolche haben wir Ende April 1999 von HANNES SCHEUBER erhalten. Die Tiere stammten aus drei Populationen (SCHEUBER 1999): Jonen und Scheuren im Schweizer Mittelland und Château in Frankreich nahe Mayenne (ARNTZEN & WALLIS 1991). Die Eltern der Larven wurden im Feld gefangen. Die Weibchen wurden während der Eiablage im Labor gehalten (SCHEUBER 1999). Im Experiment haben wir die Larven getrennt nach Populationen aufgezogen. Nach Beendigung des Experiments wurden die Tiere wieder am Herkunftsort ausgesetzt.

Die Larven haben wir in 1,4 m<sup>2</sup> großen Becken (maximales Volumen: 1.000 Liter) im Freien aufgezogen. Die Becken wurden im März mit 600 Liter Wasser gefüllt. Danach gaben wir 1 kg trockenes Laub aus einem nahen Laubwald, 5 g Hasenfutter, Zooplankton, Phytoplankton und drei adulte Schnecken (*Lymnaea stagnalis*) hinzu (siehe auch WILBUR 1997 und VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000). In den Becken entstanden so künstliche aquatische Ökosysteme, die ein kontrolliertes Experimentieren unter naturnahen Bedingungen erlauben (WILBUR 1997, MORIN 1998), z.B. war eine Fütterung der Larven oder ein Wasserwechsel nicht notwendig. Diese „künstlichen Weiher“ sind nicht die Natur, aber nur Experimente erlauben es, Ursache und Wirkung zu unterscheiden (HAIRSTON 1989). Zusammen mit beobachtenden Studien und Theorie bilden sie die notwendigen Elemente moderner ökologischer Forschung (WERNER 1998).

Die Anwesenheit von Libellenlarven haben wir experimentell simuliert, indem wir pro Becken drei schwimmende Plastik Käfige mit je einer Larve der Blaugrünen Mosaikjungfer *Aeshna cyanea* eingesetzt haben (das Gewicht der Larven lag zwischen 0,7 und 1,0 g). Die Libellenlarven haben wir drei mal pro Woche mit je 300 mg Amphibienlarven in den Käfigen gefüttert (*Triturus cristatus*, *T. alpestris*, *Rana temporaria* und Kaulquappen aus dem *Rana esculenta*-Komplex). Die Käfige hatten an zwei Seiten Maschengitter, so dass die Molchlarven die Libellenlarven sehen und riechen konnten. Auf diese Weise konnten wir die Anwesenheit von Libellenlarven simulieren, ohne dass die experimentellen Molchlarven gefressen werden konnten. In den experimentellen Behandlungen ohne Libellenlarven haben wir leere Käfige eingesetzt. Mehr Details zu den Methoden wurden von VAN BUSKIRK & SCHMIDT (2000) beschrieben.

Wir haben 6 Becken mit und 6 Becken ohne Libellenlarven verwendet (für jede experimentelle Behandlung je 2 Replikate für 3 Populationen). Die Zuweisung der experimentellen Behandlungen zu den Becken erfolgte zufällig innerhalb von zwei räumlichen experimentellen Blöcken.

Wir haben die Larven aus Frankreich kurz nach dem Schlupf am 30. April 1999, diejenigen aus der Schweiz am 10. Mai 1999 ins Experiment eingesetzt. Pro Becken haben wir 10 Larven eingesetzt. Wir haben nach 24, 40 und 62 Tagen jeweils 5 Larven herausgefangen,

gewogen und fotografiert. So konnten wir Wachstum und Morphologie dokumentieren. Da die Schwanzflossen vieler Larven am Tag 62 wegen Kannibalismus nicht mehr intakt waren, haben wir die Morphologie-Daten nur für die Tage 24 und 40 ausgewertet. Das Verhalten haben wir nach 9, 22, 38 und 54 Tagen gemessen, indem wir die Anzahl sichtbarer Larven gezählt haben (weitere Details zu den Methoden zu Wachstum, Verhalten und Morphologie bei VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000). Die Larven aus Frankreich haben wir bis zur Metamorphose aufgezogen. Den Teil des Experiments mit Larven aus der Schweiz haben wir nach 78 Tagen abgebrochen.

Wir analysierten die experimentellen Daten mit einer Varianzanalyse mit wiederholten Messungen (VON ENDE 1993) mit dem Programm SAS. Die unabhängige Einheit aller statistischen Tests war nicht das Individuum, sondern jeweils der Mittelwert aller Tiere eines Beckens.

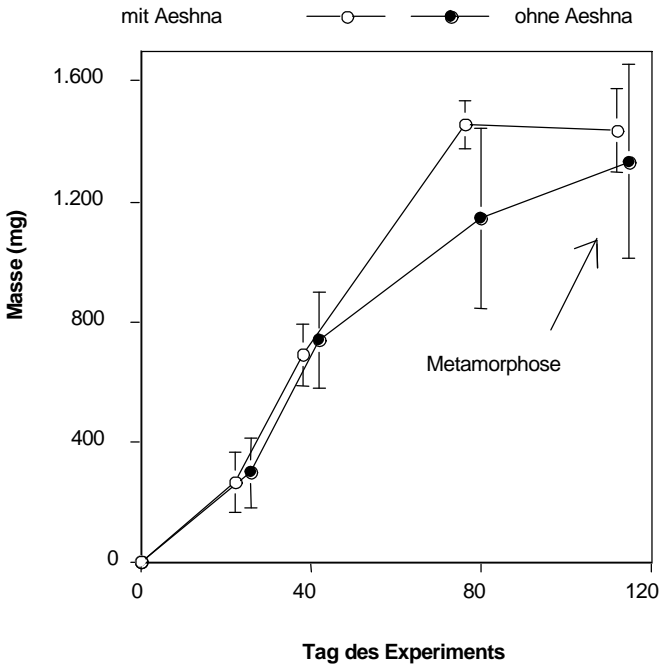


Abb. 1: Wachstum der Larven des Kammolchs im Experiment in Abhängigkeit von der experimentellen Behandlung. Die ersten drei Messungen (vor der Metamorphose) wurden für beide experimentellen Gruppen an den gleichen Tagen vorgenommen, die Punkte sind aber aus grafischen Gründen seitlich versetzt. Dargestellt sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung. Growth of larval *Triturus cristatus* in the experiment with and without predatory dragonfly larvae. The measurements before metamorphosis were taken at the same days but the symbols (mean  $\pm$  standard deviation) are shifted horizontally for graphical reasons.

Wir haben ausserdem Daten zum Vorkommen von Prädatoren, Molchlarven und deren Morphologie im Feld gesammelt (Details sind in VAN BUSKIRK & SCHMIDT (2000) und TURNER & TREXLER (1997) beschrieben). Dabei haben wir die Dichten von Prädatoren und Molchlarven in den Weihern quantitativ erfasst. Die Molchlarven haben wir fotografiert und danach ihre Morphologie ausgemessen.

## Ergebnisse

**Überleben im Experiment.** Von den Tieren aus den Schweizer Populationen überlebten bis zum Tag 78 in beiden experimentellen Behandlungen  $9,25 \pm 0,47$  (Mittelwert  $\pm$  Standardfehler) von 10 Larven. Bei den Larven aus Frankreich überlebten in beiden experimentellen Behandlungen bis zur Metamorphose  $8,5 \pm 0,5$  von 10 Larven. Da die Mittelwerte bis zum Tag 78 bzw. bis zur Metamorphose exakt gleich waren, erübrigt sich eine statistische Analyse.

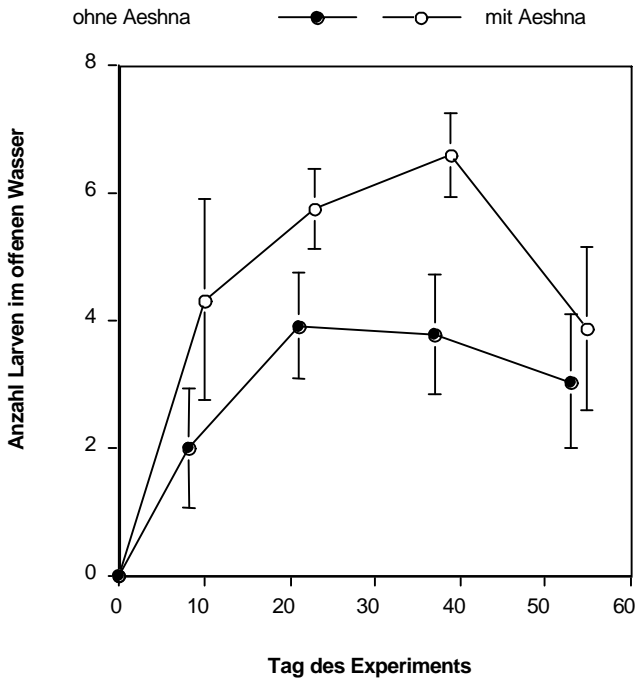


Abb. 2. Verhalten der Larven des Kammolchs im Experiment in Abhängigkeit von der experimentellen Behandlung. Die Messungen (vor der Metamorphose) wurden für beide experimentellen Gruppen an den gleichen Tagen vorgenommen, die Punkte sind aber aus grafischen Gründen seitlich versetzt. Dargestellt sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung.

Behaviour of larval *Triturus cristatus* in the experiment with and without predatory dragonfly larvae. The measurements were taken at the same days but the symbols (mean  $\pm$  standard deviation) are shifted horizontally for graphical reasons.

**Wachstum und Metamorphose im Experiment.** Das Wachstum der Kammolchlarven in den beiden experimentellen Behandlungen unterschied sich nicht, bzw. es sind nur kleine Unterschiede festzustellen (Abb. 1). Eine Varianzanalyse mit wiederholten Messungen ergab keinen statistisch signifikanten Unterschied. Da nur die Tiere aus der Schweiz am Tag 78 gemessen wurden, fehlen die Messwerte der Tiere aus Frankreich für dieses Datum. Varianzanalysen lassen sich deshalb mit und ohne französische Tiere oder mit und ohne Tag 78 rechnen. Der Effekt der experimentellen Behandlungen ist aber in keinem Fall statistisch signifikant (alle  $P \gg 0,05$ ), was bei der Effektgröße und der Streuung nicht erstaunt.

Die Tiere aus Frankreich metamorphosierten nach  $115,1 \pm 4,6$  Tagen mit einer Masse von  $1,33 \pm 0,22$  g in der Abwesenheit von Libellenlarven und nach  $112,8 \pm 3,5$  Tagen mit einer Masse von  $1,43 \pm 0,09$  g in der Anwesenheit von Libellenlarven (Abb. 1). Die Massen sind mit den von KUPFER (1997) publizierten Werten vergleichbar. Da die Effektgröße

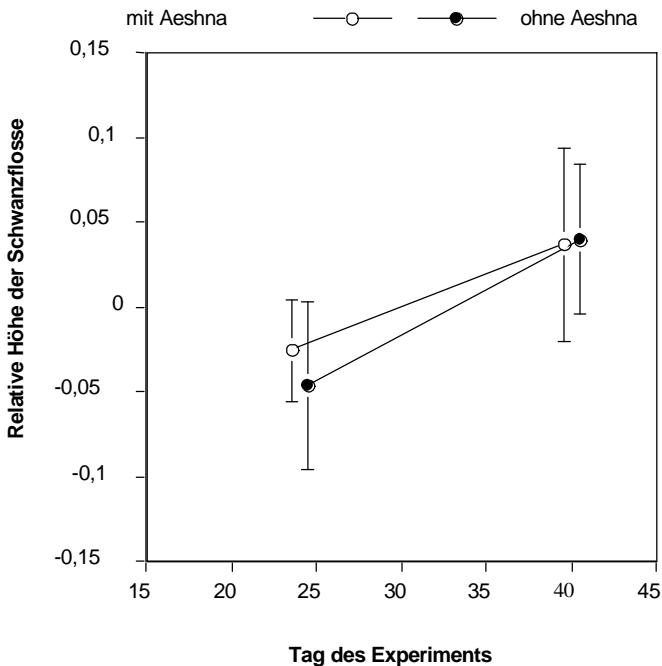


Abb. 3. Morphologie (relative Höhe der Schwanzflosse) der Larven des Kammolchs im Experiment in Abhängigkeit von der experimentellen Behandlung. Die Messungen wurden für beide experimentellen Gruppen an den gleichen Tagen vorgenommen, die Punkte sind aber aus grafischen Gründen seitlich versetzt. Dargestellt sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung. Morphology (tail fin depth relative to body size) of larval *Triturus cristatus* in the experiment with and without predatory dragonfly larvae. The measurements before metamorphosis were taken at the same days but the symbols (mean  $\pm$  standard deviation) are shifted horizontally for graphical reasons.

klein ist (2,3 Tage bzw. 0,1 g), die Streuung groß, und die statistische Macht gering (nur zwei Replikate), verzichten wir auf eine statistische Analyse. Wir nehmen an, dass die Effektgrößen biologisch nicht signifikant sind.

**Verhalten im Experiment.** In der Anwesenheit von Libellenlarven konnten mehr Kammolchlarven gezählt werden; die Larven erhöhten also ihre Aktivität im Vergleich zur Behandlung ohne Libellenlarven (Abb. 2). Der Unterschied im Verhalten ist statistisch signifikant (Varianzanalyse mit wiederholten Messungen,  $F = 28,71$ ,  $P = 0,0017$ ). Die Effekte des Datums und der Interaktion Datum\*Räuber sind ebenfalls statistisch signifikant (Varianzanalyse mit wiederholten Messungen; Datum:  $F = 18,63$ ,  $P = 0,001$ ; Datum\*Räuber:  $F = 4,27$ ,  $P = 0,0192$ ).

**Morphologie im Experiment.** Die Morphologie der Kammolchlarven in den beiden experimentellen Behandlungen unterschied sich nicht. Stellvertretend für mehrere morpholo-

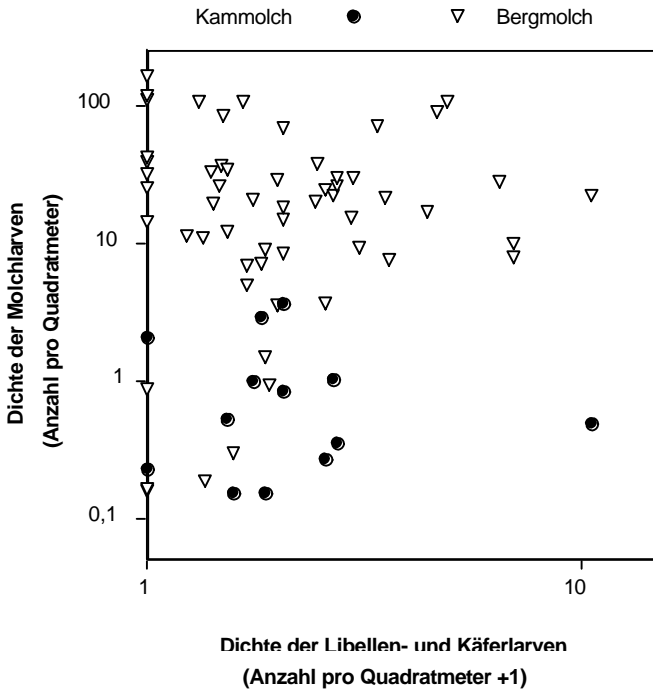


Abb. 4: Gemeinsames Vorkommen von Molchlarven (*Triturus alpestris* und *T. cristatus*) und Fressfeinden (hier nur Grosslibellen- und Käferlarven). Dargestellt sind Werte für die Jahre 1999 und 2000. Viele Weiher wurden in beiden Jahren untersucht und wir fanden oft beide Arten in denselben Weihern. Diese Weiher wurden mit mehr als einem Symbol dargestellt. Cooccurrence of larval newts (*Triturus alpestris* and *T. cristatus*) and predators (shown here are the densities of aeshnid dragonfly and beetle larvae). Some ponds were sampled in both years or contained both species, and therefore appear more than once in the figure.

gische Merkmale (VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000) zeigt Abb. 3 die relative Höhe der Schwanzflosse (die relativen Werte sind die Residuen einer Regression des morphologischen Merkmals in Abhängigkeit der Körpergröße; dadurch werden die Unterschiede in der Körpergröße zwischen Individuen statistisch herausgenommen, siehe VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000). Wie aufgrund der winzigen Effektgröße und der Streuung zu erwarten ist, sind die Unterschiede zwischen den experimentellen Behandlungen nicht statistisch signifikant (Varianzanalyse mit wiederholten Messungen,  $F = 0,49$ ,  $P = 0,50$ ). Die relative Höhe der Schwanzflosse unterscheidet sich statistisch signifikant zwischen den beiden Messungen an den Tagen 24 und 40 (Varianzanalyse mit wiederholten Messungen,  $F = 9,88$ ,  $P = 0,01$ ).

**Gemeinsame Vorkommen von Prädatoren und Molchlarven im Feld.** Abb. 4 zeigt die Häufigkeit von Molchlarven (*Triturus alpestris* and *T. cristatus*) und ihrer wichtigsten Fressfeinde im Feld. Die Abbildung zeigt die für die Evolution induzierter Verteidigungsmechanismen notwendige Heterogenität der Umwelt.

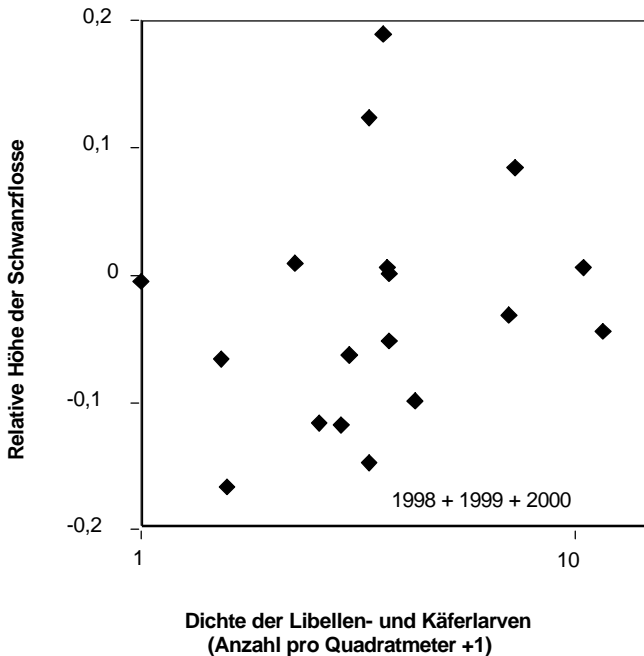


Abb. 5. Morphologie (relative Höhe der Schwanzflosse) der Kammolch-Larven im Feld in Abhängigkeit der Dichte der wichtigsten Fressfeinde. Dargestellt sind Daten für die Jahre 1998 bis 2000. Jedes Symbol stellt einen Mittelwert eines Weiher dar, d.h. pro Weiher wurden zwischen 1 und 12 Tieren untersucht.

Relationship between tail fin depth relative to body size of larval *Triturus cristatus* and the density of major predators in the field. Shown are data for the years 1998 to 2000. Each symbol represents the mean of all newts in a single pond ( $n = 1-12$  newts per pond).



**Morphologie im Feld.** Wie aufgrund der experimentellen Resultate zu erwarten war, zeigte sich im Feld keine Abhängigkeit der Morphologie der Kammolchlarven von der Dichte wichtiger Fressfeinde (Abb. 5).

## Diskussion

Die Larven des Kammolchs zeigten keine phänotypische Plastizität im Wachstum und in der Morphologie. In der Anwesenheit von Libellenlarven waren sie aktiver als in der Abwesenheit von Libellenlarven. Der Kammolch unterscheidet sich also stark von den andern Molcharten (Bergmolch und Fadenmolch), die VAN BUSKIRK & SCHMIDT (2000) untersucht haben. Diese Unterschiede zwischen den Arten waren bisher nicht bekannt. Dass die Larven des Kammolchs keine induzierten Verteidigungsmechanismen bzw. phänotypische Plastizität zeigen (mit Ausnahme des Verhaltens, siehe unten), ist erstaunlich. Viele andere Amphibienarten, die in den gleichen Gewässern leben, zeigen phänotypische Plastizität (LARDNER 2000, VAN BUSKIRK 2000, VAN BUSKIRK & SCHMIDT 2000). Die ökologischen Bedingungen, die bei den andern Arten zur Evolution phänotypischer Plastizität geführt haben, sollten auch beim Kammolch zur Evolution phänotypischer Plastizität führen. Dies war aber offenbar nicht der Fall. Auch Kosten und Nutzen induzierter Verteidigungsmechanismen dürften ähnlich sein. Die Gründe für den Unterschied zwischen dem Kammolch und Berg- und Fadenmolch sowie zahlreichen Froschlurchen sind nicht bekannt. Es wäre einfach, mehrere plausible Hypothesen zu formulieren (siehe beispielsweise STORFER & SIH 1998, LARDNER 2000, ELKIN & BAKER 2000, SIH et al. 2000 und SCHMIDT & AMÉZQUITA 2001). Da wir keine Daten haben, welche wir benutzen könnten, um alternative Hypothesen zu unterstützen oder zu verwerfen, verzichten wir hier auf jegliche Spekulation.

Der Kammolch zeigte phänotypische Plastizität nur im Verhalten: Die Larven waren in der Anwesenheit von Libellenlarven öfter ausserhalb der Verstecke im Laub als in der Abwesenheit der Libellenlarven (interessanterweise zeigen die Larven von *Triturus carnifex* ein ähnliches Verhalten; B. R. SCHMIDT, unpublizierte Daten). Dies und eine erhöhte Aktivität allgemein führt bei Amphibienlarven zu einer erhöhten Mortalität durch Prädation (COOKE 1971, SIH et al. 1988, AZEVEDO-RAMOS et al. 1992, SKELLY 1994, ANHOLT & WERNER 1995, LEFCORT 1996, VAN BUSKIRK & MCCOLLUM 2000a). Die erhöhte Aktivität der Kammolchlarven in der Anwesenheit von Libellenlarven erscheint also als nachteilig. Ein experimenteller Test der Konsequenzen der erhöhten Aktivität –mit der Hypothese, dass eine erhöhte Aktivität zu einer erhöhten Mortalität führt– war nicht möglich. Der Kammolch ist in der Schweiz eine stark gefährdete Art (GROSSENBACHER 1994), so dass Prädationsexperimente mit dieser Art unter den gegebenen Bedingungen nicht vertretbar waren. Wir sind der Meinung, dass die Erhöhung der Aktivität das Risiko, von Libellenlarven gefressen zu werden, nicht reduziert. Vor dem Hintergrund der Tatsache, dass fast alle Amphibienarten und andere Beutetiere in der Anwesenheit von Fressfeinden ihre Aktivität reduzieren (KATS & DILL 1998, ANHOLT & WERNER 1999) und dies die Prädationsmortalität reduziert, sind wir der Ansicht, dass die Veränderung des Verhaltens bei den Kammolch-Larven nicht als induzierter Verteidigungsmechanismus betrachtet werden sollte. In diesem Sinne zeigen die Larven des Kammolchs keine adaptive phänotypische

Plastizität. Es kann nur adaptive phänotypische Plastizität sein, wenn sich dieses Verhalten über einen neuen, bisher nicht bekannten Mechanismus auf die Prädations-Mortalität auswirkt. Weitergehende Untersuchungen zur Beziehung zwischen dem Kammolch und seinen Fressfeinden wären auf jeden Fall lohnenswert.

Während es nicht bekannt ist, wieso die Larven des Kammolchs nicht auf Libellenlarven reagieren, so wurde doch deutlich, dass sich der Kammolch in seiner Reaktion auf räuberische Libellenlarven deutlich von Berg- und Fadenmolch unterscheidet. Es stellt sich die Frage, ob dieser Unterschied in der Räuber-Beute-Ökologie und den induzierten Verteidigungsmechanismen die Verbreitung und Häufigkeit des Kammolchs beeinflusst? In der Literatur sind zahlreiche Hinweise zu finden, dass sich (einheimische) Fische negativ auf Populationen des Kammolchs auswirken (etwa OLDHAM 1994, BEEBEE 1996, GROSSE & GÜNTHER 1996, THIESMEIER & KUPFER 2000). Obwohl die Annahme plausibel erscheint, so hat doch keine der genannten Arbeiten den Effekt quantifiziert wie das etwa BRÖNMARK & EDENHAMN (1994) für den Laubfrosch getan haben (siehe dazu auch HENLE 1996). Ein allfälliger, und wahrscheinlich weniger starker Effekt, von Großlibellenlarven auf Molchlarven wurde bisher noch nicht untersucht (siehe dazu auch KNEITZ 1998). THIESMEIER & KUPFER (2000) weisen darauf hin, dass sich ein regelmässiges Trockenlegen von Gewässern positiv auf den Kammolch auswirken könnte, da durch diese Maßnahme ein langfristiger Fischbesatz verhindert werden kann. Die gleiche Maßnahmen würde auch die Anzahl der Großlibellenlarven reduzieren.

Fische und Libellenlarven sind wichtige Prädatoren, die einen starken Effekt auf die Populationen ihrer Beutetiere haben können. Prädation kann nicht nur einen direkten Einfluss auf die Verteilung und Häufigkeit von Arten haben (z. B. HENRIKSON 1988, WERNER & MCPEEK 1994, MCPEEK 1990a, SKELLY 1995, WELLBORN et al. 1996, HERO et al. 1998, AZEVEDO-RAMOS et al. 1999), sondern Prädation kann auch indirekte Effekte via induzierte oder konstitutive Verteidigungsmechanismen haben (z. B. HENRIKSON 1988, MCPEEK 1990b, WERNER & ANHOLT 1996, PEACOR & WERNER 2000). Die bisher nicht bekannten Unterschiede in der Räuber-Beute-Ökologie und den induzierten Verteidigungsmechanismen zwischen den Molcharten sind es zweifellos wert, genauer untersucht zu werden. Insbesondere dann, wenn sich Effekte auf die Verbreitung und lokale Häufigkeit der Arten nachweisen lassen.

## Danksagung

Wir danken HANNES SCHEUBER für das freundliche Überlassen der Kammolchlarven und den Naturschutzfachstellen der Kantone Bern und Aargau sowie dem Veterinäramt des Kantons Zürich für die notwendigen Bewilligungen. Wir danken PETRA RAMSEIER, RES ALTWEGG und TONIA BISCHOFBERGER für Kommentare zum Manuskript und PETRA RAMSEIER für ihre Hilfe beim Experiment und zahlreichen Freiwilligen für ihre Hilfe im Feld. Diese Arbeit wurde vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt.

## Literatur

ANHOLT, B. R. & E. E. WERNER (1995): Interaction between food availability and predation mortality mediated by foraging activity.– *Ecology* **76**: 2230-2234.

- ANHOLT, B. R. & E. E. WERNER (1999): Density-dependent consequences of induced behavior.– In: TOLLRIAN, R. & C.D. HARVELL (Hrsg.): The ecology and evolution of inducible defenses.– Princeton University Press, Princeton: 218-230.
- ARNTZEN, J. W. & G. P. WALLIS (1991): Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *Triturus marmoratus* in western France.– *Evolution* **45**: 805-826.
- AZEVEDO-RAMOS, C., M. VAN SLUYS, J.-M. HERO & W. E. MAGNUSSON (1992): Influence of tadpole movement on predation by dragonfly naiads.– *Journal of Herpetology* **26**: 335-338.
- AZEVEDO-RAMOS, C., W. E. MAGNUSSON & P. BAYLISS (1999): Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in Central Amazonia.– *Copeia* **1999**: 22-33.
- BEEBEE, T. J. C. (1996): Ecology and conservation of amphibians.– Chapman & Hall, London, 214 S.
- BRÖNMARK, C. & P. EDENHAMN (1994): Does the presence of fish affect the distribution of tree frogs (*Hyla arborea*)?– *Conservation Biology* **8**: 841-845.
- COOKE, A. S. (1971): Selective predation by newts on frog tadpoles treated with DDT.– *Nature* **229**: 275-276.
- ELKIN, C. M. & R. L. BAKER (2000): Lack of preference for low-predation-risk habitats in larval damselflies explained by costs of intraspecific interactions.– *Animal Behaviour* **60**: 511-521.
- GROSSE, W.-R. & GÜNTHER, R. (1996): Kammolch – *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768).– In: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands, Gustav Fischer, Jena: 120-141.
- GROSSENBACHER, K. (1994): Rote Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz.– In: DUELLI, P. (Hrsg.): Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz.– Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern: 33-34.
- HAIRSTON, N. G., JR. (1989): Ecological experiments: purpose, design, and execution.– Cambridge University Press, Cambridge, 370 S.
- HENLE, K. (1996): Möglichkeiten und Grenzen der Analyse von Ursachen des Artenrückgangs aus herpetofaunistischen Kartierungsdaten am Beispiel einer langjährigen Erfassung.– *Zeitschrift für Feldherpetologie* **3**: 73-101.
- HENRIKSON, B.-I. (1988): The absence of antipredator behaviour in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences for their distribution.– *Oikos* **51**: 179-183.
- HERO, J.-M., C. GASCON & W. E. MAGNUSSON (1998): Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest.– *Australian Journal of Ecology* **23**: 474-482.
- KATS, L. B. & L. M. DILL (1998): The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals.– *Écoscience* **5**: 361-394.
- KNEITZ, S. (1998): Untersuchungen zur Populationsdynamik und zum Ausbreitungsverhalten von Amphibien in der Agrarlandschaft.– Laurenti Verlag, Bochum, 237 S.
- KUHLMANN, H.-W. (1999): Induzierbare Verteidigungsmechanismen.– *Biologie in unserer Zeit* **29**: 292-300.
- KUPFER, A. (1997): Phänologie und Metamorphosegrößen juveniler Kammolche, *Triturus cristatus*: ein Vergleich von zwei benachbarten Populationen.– *Zeitschrift für Feldherpetologie* **4**: 141-155.
- LARDNER, B. (2000): Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans.– *Oikos* **88**: 169-180.
- LEFCORT, H. (1996): Adaptive, chemically mediated fright response in tadpoles of the southern leopard frog, *Rana utricularia*.– *Copeia* **1996**: 455-459.
- MCCOLLUM, S. A. & J. VAN BUSKIRK (1996): Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*.– *Evolution* **50**: 583-593.

- McPEEK, M. A. (1990a): Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly community of permanent lakes.- *Ecology* **71**: 83-98.
- McPEEK, M. A. (1990b): Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators.- *Ecology* **71**: 1714-1726.
- MORIN, P. J. (1998): Realism, precision, and generality in experimental ecology.- In: RESETARITS, W. J., JR. & J. BERNARDO (Hrsg.): *Experimental ecology: issues and perspectives*.- Oxford University Press, Oxford: 50-70.
- OLDHAM, R. S. (1994): Habitat assessment and population ecology.- In: GENT, T. & R. BRAY (Hrsg.): *Conservation and management of great crested newts: proceedings of a symposium held on 11 January 1994 at Kew Gardens, Richmond, Surrey*.- *English Nature, Peterborough*: 45-67.
- PEACOR, S. D. & E.E. WERNER (2000): Predator effects on an assemblage of consumers through induced changes in consumer foraging behavior.- *Ecology* **81**: 1998-2010.
- SCHUEBER, H. (1999): Untersuchungen zum Rückgang des Kammolchs (*Triturus cristatus*) im Mittelland. Vergleich der Eimortalität einheimischer und französischer Populationen.- Diplomarbeit. Universität Bern, Bern.
- SCHMIDT, B. R. & A. AMÉZQUITA (2001): Predator-induced behavioural responses: tadpoles of the neotropical frog *Phyllomedusa tarsius* do not respond to all predators.- *Herpetological Journal* **11**: 9-15.
- SIH, A., J. W. PETRANKA & L. B. KATS (1988): The dynamics of refuge use: a model and tests with sunfish and salamander larvae.- *American Naturalist* **132**: 463-483.
- SIH, A., L. B. KATS, & E. F. MAURER (2000): Does phylogenetic inertia explain the evolution of ineffective antipredator behavior in a sunfish-salamander system?- *Behavioural Ecology and Sociobiology* **49**: 48-56.
- SKELLY, D. K. (1994): Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation.- *Animal Behaviour* **47**: 465-468.
- SKELLY, D. K. (1995): A behavioral trade-off and its consequences for the distribution of *Pseudacris* treefrog larvae.- *Ecology* **76**: 150-164.
- SMITH, D. C. & J. VAN BUSKIRK (1995): Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species.- *American Naturalist* **145**: 211-233.
- STEARNS, S. C. (1989): The evolutionary significance of phenotypic plasticity.- *BioScience* **39**: 436-445.
- STORFER, A. & A. SIH (1998): Gene flow and ineffective antipredator behavior in a stream-breeding salamander.- *Evolution* **52**: 558-565.
- THIESMEIER, B. & A. KUPFER (2000): *Der Kammolch: Ein Wasserdrache in Gefahr*.- Laurenti Verlag, Bochum, 158 S.
- TOLLRIAN, R. & C.D. HARVELL (Hrsg.) (1999): *The ecology and evolution of inducible defenses*.- Princeton University Press, Princeton, 383 S.
- TURNER, A. M. & J. C. TREXLER (1997): Sampling aquatic invertebrates from marshes: evaluating the options.- *Journal of the North American Benthological Society* **16**: 694-709.
- VAN BUSKIRK, J. (2000): The costs of an inducible defense in anuran larvae.- *Ecology* **81**: 2813-2821.
- VAN BUSKIRK, J. & S. A. MCCOLLUM (1999): Plasticity and selection explain variation in tadpole phenotype between ponds with different predator composition.- *Oikos* **85**: 31-39.
- VAN BUSKIRK, J. & S. A. MCCOLLUM (2000a): Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behavior influence mortality risk from predation.- *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 336-347.

- VAN BUSKIRK, J. & S. A. MCCOLLUM (2000b): Influence of tail shape on tadpole swimming performance.– *Journal of Experimental Biology* **203**: 2149-2158.
- VAN BUSKIRK, J., S. A. MCCOLLUM & E. E. WERNER (1997): Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles.– *Evolution* **51**: 1983-1992.
- VAN BUSKIRK, J. & R. A. RELYEA (1998): Selection for phenotypic plasticity in *Rana sylvatica* tadpoles.– *Biological Journal of the Linnean Society* **65**: 301-328.
- VAN BUSKIRK, J. & G. SAXER (2001): Delayed costs of an induced defense in tadpoles? Morphology, hopping and development rate at metamorphosis.– *Evolution* **55**: 821-829.
- VAN BUSKIRK, J. & B. R. SCHMIDT (2000): Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature.– *Ecology* **81**: 3009-3028.
- VON ENDE, C. N. (1993): Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures.– In: SCHEINER, S. M. & J. M. GUREVITCH (Hrsg.): *Design and analysis of ecological experiments.*– Chapman & Hall, New York: 113-137.
- WELLBORN, G. A., D. K. SKELLY & E. E. WERNER (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient.– *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 337-363.
- WERNER, E. E. (1998): Ecological experiments and a research program in community ecology.– In: RESEARITS, W. J., JR. & J. BERNARDO (Hrsg.): *Experimental ecology: issues and perspectives.*– Oxford University Press, Oxford: 3-26.
- WERNER, E. E. & B. R. ANHOLT (1996): Predator-induced behavioral indirect effects: Consequences to competitive interactions in anuran larvae.– *Ecology* **77**: 157-169.
- WERNER, E. E. & M. A. MCPEEK (1994): Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient.– *Ecology* **75**: 1368-1382.
- WILBUR, H. M. (1997): Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds.– *Ecology* **78**: 2279-2302.
- WOLTERECK, R. (1909): Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien.– *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **1909**: 110-172.

### **Anschrift der Verfasser**

Benedikt R. Schmidt und Josh Van Buskirk, Zoologisches Institut, Universität Zürich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zürich, e-mail: bschmidt@zool.unizh.ch.