

Die Amphibien und Reptilien Deutschlands

6.2. Feuersalamander - *Salamandra salamandra* (LINNAEUS, 1758)

BURKHARD THIESMEIER & RAINER GÜNTHER

Namen

Wohl um keine andere einheimische Amphibienart ranken sich derart phantastische Geschichten wie um den F. Besonders in den Beschreibungen von PLINIUS werden ihm wahre Gräueltaten, die bis zur Völkervernichtung gehen können, unterstellt (Zitate bei KELLER 1913). Auch unter der Berücksichtigung, dass jeder Sage ein Körnchen Wahrheit zugrunde liegt, fällt es heute schwer, selbst dieses Körnchen aus der Biologie des F. herauszulesen. Wahrscheinlich ist seine extrem verborgene und überwiegend nachtaktive Lebensweise, die sich zudem noch häufig in unmittelbarer Nähe von (heiligen) Quellen abspielt, ein Grund für Schauder und Abscheu während der hellenistischen und römischen Zeit gewesen. Auch die immer wieder zitierte Verbindung des F. mit „Feuer löschen“, „Feuer überleben“, „aus dem Feuer entstehen“ ist heute nur schwer zu interpretieren. Die hellgelbe Rückenzeichnung (Symbol für gelbe Flammen?) auf lackschwarzem Grund und die Fähigkeit, bei Bedrohung weißliche Hautsekrete abzusondern, die vielleicht auch eine Zeitlang das Tier vor Hitze schützen können, sind die wenigen in diesem Zusammenhang erwähnenswerten Merkmale.

Auffallend ist, dass sich der Begriff „Salamander“ an zahlreichen Stellen der Literatur und Kunst bis heute wiederfindet (dabei werden die Begriffe „Salamander“ und „Molch“ kaum voneinander getrennt - siehe auch die volkstümlichen Bezeichnungen - häufig sogar synonym gebraucht). Der Salamander taucht meist in Zusammenhang mit Feuer und mystischen Verknüpfungen auf und findet sich sowohl bei Johann Wolfgang VON GOETHE:

‚Verschwind' in Flammen Salamander! Rauschend fließe
zusammen Undine!“, als auch bei der Pop-Gruppe
Genesis: „A salamander scurries into flame to be
destroyed. Imaginary creatures are trapped in birth an
celluloid.“

Die Herkunft der wissenschaftlichen Bezeichnung „Salamandra“ ist unklar. Wahrscheinlich ist es ein arabisch-persisches Lehnwort. Das persische „samandar“ stammt von „samand“ was soviel wie „feuerrot“ bedeutet.

Die Verwandtschaftsverhältnisse und damit auch die gültigen wissenschaftlichen Namen in der Gattung *Salamandra* werden zur Zeit durch die Anwendung biochemischer und zunehmend auch genetischer Methoden neu diskutiert. Dabei ist ein Trend festzustellen, ehemalige Unterarten in eigenständige Arten zu überführen (z. B. *S. s. corsica*, *S. s. inframaculata* und *S. s. algira*), da ihre genetischen Distanzen zu anderen Unterarten deutlich größer sind als es Morphologie oder Zeichnung vermuten lassen. Auf der anderen Seite werden auch in neuester Zeit noch weitere Unterarten abgetrennt. Je nach Autor werden zur Zeit zwischen 13 und 16 Subspezies unterschieden, hinzu kommen 3 bis 6 Arten innerhalb der Gattung *Salamandra*.

In Deutschland sind zwei Unterarten (*Salamandra salamandra salamandra* und *Salamandra salamandra terrestris*) verbreitet, die in einigen Gebieten Mischpopulationen bilden (zu diesen Übergangszonen siehe ‚Verbreitung“). Die

ca. 30 Synonyme, die im Laufe der Zeit für diese Unterarten benutzt worden sind, listeten EISELT (1958) und KLEWEN (1988 a) auf.

In der Umgangssprache gibt es eine Vielzahl regionaler Namen wie z.B. Salamander, Erdmolch, Erdsalamander, Regenmolch oder -salamander, Harzmolch, Moll, Regenmännchen, Gelber Schneider, Gielschneider oder Wegnarr (vgl. DÜRIGEN 1897).

Gestalt

F. sind kräftig gebaute Tiere, die auf schwarzem Grund eine unverwechselbare hell- bis dunkelgelbe Rückenzeichnung tragen (Taf. XI, 3). Die Schnauze ist gerundet, der Kopf relativ flach und breit, mit deutlich hervorstehenden Augen. Die Pupille ist rund, die Iris schwarz. Charakteristisch sind die deutlich ausgebildeten Ohrdrüsenwülste (Parotiden), die den anderen einheimischen Schwanzlurch-Arten fehlen. Die Kehle ist gegen den Rumpf sehr oft durch eine querstehende Hautfalte abgesetzt.

Die fünfzehigen Hinterextremitäten sind etwas stärker entwickelt als die vierfingerigen Vorderextremitäten. Finger und Zehen sind abgeflacht, wobei der 3. Finger am längsten ist und die etwa gleichlangen 3. und 4. Zehen über die anderen hinausragen.

Schwimnhäute fehlen ebenso wie Unterzehen-(Subarticular-)höcker.

Die Haut ist insgesamt relativ glatt, doch ist an den Rumpfseiten eine deutliche Querfelderung mit unregelmäßigen Längsfurchen erkennbar. Besonders im oberen Drittel dieser Querwülste befinden sich großporige Drüsen. Auf den überwiegend gelben Parotiden fallen zahlreiche dunkel gefärbte Drüsenausgänge auf. Auf beiden Seiten der Rückenmitte erstreckt sich, auf den Parotiden beginnend und bis auf den Schwanz reichend, eine Drüsenreihe.

Der Schwanz ist in der Regel kürzer als Kopf und Rumpf und endet in einer stumpfen Spitze. Im Querschnitt hat eine deutliche Längsfurche.

Die Larven sind kräftig gebaut. Im Vergleich zu den weiher- und tümpelbewohnenden Triturus-Larven ist der Kopf relativ breit und die Kiemen sind mittellang und gedrungen. Der Schwanzsaum ist niedrig und reicht nur wenig über die Kloake hinaus. Phänologisch stehen sie zwischen dem rheophilen Larventyp (z. B. *Chioglossa lusitanica* oder *Mertensiella caucasica*) und den nektonischen Tümpellarven (*Triturus vulgaris*, *T. cristatus*). Angaben über die Morphologie der Bezeichnung larvaler und adulter Tiere finden sich in CLEMEN & GREVEN (1974). (Taf. 11, 1) er die Form einer hochgestellten Ellipse und an der Basis der Unterseite oftmals

Färbung und Zeichnung

In seiner klassischen Arbeit hat EISELT (1958) vier Grundtypen des Zeichnungsmusters der Oberseite des F. unterschieden:

1. Gestreift: den Rücken entlang ziehen zwei nicht oder nur ganz wenig unterbrochene gelbe Längsstreifen (Bänder), die Rückenmitte bleibt schwarz.
2. Fleckenstreifig: die gelben Längsstreifen sind mehrfach durch kürzere oder längere Strecken unterbrochen; die einzelnen Stücke sind meist deutlich länger als breit; die Rückenmitte bleibt schwarz.
3. Streifenfleckig: die Streifenreste sind nur wenig länger als breit, oft rund, gelegentlich leicht quergestellt aber immer noch deutlich in zwei Längsreihen angeordnet, wobei die Rückenmitte stellenweise durch die gelben Flecken eingeengt oder unterbrochen sein kann.

4. Gefleckt: die gelben Rückenflecken sind mehr oder minder unregelmäßig verteilt, nicht in zwei Längsreihen angeordnet, manchmal deutlich quergestellt; eine durchlaufende schwarze Rückenmitte existiert nicht.

Von den beiden in Deutschland vorkommenden Unterarten zeigt *Salamandra salamandra terrestris* die ersten drei und die Nominatform das vierte Grundmuster. Schon EISELT betonte, dass es zwischen diesen vier Mustern die verschiedensten Übergänge gibt, so dass die Zuordnung einzelner Tiere immer wieder Schwierigkeiten bereiten kann.

Obwohl bei beiden Unterarten auch schwarzbäuchige Tiere vorkommen, zeigen besonders die Kehlen, aber auch die Bauchseiten der meisten Exemplare gelbe Flecken. Charakteristisch für beide Unterarten sind auch gelbe Flecken auf den Oberarmen, den Oberschenkeln, den Parotiden und über den Augen. Die normalerweise hell- bis kräftiggelbe Zeichnung kann auch orangerot bis rot ausfallen. Hierzu liegen zahlreiche Fundmeldungen aus Deutschland vor (Zusammenfassung bei EISELT 1958). In neuerer Zeit sind Meldungen aus dem Strohgäu/Baden-Württemberg (hier nach K. Rimpp 2-3% der Populationen) und den Räumen um Freital/Sachsen, Königstein/Sachsen, Gera/Thüringen, Plaue/Kr. Arnstadt, Darlingerode/Harz, Blankenau/Südost-Westfalen, Heigenbrücken im Spessart u. a. hinzugekommen. Die rote Farbe vererbt sich rezessiv und wird vermutlich nach dem klassischen dominant-rezessiven Erbgang weitergegeben.

Die Larven sind dunkel (grau bis braunschwarz) gefärbt. Auf der Oberseite und den Flanken befinden sich schwarze Fleckenmuster, die während der Metamorphose zu der lackschwarzen Grundfärbung zusammenfließen. Wichtigstes Merkmal sind die vier gelben Flecken an den Ansatzstellen der Extremitäten, die die Salamanderlarven von den sonst sehr ähnlichen Bergmolchlarven unterscheiden.

Unterschiedlich ist die Herausbildung des gelben Zeichnungsmusters bei beiden Unterarten nach der Metamorphose. Während sich bei *S. s. terrestris* die parallele Anordnung der Dorsalflecken erst nach ca. 1,5 bis 2 Jahren durch eine auffällige Umstrukturierung der Gelbzeichnung von der Rückenmitte auf die Rückenseiten ergibt (Abb. 41 a-c), ist das Zeichnungsmuster bei *S. s. salamandra* schon in einem wesentlich früheren Stadium mehr oder weniger fest lokalisiert. Größere Umlagerungen von Farbzellen scheinen hier nicht stattzufinden.

Maße und Gewichte

Angaben zur Gesamtlänge und zum Gewicht größerer Serien des F. liegen aus verschiedenen Gegenden Deutschlands vor. In den Tabellen 5 und 6 sind solche Daten für Männchen und Weibchen zusammengestellt.

Darüber hinaus existieren verschiedene Einzelwerte zu Maximalgrößen. A. NÖLLERT fand 1988 im Kreis Stadtroda ein Weibchen von 21,1 cm und D. TUTTAS im März 1989 im Kreis Pößneck ein Weibchen von sogar 21,8 cm Länge. Für Westfalen wird ein Tier von 22,0 cm Länge (bei Frielinghausen) angegeben (FELDMANN & KLEWEN 1981). Das längste Tier einer Harzer Kollektion (n = 46) im Zoologischen Museum Berlin ist ein Weibchen von 16,6 cm Länge.

KNEIS (1989) gibt für eine Population im Schwarzatal bei Gera (Thüringen) bei 223 vermessenen Tieren folgende Extremwerte an: Männchen 19,0 cm und 33,8 g; Weibchen 18,0 cm und 44,3 g. Aus den Daten der Tabellen 5 und 6 lässt sich ablesen, dass Weibchen mit einem Durchschnitt von 15 -17 cm geringfügig länger sind als Männchen, die vornehmlich zwischen 14 und 16 cm lang sind. In den Gewichten bestehen wesentlich größere Geschlechterunterschiede. Adulte Weibchen sind auch nach der Laichperiode meist im Durchschnitt über 20 g schwer, Männchen bleiben in der Regel

darunter. Im Frühjahr vor der Laichzeit erreichen weibliche Tiere Durchschnittsgewichte von 28 bis 31 g, Einzeltiere werden bis über 50 g schwer. F. mit über 20 cm Gesamtlänge sind Ausnahmen.

Neugeborene Larven sind im Durchschnitt 29,6 mm lang und 0,169 g schwer (Abb. 42). Die Variationsbreite liegt zwischen 23124 und 35136 mm Gesamtlänge sowie 0,09 bis 0,25g Masse (THIESMEIER 1990a). Überwinternde Larven aus Oberflächengewässern können Gesamtlängen bis zu 78 mm und eine Körpermasse bis zu 3,75g erreichen (SCHLÜPMANN 1992). ARNOLD (1978) gibt Längen zwischen 78 und 93 mm für fünf im Dezember vermessene Larven in einem Stollen im Kreis Zwickau an. Die Wassertemperatur beträgt hier gleichbleibend zwischen 7 und 9 °C.

Frisch metamorphosierte Tiere im Niederrheinischen Land (NRW) waren im Durchschnitt $55,0 \pm 3,3$ mm lang und $1,062 \pm 0,217$ g schwer (THIESMEIER 1990 a). Deutlich kleiner bleiben Tiere aus temporären Tieflandbächen der Münsterländer Bucht (NRW). Hier wurden nur Durchschnittswerte von 45 bis 50 mm bei einem Gewicht von 0,54 bis 0,63 g ermittelt (THIESMEIER & SOMMERHAUSER 1995).

Geschlechterunterschiede

Geschlechtsreife Männchen und Weibchen sind relativ einfach an der Kloakenform zu unterscheiden. Während die männliche Kloake meist deutlich konvex gewölbt ist - während der Paarungszeit im Sommer sogar wie geschwollen erscheint - ist die weibliche gleichmäßig flach. Diese sekundären Geschlechtsmerkmale sind aber erst bei Tieren zwischen 7 und 10 g Gewicht und 100 bis 120 mm Gesamtlänge zu erkennen (GEILER 1974, SEIFERT 1991). In Winterquartieren ist eine eindeutige Trennung von Weibchen und Männchen nicht zweifelsfrei möglich (FELDMANN & KLEWEN 1981).

Anomalien

Gerade beim F. gibt es eine Vielzahl von Berichten über Abnormitäten in Färbung und Körperbau. Zusammenfassungen finden sich bei FREYTAG (1955, 1982) und KLEWEN (1991). Insbesondere sind Larvenmissbildungen regelmäßige Erscheinungen. 30 untersuchte Weibchen setzten insgesamt 66 Abortivgebilde oder Degenerate (unbefruchtete Eier, in der Entwicklung zurückgebliebene Embryonen, Missgeburten oder tote Larven) ab (THIESMEIER 1990 b).

Neben teil- und vollalbinotischen sowie völlig schwarzen Salamandern (Nigrinos) tauchen auch immer wieder Tiere auf, bei denen die gelben Flecken oder Streifen rotgefärbt sind (siehe auch „Färbung und Zeichnung“).

Karyotyp

Der F. besitzt, wie alle europäischen Salamandriden, einen diploiden Chromosomensatz aus 24 relativ großen Chromosomen. Diese lassen sich in 6 größere und 6 kleinere Paare unterteilen. Die Chromosomen Nr. 1-5 sowie 9 und 10 sind meta- bis leicht submetazentrisch, 6, 7 und 11 sind submetazentrisch und 8 sowie 12 sind subtelozentrisch (Mancino et al. 1969).

Verbreitung (Abb. 43)

Die Art ist über weite Teile Mittel- und Südeuropas verbreitet. Sie erreicht im Südwesten Nordafrika und im Südosten Kleinasien, Israel und den Iran. Von den größeren Mittelmeerinseln wird nur Korsika besiedelt. Quer durch Deutschland, von Südost nach Nordwest, verläuft die Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes. Sie erstreckt sich grob umrissen entlang der Linie: Dresden-Leipzig-Halle-Magdeburg-Salzwedel-Hamburg-Bremen-Nordhorn. Allerdings ist eine flächendeckende Verbreitung meist nur in den Mittelgebirgen gegeben. Im Nordwesten (Nordrhein-Westfalen, Niedersachsen) und

Nordosten (Sachsen-Anhalt) ist ihre Verbreitung nur sehr lückenhaft und durch zahlreiche Isolate gekennzeichnet.

Sachsen, Thüringen, Sachsen-Anhalt (SCHIEMENZ & GÜNTHER 1994):

In den bewaldeten Mittelgebirgen weit verbreitet. In den Stadtrandgebieten von Dresden liegen bei 110 m ü. NN die niedrigsten Fundorte. Das Erzgebirge weist große Verbreitungslücken auf, wohingegen das Elbsandsteingebirge dicht besiedelt ist. Im Oberlausitzer Bergland und im Westlausitzer Hügel- und Bergland fehlt die Art völlig (keine feuchten Schluchtwälder) und ist im Zittauer Gebirge nur an zwei Stellen vereinzelt nachgewiesen worden (letztmals 1967). Die östlichsten Fundpunkte liegen in einem Waldgebiet nördlich Zittau in Seitentälchen des Neißebruches. Von Chemnitz ausgehend reicht die Verbreitung bis in die Schluchtenwälder des Nordsächsischen Hügellandes bei Grimma.

Dicht besiedelt sind der Harz und seine Randgebiete, das Eichsfeld, der Thüringer Wald, die Rhön und das Thüringer Schiefergebirge. Auch im nördlichen Grabfeld kommt der F. vor, während die Nachweise am Südrand des Thüringer Beckens nach 1981 nicht mehr bestätigt werden konnten (PONTIUS 1982).

In der Umgebung von Magdeburg bestehen drei isolierte Vorkommen im Nordwesten der Altmark, in der Colbitz-Letzlinger Heide und im Haldenslebener Hügelland.

In der Literatur (LABES 1983) existiert der Hinweis auf ein Vorkommen bei Schwerin (Mecklenburg-Vorpommern), der allerdings auf das Jahr 1956 zurückgeht. Darüber hinaus wurden bei Schwerin-Friedrichsthal auch wiederholt F. ausgesetzt (FREYTAG 1955).

Bayern (BEUTLER et al. 1992/1994):

Fehlt im Südwesten entlang der Linie Tegernsee-Taubenberg-Mangfallknie-Tertiäres Hügelland bei Dingolfing. Im Südosten ist die Art weit verbreitet (in den höher gelegenen Alpen aber relativ selten). Größere Bereiche um den Chiemsee sind heute offenbar fundfrei. Im Bayerischen Wald, Oberpfälzer Wald, Frankenwald, in der Süd-Rhön, im Spessart und im Steigerwald ist die Art fast flächendeckend verbreitet. Eine lückenhafte Besiedlung besteht in Oberfranken und in der Oberpfalz.

Baden-Württemberg (BAUER 1987):

In weiten Teilen des Landes flächendeckend verbreitet. Der F. fehlt in reinen Nadelwaldgebieten (z.B. Teile des Schwarzwaldes, östliches Oberschwaben, Teile der Fränkischen Waldberge), daneben im westlichen Oberschwaben und in der Rheinebene. In der Schwäbischen Alb sind die Vorkommen meist auf die unmittelbare Umgebung der Wasserläufe beschränkt.

Rheinland-Pfalz (GRUSCHWITZ 1981):

In allen Landesteilen oberhalb 200 m ü. NN weit verbreitet, besonders in den waldreichen Mittelgebirgen (Westerwald, Eifel, Hunsrück, Pfalz). Fehlt in den Tieflagen (nördliche Oberrheinebene, inneres Rheinhessen).

Saarland (GERSTNER 1982, SCHMIDT 1985):

Aus fast allen Lebensräumen mit geeigneten Laubwaldbeständen liegen Nachweise vor. In der Umgebung von Saarbrücken befinden sich Schwerpunkte in den nordwestlichen Staatsforsten sowie im Scheidter Tal.

Nordrhein-Westfalen (FELDMANN 1981 c, GEIGER & NIEKISCH 1983):

In den bewaldeten Mittelgebirgen der südlichen Landesteile (Sauerland, Bergisches Land, Nordeifel) fast flächendeckend vorhanden. Auch in den östlichen Gebirgszügen (Teutoburger Wald, Wiehengebirge) weit verbreitet. In den Tiefebene (Niederrheinebene, Münsterländer Bucht) nur isolierte Vorkommen. Einige wenige Funde linksrheinisch, rechtsrheinisch dagegen zahlreiche Vorkommen in alten Waldgebieten. Die nordwestlichsten Fundorte liegen im Bereich der Niederrheinischen Sandplatten im Kreis Wesel.

Niedersachsen, Hamburg und Bremen (PODLOUCKY & FISCHER 1991):

Der Verbreitungsschwerpunkt liegt im südniedersächsischen Berg- und Hügelland (Osnabrücker Hügelland, Weser- und Leinebergland, Harz). Weitere Vorkommen befinden sich südlich von Hamburg in dem Dreieck: Hamburg-Lüneburg-Soltau. Inselartige Fundorte bei Delmenhorst, Vechta, Bippen und südlich Nordhorn. Aus der Ostfriesisch-Oldenburgischen Geest sowie aus der naturräumlichen Region „Inseln, Watten und Marschen“ liegen keine aktuellen Nachweise vor.

Schleswig-Holstein (DIERKING-WESTPHAL 1981):

Ob die Art zur autochthonen Fauna gehört, ist unklar. In der Vergangenheit sind nachweislich an mehreren Stellen Tiere ausgesetzt worden. Aktuelle Funde liegen aus einem Wald bei Preetz und Havinghorst vor. Ungesicherte Meldungen bestehen aus einem Waldgebiet der Itzehoer Geest.

Verbreitungsgrenze der beiden Unterarten

Das Zeichnungsmuster wurde in der Vergangenheit als wichtigstes Kriterium zur Abgrenzung der beiden Unterarten herangezogen. Auf dieser Grundlage wurde eine Reihe von Gebieten in Deutschland beschrieben, in denen es zu einer Vermischung der beiden Zeichnungselemente kommt: Nordhessen (Waldeck-Frankenberg und Schwalm-Eder, MAI 1984), Spessart (MALKMUS 1986b), Bayern (BEUTLER 1993), Sachsen (westlich Dresden, GEILER 1974).

Aber selbst in „reinen terrestris-Gebieten“ werden regelmäßig gefleckte oder unregelmäßig gezeichnete Tiere gefunden, die ohne Fundortangabe der Nominatform zuzuordnen wären und die in der Vergangenheit zu sehr verschiedenen Auffassungen über Ausdehnung und Verlauf der Arealgrenzen von *S. s. terrestris* und *S. s. salamandra* geführt haben. So beschreibt KLEWEN (1985) diesen Zeichnungsanteil als unter 1 % in einer westfälischen Population bei Wünnenberg, und THIESMEIER (1988) gibt für eine Population aus dem Niederbergischen Land (NRW) 4% unregelmäßig gezeichneter Tiere an (hier wurden allerdings nur Weibchen berücksichtigt). REZNITSCHKE et al. (1977) beziffern den gefleckten Anteil mit unter 10% im Wuppertaler Raum (NRW).

VEITH (1992) untersuchte Tiere aus einigen bekannten Mischarealen (Rhein-Main-Gebiet, Odenwald und Spessart) mit biochemischen Methoden und beschreibt sie als Introgressionsbereiche (fruchtbare Bastarde führen durch Rückkreuzungen Gene von einer Unterart in die andere ein). Die jüngste Kontaktzone befindet sich demnach im Hunsrück.

Die von EISELT (1958) herausgearbeitete Kontaktzone zwischen den beiden Unterarten hat in ihren Grundzügen noch heute Bestand. Sie muss sicher über den Rhein hinaus erweitert und auch östlich der Elbe bis Dresden ausgedehnt werden. Nach VEITH (1992) ist das Zeichnungsmuster ungeeignet, um über kleinräumige Grenzziehungen zu befinden. Hier werden in Zukunft nur molekularbiologische und genetische Untersuchungen Klarheit bringen können.

Lebensräume

Der typische Lebensraum juveniler und adulter F. sind feuchte, quellbachdurchzogene Laubmischwälder der collinen bis submontanen Stufe. Deutlich seltener (bis fehlend) sind die Tiere in Nadelwäldern, obwohl es auch hier individuelle Unterschiede gibt. So werden aus Thüringen Populationen aus reinen Nadelwaldgebieten beschrieben, die relativ feucht sind und die eine „Krautschicht“ aus Moosen und Farnen besitzen (SEIFERT 1989).

Der F. kommt von Meeresniveau bis in Höhen von 560 m /Harz), 680 m (Erzgebirge, Kreis Aue und Brand-Erbisdorf), 800 m (Sauerland, am Langenberg bei Niedersfeld und Bayerischer Wald beim großen Falkenstein und Hohem Bogen), 820 m (Thüringer Wald, Kreis Neuhaus), 900 m (südlicher Schwarzwald) und 1000 m ü. NN (Bayerische Alpen bei Oberaudorf) vor, zeigt jedoch in vielen Gegenden eine Hauptverbreitzzone zwischen 200 und 350 m ü. NN.

Neben diesen typischen Lebensraumparametern gibt es vielfache Abweichungen. So dringt er im Ruhrgebiet bis weit in den besiedelten Bereich vor und nutzt selbst Gärten und Parkanlagen als Landlebensraum (THIESMEIER 1984, KORDGES et al. 1989). Ein außergewöhnliches Vorkommen in Ostthüringen beschreiben SCHMIDT und SACHER (in KLEWEN 1991): Die Salamander leben am Binsenberg bei Krölpä in einer weitgehend gehölzfreien Landschaft. Sie nutzen dort durch Verkarstung entstandene Höhlungen als Versteckplätze.

Eine prozentuale Aufschlüsselung von 420 Landlebensräumen, ermittelt in der ehemaligen DDR, zeigt Tabelle 7. Als Laichgewässer sind vor allem Quellbäche, Bachstau, Limnokrenen sowie quellwassergespeiste Stillgewässer ermittelt worden. Tabelle 8 gibt einen Überblick über Laichgewässer in der ehemaligen DDR und in Westfalen (FELDMANN & KLEWEN 1981).

PLASA (1981) gibt für den nordwestlichen Odenwald und die Rhein-Main-Ebene an, dass 71% aller Larven in Fließgewässern und 21% in Stillgewässern gefunden wurden. Er hebt die besondere Bedeutung von Limnokrenen hervor. MALKMUS (1970) nennt für den Spessart ca. 80% aller Larvenfunde aus Fließgewässern.

Das charakteristische Laichgewässer des F. lässt sich limnologisch folgendermaßen umschreiben: Es handelt sich um nährstoffarme (oligotrophe), kühle Gewässer, deren Jahresdurchschnittstemperaturen im Bereich der entsprechenden Lufttemperaturen liegen und nur gering schwanken, was für Quellgewässer typisch ist. Die Primärproduktion ist gering, dominierende Nahrungsgrundlage der Primärkonsumenten ist allochthones Material, das z. B. in Form von Blättern und Todholz auch als gestaltbildendes Element in strömungsberuhigten Zonen auftritt (Taf. XI, 4). Die trophischen Beziehungen sind durch die wenigen Primärproduzenten und das weitgehende Fehlen planktonischer Organismen relativ einfach gestaltet, wobei die Salamanderlarven häufig die wichtigsten Sekundärkonsumenten (Top-Prädatoren) sind. Über dieses Grundmuster

hinaus gibt es zahlreiche Nachweise aus andersartigen Stillgewässern. Besonders in Bombentrichtern oder ähnlich geformten Tümpeln im Wald sind Salamanderlarven nicht selten zu finden. Bei Funden in Teichen muss immer berücksichtigt werden, dass viele im Hauptschluss eines Bachlaufes liegen, so dass Verdriftungen der Larven in die Stillgewässer wahrscheinlich sind.

Vergesellschaftungen

Aus den Lebensraumbeschreibungen ergeben sich zwangsläufig die möglichen Vergesellschaftungen mit anderen Amphibien. In den nordwestlichen Mittelgebirgen ist vor allem ein gemeinsames Vorkommen mit Grasfrosch, Erdkröte, Fadenmolch und Bergmolch gegeben. In den Stillgewässern können Salamanderlarven mit vier einheimischen Molcharten gemeinsam gefunden werden. Hinzu kommen Larven von Grasfrosch, Erdkröte und Geburtshelferkröte. In den Bayerischen Alpen leben E nicht selten neben Alpensalamandern entlang der waldbestandenen Bachläufe. In Abgrabungen können Salamanderlarven auch mit Kreuzkröten oder Gelbbauchunken (auch in Wegerinnen) vergesellschaftet sein. BAUER (1987) nennt für Baden-Württemberg Bergmolch, Grasfrosch, Erdkröte, Gelbbauchunke und Teichmolch als Begleitarten.

Tagesverstecke, Winterquartiere und Überwinterung

Als Tagesverstecke benutzt der F. Höhlungen aller Art, die die erforderlichen mikroklimatischen Voraussetzungen (feucht und kühl) besitzen. Hierzu gehören Steinhäufen, Blockhalden, Felsspalten, Hohlräume unter Todholz oder in alten Mauern, Kleinsäugergänge u. ä. Die Tiere sind relativ ortstreu (PLASA 1979, KLEWEN 1985) und kehren nach ihren nächtlichen Beutezügen über längere Zeiträume in die angestammten Verstecke zurück. Auch verfrachtete Salamander sind bemüht, die bekannten Schlupfwinkel wieder aufzusuchen.

Winterquartiere können mit Sommerquartieren identisch sein (sofern sie Frostsicherheit bieten), doch scheinen relativ viele Salamander im Herbst bestimmte Überwinterungsplätze gezielt aufzusuchen, wie die häufig beobachteten erhöhte Aktivitäten im Oktober nahe legen.

Langzeituntersuchungen in ehemaligen Bergwerksstollen in Westfalen belegen eine erstaunliche Ortstreu für einmal gewählte Quartiere (FELDMANN 1987 a). Funde in ehemaligen Bergwerksstollen liegen auch aus dem Elbsandsteingebirge (M. WILHELM), dem Harz (G. KUGENBUCH) und dem Kreis Aue (ARNOLD 1978) vor. KRAUSS (1980) berichtet von der Überwinterung in Quelhöhlen der Westalb (Baden-Württemberg), die eine durchschnittliche Wintertemperatur von 8 °C und eine Luftfeuchtigkeit von ca. 97% aufweisen.

Nur in den seltensten Fällen sind systematische Untersuchungen zum Winterquartier möglich, wie in zugänglichen Stollen oder Höhlen, meist werden überwinternde Tiere jedoch durch Zufälle bei Bauarbeiten oder ähnlichen Tätigkeiten entdeckt. So wurden z. B. bei Meliorationsarbeiten im Kreis Bad Salzungen im Februar 1977 etwa 50 ad. F. aus einem Rohr unter einer Viehweide herausgespült (D. IFFERT). Derartige Fundmeldungen durch Rodungen, Bau- oder Abbrucharbeiten ließen sich beliebig

fortsetzen. In der Nähe von Siedlungen werden Salamander nicht selten in Garagen oder Kellern gefunden. Diese Verstecke werden sowohl als Sommer- wie auch als Winterquartiere genutzt.

Phänologie und Wanderungen

E sind vorwiegend nachtaktiv. Wenn nach längeren Trockenperioden Regen fällt, aber auch während feuchter Wetterperioden halten sie sich auch manchmal tagsüber in größeren Zahlen außerhalb ihrer Tagesverstecke auf. Die entscheidenden Faktoren für den abendlichen Aktivitätsbeginn sind nach KLEWEN (1985) die eingestrahlte Lichtmenge, die Luftfeuchte und die Temperatur. Als Obere bzw. untere Grenzwerte gibt dieser Autor 10 Lux, 85% relative Luftfeuchte und + 2 °C an. In der Hauptaktivitätsperiode werden die Tagesverstecke gewöhnlich zwischen 21.00 und 0.00 Uhr verlassen und in der Morgendämmerung wieder aufgesucht. F. sind im Vergleich zu den übrigen Amphibien also kälteresistenter, da sie noch bei Temperaturen unter 5 °C aktiv bleiben. Wie entsprechende Untersuchungen von HIMSTEDT (1971) zeigen, sind ihre Augen so gebaut, dass sie sich auch in dunklen Nächten hinreichend orientieren und Nahrung orten können.

Nach den Untersuchungen von JOLY (1963), PLASA (1979) und KLEWEN (1985) an markierten und verfrachteten Tieren legten diese in einer Nacht bis zu 350 m zurück und fanden im Morgenrauen mit hoher Genauigkeit ihr eigenes Tagesversteck wieder. In einer westfälischen Population betraf das 79 von 84 Fälle, wobei 4 Exemplare in der jeweils folgenden Nacht in ihr altes Versteck zurückkehrten, also nur eines nicht „verstecktreu“ war. Im Mittel wanderten diese Tiere während einer nächtlichen Aktivitätsphase 127 m weit (KLEWEN 1985). Die genannten Autoren bemerkten weiterhin, dass sich die F. bis zu 7 Jahre jeweils in recht eng umgrenzten Gebieten (nach JOLY ca. 70 m²) aufhielten und aus Entfernungen bis zu 300 m zurückkehrten. Sie orientieren sich wahrscheinlich sowohl nach Optischen als auch olfaktorischen Kennzeichen und können sogar dasselbe Versteck mehrere Jahre hindurch benutzen. Ähnliches trifft auch für die Winterquartiere zu. So fand FELDMANN (1967 a, 1978 a) dieselben Tiere bis zu 20 Winter hintereinander immer wieder in demselben Bergwerksstollen. Die Jahresaktivitäten werden im Frühjahr vor allem von den „ablaichenden“ Weibchen, im Sommer von der Paarung und im Herbst von den Wanderungen zu bestimmten Winterquartieren geprägt. Einzelne F. sind auch zwischen November und Februar aktiv, soweit keine anhaltende Frostperiode besteht.

Das Aktivitätsmuster, ermittelt durch Fangzäune an einem Quellbach im Niederbergischen Land (THIESMEIER 1990 a), zeigt Abb. 44. Männchen spielen in unmittelbarer Nähe der Laichgewässer keine Rolle. Hier befinden sich scheinbar keine geeigneten Versteckplätze. Im April und Mai dominieren die anwandernden Weibchen. Bis einschließlich Juni wurden nur 2 Männchen gefunden. Vor allem im August gehen die juvenilen Salamander an Land. Zwischen Oktober und Dezember finden sich regelmäßig Tiere entlang des Baches. In diesem Zeitraum tauchen auch vermehrt halbwüchsige Salamander auf.

Das Aktivitätsmuster einer Population während der Frühlings- und Sommerperiode an einem laichplatzfernen Standort gibt Abb. 45 wider (ca. 450 m langer Bahndamm in der Nähe von Münster, NRW). In allen Phasen dominieren hier die Männchen, die in günstigen Nächten während der Paarungszeit ein Verhältnis von 8,6: 1 gegenüber den Weibchen erreichen können (DE SAINT-PAUL & MUTZ in Vorb.). Auffallend ist der auch schon von KLEWEN (1985) und SEIFERT (1991) betonte Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Aktivität der Tiere. Innerhalb weniger Tage (zwischen dem 12. und 15.7.) änderte sich die Aktivität der Männchen grundlegend durch die

ansteigende Luftfeuchtigkeit (der Grenzwertbereich lag zwischen 85 und 90%). Während des gesamten Untersuchungszeitraumes betrug das Verhältnis Männchen zu Weibchen und subadulten Tieren 3,3:1,0:0,7. Auch die Windgeschwindigkeit ist ein deutlich einflussnehmender Faktor auf die Aktivität der Tiere. SEIFERT (1991) wie auch DE SAINT-PAPI. & MUTZ (mdl. Mitt.) beschreiben eine deutlich eingeschränkte Aktivität bei stärkerem Wind (Wind beschleunigt die Verdunstung/Austrocknung und erschwert eine olfaktorische Orientierung).

Bestandsgrößen

Schätzungen über Bestandsdichten liegen aus Thüringen (SEIFERT 1991) und Nordrhein-Westfalen (KLEWEN 1985, THIESMEIER 1990a) vor. Im Waldecker Schlossgrund ermittelte SEIFERT eine Bestandsdichte von 196 Tieren/ha. KLEWEN gibt für eine Population in Ostwestfalen ca. 80 Tiere/ha und THIESMEIER für das Niederbergische Land 49 Tiere/ha an. Die Larvendichte in den Laichgewässern ist, vor allem durch Hochwassereinflüsse bedingt, großen Schwankungen unterworfen. DITTMAR (1955) ermittelte in einem Sauerlandbach (bei Kirchhundem, NRW) bis zu 4-6 Larven/m². Berechnungen über die Dichte in einem Quellbach im Niederbergischen Land (NRW) belegen durchschnittlich 3,4 Larven/m² während der gesamten Larvalphase (THIESMEIER 1992a). In einem temporären Tieflandbach im Münsterland (NRW) ermittelten THIESMEIER & SOMMERHÄUSER (1995) eine durchschnittliche Larvendichte von 18,1 Tieren/m² in den Fließwasserabschnitten und von 19,0 Tieren/m² in den Stillwasserbereichen.

Lautäußerungen

Lautäußerungen im Sinne einer inner- oder zwischenartlichen Kommunikation sind vom F. nicht bekannt. Die wiederholt gehörten feinen Pieplaute (z. B. von den Männchen beim Absetzen der Larven Oder von am. bei Berührung) sind mehr zufälliger Natur Oder dürften mechanische Ursachen haben (schreckhaftes Auspressen der Luft). FELDMANN (1968 a) fasst die in der Literatur gefundenen Laute zusammen („äni" „uik" „Piepen wie von Mäusen") und berichtet, dass F. bei Kontrollen in den Winterquartieren „leise, aber ganz deutlich wahrnehmbare hell knurrende Laute" von sich gaben, wenn sie plötzlich ergriffen wurden oder vom Teller der Waage rutschten.

Fortpflanzung

Die terrestrische Paarung und die Geburt der Larven sind in mehreren Arbeiten, auch fotografisch, gut dokumentiert (HIMSTEDT 1967, GREVEN 1976, ARNOLD 1987). Die Grundelemente des Paarungsablaufes - Unterkriechen des Männchen unter das Weibchen, Festhaken der Arme des Weibchen mit den Vorderextremitäten, Absetzen der Spermatophore, seitliches Schwenken des Hinterkörpers, Weibchen gelangt mit der Kloake über die Spermatophore und nimmt diese auf - sind in den Gattungen *Salamandra*, *Mertensiella* und *Chioglossa* identisch und damit ein wichtiger Hinweis auf deren enge verwandtschaftliche Beziehungen.

Paarungen finden nachts von März bis September (deutlicher Höhepunkt im Juli, KLEWEN 1985) statt. Ob die Männchen durch Duftstoffe von den Weibchen angelockt werden (MELSHEIMER 1886), ist nicht geklärt. Weibchen, die nach 2 Jahren

Gefangenschaft Larven zur Welt brachten, verdeutlichen, dass die im Receptaculum seminis gespeicherten Samenzellen der Männchen mindestens 1 Jahr [nach JOLY (1960) sogar 2 112 Jahre] befruchtungsfähig bleiben können.

F. sind die einzigen einheimischen Amphibien, die Larven gebären und somit neben dem Alpensalamander eine intrauterine Embryonalentwicklung durchlaufen. Diese besondere Fortpflanzungsweise des F. wird mit den Begriffen Ovoviviparie oder auch Larviparie bezeichnet (im Gegensatz zur Oviparie der eierlegenden Arten und der Viviparie des Alpensalamanders). Obwohl nach der Paarung im Sommer die Larven schon im Herbst geburtsreif wären, werden sie in der Regel erst im Frühjahr des kommenden Jahres abgesetzt. Die Weibchen suchen hierzu vor allem kleinere Quellbäche, Quellstau, grundwassergespeiste Tümpel, Teiche oder Gräben auf (siehe Tab. 8). Es besteht eine eindeutige Bevorzugung für fischfreie Quellbäche. An Hand der Driftraten junger Larven ermittelte THIESMEIER (1994), dass Weibchen signifikant quellnahe vor quellferneren Abschnitten zur Larvenablage bevorzugen („Forellen-Vermeidungsverhalten“). SEIFERT (1991) konnte nachweisen, dass manche Weibchen über Jahre den gleichen Bachabschnitt zur Larvenabgabe aufsuchten und dazu sogar bis zu 300 m weit am Bachufer entlangwanderten (Abb. 46). Bei einer Untersuchung im Niederbergischen Land (NRW) wurden 37% aller Weibchen im folgenden Jahr am gleichen 125 m langen Bachabschnitt wiedergefangen (THIES-MEIER 1990 a). Die von BLAB (1986) konstatierte geringe Laichplatztreue des F. muss somit zumindest für an Fließgewässern siedelnden Populationen revidiert werden.

Zur Larvenablage hält das Weibchen entweder nur den Hinterleib ins Wasser oder geht mit dem gesamten Körper in seichtes Wasser hinein. Manchmal werden dazu Fließgewässer benutzt und nicht selten kommt es vor, dass bei stärkerer Strömung laichende Weibchen verdriftet werden.

Der Laichvorgang ist meist innerhalb einer Nacht beendet. Die Larven werden in einzelnen Schüben von 1-10 Tieren geboren. Unter kontrollierten Bedingungen betrug die durchschnittliche Dauer der Larvenablage für 20 Tiere 2,1 Nächte. 9 Weibchen benötigten im Durchschnitt 6,8 Nächte (THIESMEIER 1990a). BLAB (1986) gibt durchschnittlich 1,3 Tage Verweildauer an einem Stillgewässer an.

Die Larvenanzahl ist großen Schwankungen unterworfen und hängt vom Alter (Gewicht) des Weibchen sowie von seinem physiologischen Zustand ab. Im Niederbergischen Land (NRW) setzten 30 Weibchen im Durchschnitt 33,03 Larven ab (Extremwerte 8-58, THIESMEIER 1990a, c). Dabei besteht eine positive Korrelation zwischen dem Gewicht der Weibchen und der Anzahl und Größe der Larven (Abb. 47). Ähnliche Werte ermittelte KLEWEN (1985) im Raum Paderborn (NRW), wo er bei 73 Weibchen im Durchschnitt 32,49 Larven feststellte (Extremwerte 4-75). MÖLLER (1972) gibt für den Harz und Thüringer Wald zwischen 16 und 41 Larven pro Weibchen an. Dabei soll die Anzahl der Larven mit zunehmender Höhenlage zurückgehen. MALKMUS (1970) nennt 12 bis 40 Larven (Maximalwert 75 Larven) für Gewässer im Spessart. Die bisher bekannte Höchstzahl liegt bei 76 Larven, die bei einer Sektion eines Weibchen unbekannter Herkunft ermittelt wurde (FAHRENHOLZ 1928).

In Abhängigkeit von den jeweiligen klimatischen Bedingungen können ab Januar junge Larven gefunden werden. Die „Hauptlaichzeit“ liegt allerdings eindeutig im April und Mai (THIESMEIER 1990a, SEIFERT 1991). In einem Quellbach in Nordrhein-Westfalen setzten weit über 90% aller Weibchen in diesen beiden Monaten ihre Larven ab. MALKMUS (1970) gibt für den Spessart an, dass 80% aller Weibchen von Ende April bis Mitte Mai ihre Larven gebären. Bei entsprechender Witterung konzentriert sich das „Laichgeschehen“ somit auf drei bis vier Wochen (Abb. 48). Neugeborene Larven können bis in den Herbst (Oktober) hinein gefunden werden (FELDMANN &

KLEWEN 1981), doch scheinen derartig späte Geburtstermine Ausnahmen (insbesondere für Quellbäche) zu sein.

Auslösende Faktoren für den Beginn der „Hauptlaichzeit“ sind Nachttemperaturen von ca. 6 °C verbunden mit Niederschlägen. Ausbleibende Niederschläge können die „Laichaktivitäten“ kurzzeitig unterdrücken (vgl. Abb. 48).

Individualentwicklung

Die bei der Geburt 25-35 mm langen Junglarven werden vorwiegend nachts abgesetzt. Sie befreien sich schon im „Uterus“ oder unmittelbar nach der Geburt aus ihren Eihüllen und sind sofort fähig, aktiv zu schwimmen. Die Vorderbeine sind gewöhnlich schon weiter entwickelt als die Hintergliedmaßen. Spätgeborene Larven, aber auch Tiere aus sehr kühlen „Laichgewässern“ (im Durchschnitt kälter als ca. 10 °C) überwintern und metamorphosieren erst im folgenden Frühjahr. Auch ernährungsbedingte Mangelsituationen können zu einer verlängerten Larvalphase führen. Unter 4°C wird die Nahrungsaufnahme eingestellt (GASCHE 1939).

Im Niederbergischen Land (NRW) beginnt die Metamorphose Mitte Juli und ist Mitte September in der Regel beendet. Bei Wassertemperaturen von durchschnittlich 10 °C dauert die Larvalphase ca. 120 Tage. In temporären Tieflandgewässern in der Münsterländer Bucht (NRW) dauert die Larvalphase nur 40 bis 60 Tage bei durchschnittlich 10,5 bis 11 °C Wassertemperatur (THIESMEIER & SOMMERHÄUSER 1995). Die Larven verlassen hier schon ab der zweiten Maihälfte das Wasser, sind dabei aber signifikant kleiner und leichter als Tiere aus den benachbarten Mittelgebirgen. Sinkt die Luftfeuchtigkeit unter 80%, kann es zu einer Unterbrechung der Abwanderung der Jungtiere vom Laichgewässer kommen. ARNOLD (1978) fand Larven bis zu 93 mm Länge, und SCHREIBER (1912) berichtete sogar über 130 mm lange Riesenlarven. Mit großer Wahrscheinlichkeit sind Larven mit solchen Dimensionen älter als 1 Jahr und hormonell gestört.

Im Niederbergischen Land (NRW) wurde die Emergenz (Anzahl metamorphosierter Jungtiere) mit durchschnittlich 4% pro Fortpflanzungsperiode berechnet (THIESMEIER 1990a). SEIFERT (1991) nennt für die ostthüringische Population im Waldecker Schlossgrund ca. 1 Jungtier pro Weibchen, was bei durchschnittlich 30 Larven pro Weibchen einer Emergenz von 3,3% entspricht. Die Auswirkungen von Niederschlagswasser-Einleitungen auf die Emergenz in kleinen Quellbächen im siedlungsnahen Wuppertaler Raum untersuchte PASTORS (1993). In Abhängigkeit von Gefälle und Häufigkeit der Einleitungen ergaben sich signifikante Reproduktionsverluste in den einzelnen Populationen.

Bis zur Geschlechtsreife differenziert sich das dorsale Farbmuster der F. aus (siehe auch „Färbung“). Danach sind die Tiere individuell an ihrem Zeichnungsmuster zu unterscheiden, was bei Langzeituntersuchungen von großem Vorteil ist (z.B. FELDMANN 1987 a).

Für die Individualentwicklung nach der Metamorphose liegen von SEIFERT (1991) umfangreiche Untersuchungen vor. 2 bis 3 Monate nach der Umwandlung sind die thüringischen Salamander 5,5 bis 6,5 cm lang und 1,0 bis 1,8 g schwer. Die Zunahmeraten für juvenile Salamander errechnete SEIFERT mit 1,98 g/cm. Ab ca. 10 g Körpergewicht sind die Tiere nach Geschlechtern zu unterscheiden. Bis ungefähr 15 cm Gesamtlänge verläuft die weitere Entwicklung von Männchen und Weibchen relativ ähnlich. Sie erreichen Zunahmeraten von 2,77 bzw. 2,65 g/cm. Ab dieser Grenze legen Weibchen deutlicher an Gewicht zu, so dass sie Zunahmeraten von 5,00 g/cm im

Gegensatz zu 2,89 g/cm bei den Männchen erreichen. Abb. 49 zeigt die Wachstumskurve von mehr als 70 Jungtieren. Danach findet das Hauptwachstum zwischen dem 1. und dem 4. Lebensjahr statt und flacht dann zunehmend ab. Männchen und Weibchen beteiligen sich erst mit 6 Jahren (in seltenen Ausnahmen bereits mit 5 Jahren) an der Fortpflanzung, was sich vor allem an der zwischen dem 5. und 6. Jahr stattfindenden Gewichtszunahme bei den Weibchen belegen ließ. SEIFERT (1991) unterscheidet drei Entwicklungsklassen, die er folgendermaßen abgrenzt:

Juvenil - unter 10 g Masse, keine Differenzierung nach Geschlechtern möglich.

Semiadult - mindestens 10 g schwer, Männchen höchstens 15 und Weibchen höchstens 16 cm lang; keine Beteiligung an der Reproduktion.

Adult - Männchen über 15 und Weibchen über 16 cm; reproduktionsfähig.

Die Mortalitätsrate der thüringischen Salamanderpopulation zeigt Tabelle 9. Aufgrund fehlender Wiederfundzahlen wurden die Daten für die beiden ersten Jahrgänge geschätzt. E können ein erstaunlich hohes Alter erreichen. Im Terrarium sind über 50 Jahre und 43 Jahre belegt (BÖHME 1979, SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1969) und im Freiland mindestens 20 Jahre (FELDMANN 1987 a). Es ist aber anzunehmen, dass auch hier die Tiere deutlich älter werden können.

Nahrung und Nahrungsaufnahme

F. sind, wie alle einheimischen Amphibien, Nahrungsgeneralisten, die keine besondere Beute bevorzugen. Alles, was der Größe nach in ihr Suchschema passt, wird gefressen. Durch ihre Nachtaktivität bedingt, schränkt sich das Beutespektrum auf die dann aktiven Tiere ein. Direkte Sichtbeobachtungen von KLEWEN (1985) belegen, dass vor allem Nackt- und Gehäuse-schnecken (44%) sowie Regenwürmer (33%) gefressen werden. Es folgen Asseln (10%), Doppelfüßer (9%), Laufkäfer (3,5%) und Schmetterlingsraupen (0,5%). Eine Gegenüberstellung von Magenuntersuchungen adulter Tiere aus Österreich (FACHBACH et al. 1975), Polen (ZAKRZEWSKI & KEPKA 1981) und der Ukraine (KUZMIN 1990) findet sich bei THIESMEIER (1992 a). Bei diesen Untersuchungen dominieren ebenfalls Schnecken, aber auch Spinnentiere und Tausendfüßer. Juvenile Salamander fressen im Durchschnitt kleinere Beutetiere und können sich somit andere Nahrungsquellen (z. B. Springschwänze) erschließen. BUCHHOLZ (1958) beschreibt einen Salamander, der besonders gut fliegende Beute (Nachtschmetterlinge) ergreifen konnte.

Bei der Nahrungsaufnahme adulter Tiere scheint der Beutegeruch eine wichtige Rolle zu spielen. Nach Untersuchungen von BECKER (1984) sind sowohl der Gesamtgeruch als auch bestimmte Komponenten für die Identifikation wichtig.

Das Nahrungsspektrum der Larven spiegelt im wesentlichen die vorhandene Bach-biozönose wider und kennzeichnet sie somit ebenfalls als Nahrungsgeneralisten (THIES-MEIER 1982). Im Niederbergischen Land (NRW) werden vor allem Bachflohkrebse (37%), Larven von Steinfliegen (33%), Köcherfliegen (10%), Zweiflüglern (8,5%) sowie Käfer (7,5%) gefressen. Bei weiteren stichprobenartigen Magenuntersuchungen nordrhein-westfälischer Tiere wurden auch Muschelkrebse (Ostracoda) und Erbsenmuscheln (Gattung *Pisidium*) als Beute gefunden (B. THIESMEIER).

Kannibalismus scheint unter natürlichen Bedingungen bei Salamanderlarven eine untergeordnete Rolle zu spielen und tritt wahrscheinlich nur bei extremem Nahrungsmangel und hohen Larvendichten auf. Das Beutefangverhalten der Salamanderlarven

ist einfacher als das der Triturus-Arten (HIMSTEDT 1967). Vor allem die olfaktorische Überprüfung findet seltener statt; direkt nach der Annäherung wird die Beute meist ergriffen. Dies kann als Anpassung an die besonderen Bedingungen eines Fließgewässers interpretiert werden.

Fressfeinde und Verteidigung

Über natürliche Feinde adulter F. gibt es nur spärliche Berichte und kursorische Beobachtungen. Igel, Dachse, verschiedene Vogelarten oder auch Schlangen (Ringelnatter) werden als Prädatoren genannt (KABISCH & BELTER 1968, HORTER & GREVEN 1981). Die Genießbarkeit juveniler F. war bei Laborversuchen größer als die adulter Tiere (HORTER & GREVEN 1981). Juvenile Tiere versuchen sich auch eher durch Flucht einem Feind zu entziehen; adulte Salamander senken dagegen den Kopf und präsentieren dem Angreifer ihre giftreichen Parotiden. Das in den Hautdrüsen enthaltene Sekret ist so giftig, dass nach dem Verzehr von F. Fressfeinde bis zur Größe eines Hundes daran sterben können. Im allgemeinen reicht die aposematische Färbung völlig aus, um potentielle Fressfeinde aus dem Wirbeltierbereich abzuschrecken.

Juvenile F. wurden in Landfallen allerdings regelmäßig von größeren Laufkäfern (vor allem *Carabus problematicus*) gefressen (THIESMEIER 1990 c)

Larven besitzen in den quellnahen Fließgewässern nur wenige natürliche Feinde. Hierzu gehören vor allem Libellenlarven (*Cordulegaster boltoni* und *Aeshna cyanea* in besonnten Bachkolken). Vermutlich werden sie aber auch von Wasserspitzmäusen (*Neomys fodiens*) erbeutet (THIESMEIER 1990b). Auch Wasseramsel (KNEIS 1989), Amsel und Singdrossel zählen zu den potentiellen Prädatoren - die letzten beiden vor allem für an Land gehende Jungtiere.

Die bedeutendsten Räuber für Salamanderlarven in Fließgewässern sind allerdings Raubfische (Bachforelle, Regenbogenforelle, Äsche, Mühlkoppe etc.). Das mehr oder weniger vollständige allotope Vorkommen beider Gruppen in einem Fließgewässer ist hierfür ein deutlicher Beleg (HEHMANN et al. 1987, THIESMEIER 1992 a). Nur unter besonderen Bedingungen (nischenreiches Bachbett mit Flachwasserzonen) scheint eine Koexistenz möglich (SOUND & VEITH 1994). Eine ähnliche Beziehung herrscht wahrscheinlich zwischen dekapoden Krebsen und Salamanderlarven (VEITH 1993).

Gefährdung und Schutz

In den Kernbereichen seiner bevorzugten Lebensräume (quellbachreiche, laubwaldbestandene Mittelgebirgslagen) ist der F. im allgemeinen weit verbreitet und häufig. Für die einzelnen Bundesländer, soweit derartige Ergebnisse veröffentlicht sind, ergeben sich die in der Tab. 10 aufgelisteten Gefährdungskategorien.

Sieht man von der besonderen Situation in Schleswig-Holstein einmal ab, ist der F. vor allem in den östlichen Bundesländern (Thüringen und Sachsen) in seinem Bestand stark gefährdet. In diesen beiden Bundesländern muss besonderes Augenmerk auf seine Lebensräume und auf die ausreichende Reproduktionsfähigkeit vorhandener Populationen gelegt werden. In Baden-Württemberg, Hessen und Niedersachsen wird er als gefährdet bzw. bestandsbedroht eingestuft.

Nach den ausführlichen Beschreibungen der Lebensräume und dem Ablauf des Reproduktionsgeschehens müssen zwei Lebensraumtypen im Hinblick auf Gefährdungsursachen getrennt betrachtet werden. Zum einen die terrestrischen Habitate (feuchte Laubmischwälder) und zum anderen die Laichgewässer (quellnahe, fischfreie Bäche und grundwassergespeiste Stillgewässer, vor allem im Wald oder am Waldrand). Die vom F. besiedelbaren Landlebensräume können sehr vielfältig sein. Nur wenige Schlüsselfaktoren müssen gegeben sein, um ein langfristiges Überleben zu sichern. Dazu gehören eine Mindestfeuchte im bodennahen Bereich, die genügend Aktivitäten im Rahmen von Paarung und Nahrungssuche zulässt, leicht zugängliche Versteckplätze in ausreichender Zahl (auch frostfreie Verstecke zur Überwinterung) und genügend Nahrung. Die Aktivität von F. nimmt unterhalb einer Grenze von 80 bis 85% Luftfeuchtigkeit signifikant ab. Günstige Landlebensräume müssen also nachts über größere Zeiträume des Jahres eine relativ hohe Luftfeuchtigkeit aufweisen. Hinzu kommt, dass windexponierte Lagen gemieden werden. Diese Voraussetzungen sind in vielen Laubwäldern gegeben. Die Besiedlungsdichte in einem Lebensraum hängt im wesentlichen von der Landschaftsstruktur (mosaikartiges Geflecht von Wald und Wiesen mit zahlreichen Übergangszonen) und der Bewirtschaftung der Wälder ab. Ein hoher Todholzanteil (Versteckplätze und Grundlage für potentielle Nahrungstiere) wirkt sich positiv aus. So wichtig die entsprechenden Landlebensräume sind, so ist doch der eigentliche Schlüsselfaktor im Lebenszyklus der Art das Laichgewässer. Ohne Probleme, wie Straßentod (dabei werden Tiere nicht nur von Autos sondern auch von dem zunehmenden Fahrradverkehr in Naherholungs- oder Ausflugsgebieten getötet) oder die unmittelbare Lebensraumzerstörung durch Waldrodung oder -Umwandlung in landwirtschaftlich genutzte Flächen zu verharmlosen, sind doch die mannigfaltigen Beeinflussungen der Laichgewässer (vor allem der kleinen Fließgewässer) ungleich bedeutender für das Überleben des F. (siehe hierzu SEIFERT 1991).

In den letzten Jahrzehnten wurde eine kaum zu beziffernde Anzahl von Quellbächen verrohrt, ausgebaut oder mit Schadstoffen belastet, so dass sie für viele Fließwasserorganismen, darunter auch die Larven des F., unbewohnbar geworden sind. Darüber hinaus ist in vielen Regionen das natürliche Abflussregime der Fließgewässer nachhaltig gestört. Davon zeugen nicht nur die immer häufiger auftretenden katastrophalen Hochwasserereignisse an den Unterläufen der Flüsse, sondern auch die vielen Erosionserscheinungen selbst an den kleinsten Bächen. Hinzu kommt, dass mit der weiter fortschreitenden Zersiedelung der Landschaft immer größere Probleme mit der Abwasserbeseitigung aus den Haushalten und der Industrie sowie der Abführung des Regenwassers von den versiegelten Flächen entstehen.

Die Larven des F. sind, morphologisch gesehen, keine typischen Fließwasserbewohner. Sie besitzen weder Krallen noch Saugnäpfe oder andere Strukturen, um sich bei starker Strömung festhalten zu können. Sie besiedeln vornehmlich die kleinen Waldbäche mit ihrem hohen Todholzanteil, weil hier zahlreiche Nischen existieren, die keine oder nur eine sehr schwache Strömung aufweisen, und die im allgemeinen für Fische unzugänglich sind. Spezifische Verhaltensweisen, um sich gegen eine stärkere Strömung behaupten zu können, scheinen nicht zu existieren. Vergleiche mit anderen stärker rheophilen Schwanzlurchlarven belegen diese Annahme (THIESMEIER 1994). Hinzu kommt, dass unter natürlichen Bedingungen eine Waldbedeckung immer für eine Pufferung der Abflussextrême sorgt (bei Starkregen wird das Wasser erst verzögert an die Gewässer weitergegeben und im Hochsommer verringert die hohe Luftfeuchtigkeit die Verdunstungsrate und die Gewässer trocknen nicht so schnell aus). Dieses System kann schon durch relativ geringfügig erscheinende

Eingriffe gestört werden. Nicht selten finden wir in den Mittelgebirgslagen waldbestandene Hänge, die von zahlreichen Quellbächen durchzogen sind. Diese entspringen an den Höhenzügen wo sich häufig auch landwirtschaftliche Flächen und Siedlungen befinden. Die Entwässerung dieser Flächen geschieht in der Regel unter Einbeziehung der Waldbäche. Je größer der versiegelte Anteil dieser Flächen in Form von Häusern, Straßen oder Plätzen ist, und je mehr versickerungshemmende Böden (z. B. Maisäcker) existieren, desto mehr und auch schneller muss Regenwasser, das nicht natürlicherweise versickern kann, abtransportiert werden. Hierdurch kommt es zu deutlichen Verschiebungen im Wasserhaushalt der an den Hangflächen befindlichen Bäche. Zum einen können die Hochwasserspitzen drastisch steigen und zum anderen fehlt das oberflächlich abgeführte Wasser dem Grundwasser und führt zu Austrocknungen in niederschlagsarmen Jahren.

In dieses komplizierte System sind nun die Larven des F. eingebunden. Schon unter naturnahen Verhältnissen sind ca. 30% einer Larvenpopulation von der Abdrift betroffen (THIESMEIER & SCHUHMACHER 1990, THIESMEIER 1992b). Sie werden bei Hochwasser mehr oder weniger weit Bach abwärts geschwemmt. Gelangen sie in den Bereich der Forellenregion, werden Sie in der Regel ein Opfer der Fische. Im siedlungsnahen Bereich endet diese Drift auch nicht selten in der Kanalisation. Durch bestimmte Entwässerungssysteme der besiedelten Bereiche bedingt (Trenn- oder Mischkanalisation), können diese Driftverluste zu drastischen Auswirkungen auf die Salamanderpopulationen führen, wie es PASTORS (1993) für den Wuppertaler Raum aufgezeigt hat. Er konnte das Aussterben ganzer Populationen auf die Einleitung von Regenwasser, das von den versiegelten Flächen abgeführt wird, zurückführen.

Aussagen über die tatsächliche Stabilität einer Salamanderpopulation lassen sich daher nur über den Nachweis eines ausreichenden Reproduktionserfolges in Form von metamorphosierten Tieren machen. Viele Larven im Bach sind noch kein Beweis für eine „funktionierende“ Population. Ein oder zwei drastische Hochwasserereignisse kurz vor der Metamorphose können die Reproduktion eines ganzen Jahres zerstören. Die Langlebigkeit adulter F. kann somit einen fortgeschrittenen Aussterbeprozess vieler Populationen verschleiern. Umgekehrt könnte auch wieder ein gutes Reproduktionsjahr innerhalb von 5, 6 oder 7 Jahren ausreichen, um langfristig den Bestand zu sichern, was sich zum Beispiel aus den Daten von SEIFERT (1991) ablesen ließe. Hier sind jedoch noch mehr Langzeituntersuchungen aus verschiedenen Lebensräumen notwendig, die die besonderen Aspekte des Altersaufbaues der Populationen berücksichtigen.

Der Schutz des F. besteht vor allem darin, den aufgezeigten negativen Einflüssen entgegenzuwirken.