Forskningsresultat och slutsatser för bevarandearbetet med hotade amfibier

– En litteraturgenomgång

www.m.lst.se

Åtgärdsprogram för hotade arter

LÄNSSTYRELSEN
I SKÅNE LÄN

Titel:	Forskningsresultat och slutsatser för bevarandearbetet med hotade amfibier - En litteraturgenomgång
Utgiven av:	Länsstyrelsen i Skåne län
Författare:	Per Nyström & Marika Stenberg, Ekoll HB
Foto:	Samtliga bilder tagna av författarna
Beställningsadress:	Länsstyrelsen i Skåne län Miljöenheten 205 15 MALMÖ Tfn: 040-25 20 00 lansstyrelsen@m.lst.se
Copyright:	Länsstyrelsen i Skåne län.
ISBN:	978-91-86079-38-3
Länsstyrelserapport	2008:55
Layout:	Marika Stenberg
Tryckt:	100 ex
Omslagsbild:	Grå färgvariant av lövgroda i Vitemölla naturreservat (Simrishamns kommun). Foto taget den 1 september 2007.

Förord

Under många år har länsstyrelsen i Skåne län, tillsammans med en stor mängd aktörer, bedrivit ett bevarandearbete för hotade groddjur. Ett stort antal av Sveriges hotade grodarter förekommer endast i Skåne, vilket har inneburit och innebär fortfarande en stor utmaning för oss i söder. På senare år har stora delar av arbetet styrts av de av Naturvårdsverket fastställda Åtgärdsprogrammen för bevarande av hotade groddjur.

Naturvårdsverket och Länsstyrelserna genomför detta arbete med syfte att till år 2015 minska andelen hotade arter med 30%. Arbetet med Åtgärdsprogrammen har visat sig framgångsrika för att förbättra situationen för flera av de hotade arterna. Som exempel kan nämnas lövgrodan som idag bedöms som livskraftig i Sverige.

För andra arter har bevarandearbetet gått trögare. Varför? I flera fall vet inte svaret på den frågan. Denna litteratutstudie har tagits fram för att få en samlad bild av hoten mot våra amfibier och vad den vetensakapliga litteraturen kan lära oss om vilka bevarandeåtgärder som bör genomföras. Denna studie kommer förhoppningsvis att fungera som ett stöd i det framtida bevarandearbetet.

Per Nyström och Marika Stenberg, Ekoll HB, har haft uppdraget av Länsstyrelsen i Skåne län att genomföra litteraturstudien. Denna rapport redovisar det arbete som Per och Marika har genomfört.

Länsstyrelsen i Skåne län vill framföra ett stort och varmt tack till alla som på olika sätt medverkat och medverkar i bevarandearbetet rörande våra hotade groddjur

Anders Hallengren
Koordinator för arbetet med hotade arter.
Länsstyrelsen i Skåne län.

Innehåll

Sammanfattning 6
English Summary 9
Bakgrund 12
Hotade amfibier – globalt och i Sverige 12
Forskning och bevarandearbete 13
Målsättning, syfte och upplägg 13
Nuvarande utbredning av hotade amfibier i Skåne 15
Grönfläckig padda/strandpadda 15
Lökgroda 16
Klockgroda och lövgroda 17
Långbensgroda och Större vattensalamander 18
Populationsdynamik och bevarandearbete 19
Metapopulationer 19
Landmiljön 21
Överlevnad 21
Övervintring 22
Spridning och Uppehållsområde 23
Genetik 26
Metoder, analyser och användningsområden 27
Isolering och genetiska konsekvenser 28
Hybridisering 31
Genetiska defekter 31
Populationsstorlekar – vad krävs för att överleva på lång sikt? 31
Predation, konkurrens och födoval 35
Betydelsen av predation och konkurrens 37
Predatorer – akvatisk miljö 39
Predatorer - landmiljön 43
Predatorer – hur kan man begränsa dem? 44
Predation och konkurrensförhållanden hos våra hänsynskrävande groddjur 46
Grönfläckig padda 46
Strandpadda 47
Lökgroda 48
Klockgroda 48
Långbensgroda 48
Lövgroda 49
Större vattensalamander 49
Ätlig groda 49

Vattenkvalitet och klimatförändringar 49
Närsalter 50
Bekämpningsmedel och miljögifter 51
Försurning 52
Salinitet 53
UV-B strålning 54
Kombinerade effekter 54
Sjukdomar 55
Chytridiomycosis 55
Ranavirus 57
Saprolegnia (smutsvattensvamp) 57
Sjukdomar och klimatförändringar 57
Mångfald: faktorer som påverkar förekomst och icke förekomst 58
Tidigare erfarenheter av bevarandearbete 62
Grönfläckig padda 62
Strandpadda 63
Lökgroda 64
Klockgroda 65
Långbensgroda 65
Lövgroda 65
Större vattensalamander 66
Slutsatser och rekommendationer för bevarandearbete 67
Generella slutsatser: 67
Vägledning för bevarandearbete 68
Artvisa krav att ta hänsyn till 69
Grönfläckig padda och strandpadda 69
Lökgroda 69
Klockgroda och lövgroda 70
Långbensgroda och större vattensalamander 70
Brist på kunskap 70
Populationsdynamik 70
Landmiljön 71
Vattenmiljön 72
Genetik 72
Samordning, information och tillgänglighet 72
Tack 74
Litteratur 75

Sammanfattning

Det finns vetenskapliga bevis för att amfibier minskar på såväl global som lokal nivå. I denna litteraturgenomgång var syftet att få fram information som kan leda till ett bättre bevarandearbete med grönfläckig padda, *Bufo viridis,* strandpadda, *Bufo calamita*, lökgroda, *Pelobates fuscus*, klockgroda, *Bombina bombina,* långbensgroda, *Rana dalmatina*, lövgroda, *Hyla arborea* och större vattensalamander, *Triturus cristatus*. Sammanställningen grundar sig på en genomgång av relevant vetenskaplig litteratur (artiklar som är publicerade i vetenskapliga tidskrifter, eller arbeten som är av sådan kvalitet att de skulle kunna bli det). Syftet var att gå igenom relevanta forskningsresultat och med hjälp av dessa ge rekommendationer för bevarandearbetet med hotade groddjur, främst de som förekommer i Skåne. Detta innebar en genomgång av vilka faktorer som reglerar olika populationers täthet och arters förekomst. En viktig målsättning var också att se över hur bevarandearbetet bedrivs idag och om det finns möjligheter att samordna insatser inom olika åtgärdsprogram för hotade groddjur. Vidare var målsättningen att peka på kunskapsluckor som behöver fyllas för att vi skall kunna bedriva ett framgångsrikare bevarandearbete.

- Amfibier lever ofta i metapopulationer som kan variera naturligt i storlek mellan olika år. Däremot är det inget tvivel om att våra hotade groddjur har minskat till följd av människans aktiviteter. I Sverige kan vi idag inte knyta dessa minskningar till klimatförändringar eller nya sjukdomar, men till habitatförstöring, fragmentering (till följd av ökad trafik, odlad mark och intensivt skogsbruk) och i vissa fall även på grund av försämrad vattenkvalitet (eutrofiering eller försurning), vilket leder till utebliven reproduktion.

- Bevarandearbetet bör inriktas på att skapa samlingar av lekvatten i lämpliga landmiljöer. Men man måste identifiera baslokaler (vatten med stora populationer och god reproduktion), vilka är speciellt skyddsvärda. I stora vatten finns ofta många vuxna djur och därmed har dessa populationer goda förutsättningar att överleva på lång sikt.

- Om man inte har tillräckligt underlag för att bedöma hur stor en population minst bör vara för att överleva på lång sikt kan man tillämpa tumregeln 50/500, vilket innebär att bevarandearbetet bör inriktas på att en metapopulation skall kunna hysa minst 500 vuxna individer men aldrig mindre än 50. Detta kan bland annat ske genom att utgå från vattenarean i ett område eftersom det finns ett positivt samband mellan vattenarea och antalet vuxna djur. Dessa vatten bör finnas inom spridningsavstånd för arten och helst bör det vara max 500-1000 m mellan vattnen.

- Inavel kan vara ett problem för flera av våra arter (strandpadda, grönfläckig padda, lökgroda samt till viss del klockgroda) eftersom det finns flera populationer som är små och isolerade. Många av dessa har dessutom minskat kraftigt och sedan ökat igen utan inblandning av nytt genetiskt material (flaskhals). Utan genetiskt underlag är det därför inte möjligt att bedriva ett optimalt bevarandearbete. Metoder för att uppskatta genetisk variation hos amfibier finns, men i dagsläget inte för lökgroda och grönfläckig padda.

- Vid bevarandearbetet måste ökad hänsyn tas till landmiljön. Enbart skydd av dammar (biotopskydd) är inte tillräckligt eftersom arters försvinnande ofta beror på andra förändringar som är kopplade till brister i landmiljön. I landmiljön måste det finnas daguppehållsplatser, bra födotillgång, övervintringsmöjligheter och spridningsmöjligheter. Behoven varierar beroende på art, men de flesta arter gynnas i första hand av områden med naturbetesmarker, lövskog och i andra hand av områden med ekologiskt jordbruk (minskad användning

av bekämpningsmedel och större förekomst av föda i form av insekter). De flesta arterna missgynnas av intensivt odlade marker och barrskogsplanteringar. Det är inte meningsfullt att skapa nya eller att restaurera befintliga vatten om landmiljön är direkt olämplig.

- I lämpliga landmiljöer är det främst yngelöverlevnaden i lekvattnen som påverkar storleken på den vuxna populationen och därför också hur olika metapopulationer varierar i storlek. Variationer i yngelöverlevnad verkar till stor del bero på predation och konkurrens men det är också möjligt att bekämpningsmedel och närsalter (kväveföreningar) också direkt eller indirekt kan påverka yngelöverlevnaden.

- Generellt verkar urbaniserade områden (trafikerade vägar i närområdet, ca 500 m) samt intensivt odlade marker i närområdet vara negativt för de flesta arterna. Dessa områden har inga bra förutsättningar för amfibier på lång sikt. Genom att minimera riskerna för negativa effekter av närsalter och bekämpningsmedel i jordbruksområden, t.ex. genom att anlägga fungerande skyddszoner runt vattnen, kan man minska risken för att dessa populationer dör ut. Dessutom vet man oftast inte hur viktigt det genetiska materialet i dessa populationer är för artens överlevnad på sikt. Om man anser att det inte går att rädda populationen bör man överväga att flytta den för att bevara det genetiska materialet. Andra områden (som inte är exploaterade och som förväntas förbli så på lång sikt) bör prioriteras i första hand för mer omfattande bevarandearbete. Ett första steg i bedömningen av olika lekvattens isoleringsgrad och hot inom närmiljön (trafik och jordbruk) kan vara att göra analyser i GIS för att utvärdera närheten till närmsta lekvatten, hot i närmiljön och eventuella spridningshinder.

- I urbaniserade områden ökar också risken för kräft- och fiskinplanteringar. Fisk är ett problem för många arter (strandpadda möjligen ett undantag), och fiskinplanteringar kan dessutom gynna amfibiearter, som har negativa effekter på de mer hänsynskrävande amfibiearterna, genom konkurrens och predation (som t.ex. vanlig padda och ätlig groda). Vid restaureringar i urbaniserade områden bör därför vatten som är mer uttorkningsbenägna skapas för att missgynna fisk och kräftor.

- Tidigare erfarenheter av bevarandearbete tyder på att restaurering av befintliga vatten- och landmiljöer ger bra resultat och att spridning till nya områden på naturlig väg (eller introduktioner) tar längre tid, men resultaten varierar mellan olika arter. Vid uppstart av nya lokaler finns exempel på lyckade utsättningar (samt misslyckade) med såväl ägg, larver, småpaddor som vuxna djur. Från litteraturen går det inte ge några rekommendationer om val av utsättningsmaterial. Eftersom juveniler verkar spridningsbenägna kan de utsättningar som skett i Sverige med sämre resultat (t e x grönfläckig padda) bero på att för få djur satts ut, olämplig landmiljö i närområdet eller att djuren inte har de naturliga anpassningar som krävs för god överlevnad. För grönfläckig padda och strandpadda kan det finnas genetiska skillnader mellan populationer när det gäller salttolerans och lekperiod (strandpadda), vilket bör tas hänsyn till både vid uppfödning och vid utsättning. Om man ska göra utsättningar på lokaler med bräckt vatten bör genetiskt material ingå från populationer som anpassat sig till dessa miljöer.

- Brist på kunskap finns huvudsakligen vad gäller utbredning av större vattensalamander, ätlig groda och till viss del även klockgroda. För att bedöma populationsdynamik saknar vi grundläggande ekologiska data (demografi) för de flesta arter. Kunskapen är också bristfällig om var amfibier uppehåller sig under landlivet och deras känslighet för konstgödsel och

bekämpningsmedel. När det gäller lekvatten behöver vi mer information om hur bl.a. närsalter och bekämpningsmedel påverkar larvernas överlevnad. Vi saknar kunskap om den ätliga grodans påverkan på andra amfibiearter. Genetiskt underlag för att bedöma inavelsrisk saknas för de flesta arter och populationer.

- Tidigare erfarenheter av arbete med hotade groddjur visar att samordning, information och tillgänglighet är nyckelord för ett framgångsrikt bevarandearbete. Det är därför viktigt att man satsar på att all relevant data och information finns samlat på ett ställe och att denna information sprids till berörda parter. Målet bör vara att alla vet, oavsett om det är en kommun, privat markägare eller annan intresserad person/rörelse, var man vänder sig för att få råd och svar på sina frågor.

English Summary

There is convincing scientific evidence that amphibians are declining in distribution and numbers, both globally and locally. The aim of this literature review was to summarize the current knowledge of ecology and conservation of threatened and vulnerable species of amphibians occurring in Southern Sweden (Scania). The species of concern were Bufo viridis (the green toad), Bufo calamita (the natterjack toad), Pelobates fuscus (the spadefoot toad), Bombina bombina (the fire bellied-toad), Rana dalmatina (the agile frog), Hyla arborea (the European green tree frog) and Triturus cristatus (the great crested newt). The results presented in this report are based on information found in papers published in scientific journals or in other reports of good scientific quality. Specifically we searched databases in order to find information about the factors that may regulate the populations of the species of concern. With this information the aim was to evaluate the ongoing conservation work with these species in Scania and to provide guidelines, based on scientific evidence, to improve this work. Moreover, the aim was also to come up with suggestions on how to co-ordinate the work with the different species. Finally, we identified gaps in the knowledge that need to be filled to facilitate future conservation work with these vulnerable amphibians.

- Amphibians typically live in metapopulations and the population sizes often vary between years due to natural causes (fish invasions, draught etc). Nevertheless, there is convincing evidence that the amphibian populations in Sweden have declined due to anthropogenic causes. Today, there is no support for these declines being due to "new" diseases or associated with climate change, rather they are a result of habitat destruction, fragmentation (roads, arable land and intense forestry) and in some cases poor water quality (eutrophication, acidification), ultimately having negative effects on reproduction.

- Conservation efforts should aim at creating clusters of breeding ponds in suitable terrestrial habitats. It is important to identify source ponds, i.e. ponds supporting large reproducing populations, and these ponds must be protected. Large ponds often contain large populations of breeding adults and these ponds have a higher probability for long-term persistence compared to smaller ponds.

- When it is not possible to estimate the minimum viable population size using models, the "rule of thumb" should be to have metapopulations of at least 500 adults (long-term) and the populations should never be less than 50 adults (short-term). One way to estimate the potential population size in an area is to use the area of the breeding ponds. For many of the species of concern in this review there is a positive correlation between the number of calling males and the area of the wetland. These wetlands should be within dispersal range for the species in focus; in most cases this distance should not exceed 500-1000 m.

- Inbreeding depression is a potential threat to some populations of the natterjack toad, the green toad, the spadefoot toad and to some extent also to the fire-bellied toad. This is because there are several small and isolated populations, but also because some populations have recovered following a "bottle-neck". Without information on population genetics (e.g. heterozygocity) it is not possible to give correct guidelines on how to conserve specific populations. Presently there are methods available, however, not for the green toad or the spadefoot toad.

- In all conservation plans it is important to consider the suitability of the terrestrial environment for a species. Even though wetlands in Sweden are "protected" from filling or destruction the disappearance of species and populations from areas is often linked to degradation of the terrestrial environment. Apart from a suitable breeding habitat, amphibians in a metapopulation need to disperse between different habitats for feeding, breeding and hibernation. The terrestrial habitat requirements differ between species, but most species are favoured by pasture and deciduous forests close to their breeding ponds (within 500 m). Amphibians are predicted to do better in arable land with organic farms than in areas with farms using pesticides and commercial fertilisers. Nevertheless, most species are negatively affected in areas with intense farming, but also in areas with intense forestry (coniferous trees). It is not advisable to create more wetlands and/or restore wetlands for amphibians if the terrestrial environment close to the breeding ponds is unsuitable.

- In areas where the terrestrial habitat is good, reproductive success (the number of froglets produced in the wetlands) determines the size of the breeding population and variations in reproductive success may cause population fluctuations. Reproductive success is often dependent on the intensity of predation and competition during the larval stage, but it is also possible that pesticides and eutrophication (ammonia, nitrite and nitrate) directly and indirectly reduce larval survival.

- In general, urbanized areas (high road traffic load and/or large areas with intense farming within 500 m from the metapopulation) are not suitable for any species, and such areas cannot provide conditions for long-term survival of a population. It should, however, be possible to reduce the negative effects of pesticides and nutrients on amphibian reproduction by buffer zones around the wetlands. In populations that most likely will go extinct in the long-term it may be necessary to move individuals if the genetic material is important for the overall survival of the species. In contrast, other areas (not urbanized and expected to be pristine in the long-term) should be given the highest priority when it comes to conservation of amphibians and their habitats. GIS can be used as a first step to evaluate the quality of the habitat close to the breeding ponds and the potential threat to a population in terms of fragmentation and heavy adult mortality (e.g. due to high road traffic intensity and large areas of intense farming).

- In highly populated areas the risk of fish and/or crayfish introductions to breeding habitats is high. Predatory fish in particular is a threat to many species (the natterjack toad being a possible exception) and fish introductions may also facilitate the spread of other less susceptible, but common, species of amphibians (e.g. the edible frog and the common toad). These species may have negative effects on the more vulnerable species through predation and competition. When restoring wetlands in highly populated areas it is recommended that these ponds should be temporary and therefore unsuitable for fish and crayfish.

- Previous experiences with the conservation of these amphibian species indicate that restoration of wetlands and nearby terrestrial habitats are most successful if a species is still in the area. If new wetlands are created it takes longer time for colonisation and population increase, compared to when wetlands with existing, although small, populations are restored. There are, however, significant differences between species depending on site fidelity and dispersal ability. There are several examples of efforts to establish populations in new areas. Based on the literature there have been both successful and unsuccessful projects and different stocking methods (eggs, larvae, froglets or adults), but there is no consensus of which method to recommend.

It should be stressed, however, that since froglets seem to be particularly prone to disperse in most species, and this could explain some of the failures with green toad stockings in Sweden. Possibly because the number of toadlets stocked have been too small, the terrestrial habitat near the release point have been unsuitable or the toadlets from the captive breeding program do not have the appropriate behaviours needed for good survival. For the green toad and the natterjack toad there could be local adaptations to salinity tolerance. For the natterjack toad breeding time of the year may be genetically fixed (early spring or summer). It is therefore recommended that the stocking material aimed for areas with brackish water should originate from populations adapted to such conditions.

- Lack of knowledge has been identified in several areas, knowledge that is important to improve the conservation work with amphibians. These include the distribution of the great crested newt, the edible frog and to some extent also for the fire-bellied toad. Furthermore, we need more basic information of the ecology (demography) of most species in order to understand their population dynamics. There is not much information on amphibian behaviour and survival during the terrestrial stage. Their sensitivity to commercial fertilizers and pesticides is not well known. Reproduction could potentially also be negatively affected by nutrients and pesticides, but if pollutants may influence reproductive success needs to be studied. The edible frog may potentially have negative effects on reproductive success in other species through predation and competition, but this has not been investigated. Finally, we lack information on genetics and the potential for inbreeding in most species and populations.

- To be successful in conservation of endangered amphibians there are at least three key-words, co-ordination, information and availability. It is therefore important that information on amphibian distribution and habitat requirements are stored in *one* data base. This information should be available to anyone involved or interested in amphibian conservation. The aim should be to have this information accessible to municipals, private landowners and the public, and it should be clear whom to contact to get further information and answers to questions related to amphibians.

Bakgrund

Hotade amfibier – globalt och i Sverige

Omkring 1990 började forskare på allvar diskutera om det fanns en global minskning av amfibier. Detta beskrivs i en klassisk artikel i tidskriften ”Science” av Barinaga (1990) *”Where have all the froggies gone?”* med underrubriken *”it has taken a decade, but herpetologists are hopping up and down about declining amphibian populations”*. Allt sedan dess har diskussionerna varit livliga inte minst i den vetenskapliga världen, där man först diskuterade om minskningarna var verkliga eller enbart var naturlig variation. Nu har vi bättre vetenskapliga bevis för många nedgångar på såväl global som lokal nivå. Om vi utgår från artikeln av Stuart m.fl. (2004), som var den första undersökningen som hade ett globalt perspektiv och ett tillräckligt stort underlag för att kunna göra bedömningar, kom man fram till att:

- Amfiber är mer hotade än fåglar och däggdjur (32,5% av amfibiearterna är rödlistade)
- 2 468 amfibiearter (43,2 %) minskar på något sätt
- 427 amfibiearter (7,4 %) är akut hotade
- Förlust av habitat och överutnyttjande (konsumtion) var de största anledningarna till minskning.
- I nästa vartannat fall (48 %) kunde man inte förklara vad minskningen berodde på

En senare genomgång har visat att var tredje av 5 743 kända arter är hotade och att minst nio (kanske 122) har dött ut sedan 1980 (Mendelson III m.fl. 2006). Det har framförts flera hypoteser om nedgångar, både på lokal och på global nivå. Collins och Stofer (2003) gick genom litteraturen och har sammanställt sex stora hypoteser, som kan vara troliga förklaringar till den globala minskningen av amfibier:

1. *Introduktion av främmande arter*: påverkar genom förändrade konkurrens- och predationsförhållanden, introducering av nya sjukdomar och hybridisering
2. *Överexploatering*: att man fångar arter för konsumtion
3. *Förändring av markanvändning*: organismer dör, habitat förstörs, vandringsvägar blockeras
4. *Globala förändringar*: uppvärmning, ökad UV-strålning
5. *Ökad användning av bekämpningsmedel*: syntetiska organiska ämnen, giftiga ämnen (bekämpningsmedel). Kan störa genom direkta dödliga effekter eller indirekt genom t.ex. störd reproduktion
6. *Sjukdomar*: svampsjukdomar (*Batrachochytrium dendrobatidis*) och virussjukdomar (ranavirus)

Minskningen av amfibiers utbredning och populationsstorlek är också ett faktum i Sverige. I Skåne förekommer alla Sveriges arter utom gölgrodan. Av de 12 arter som förekommer i Skåne bedöms sju arter vara hotade och/eller har ett nationellt och Europeiskt bevarandevärde (grönfläckig padda, strandpadda, långbensgroda, lövgroda, klockgroda, lökgroda samt större vattensalamander). Förutom lövgrodan är sex av dessa arter aktuella för åtgärdsprogram.

Forskning och bevarandearbete

Även om det bedrivs omfattande bevarandearbete med amfibier är tillgången på vetenskapliga råd ofta bristfällig (Griffiths 2004, Foster och Beebee 2004). Detta kan ofta bero på att mycket av den forskning som publiceras inte är direkt tillämpbar, men resultaten i sig kan vara väldigt viktiga om de sätts in i ett bevarandeperspektiv. Amfibier är en hotad djurgrupp i stora delar av världen och samtidigt intressanta ur grundforskningssynvinkel (larvstadierna låter sig hållas i mindre experimentella enheter och det är relativt enkelt att genomföra vetenskapliga undersökningar med dem). Det finns trots allt en hel del forskningsprojekt och studier inriktade på bevarandearbete med amfibier. Det är viktigt att försöka tolka resultaten av dagens grundforskning så att man kan använda dessa för att bedriva ett effektivt bevarandearbete i ett längre perspektiv. Dessutom är de publicerade studierna med inriktning på bevarandearbete i regel inte tillgängliga utanför forskarvärlden och det tar därför ganska lång tid innan forskningsresultaten når ut till verksamhetsutövarna.

Samtidigt kan det vara svårt att utvärdera projekt som bedrivs utanför forskningen, eftersom det inte, av naturliga skäl, finns resurser till att bedriva vetenskapliga undersökningar, eller utvärdera genomförda bevarandeåtgärder på ett vetenskapligt sätt (Strofer 2003, Sutherland m.fl. 2004).

Målsättning, syfte och upplägg

I denna studie är syftet att få fram information som kan leda till ett bättre bevarandearbete med följande arter (hotkategori inom parentes enligt rödlistan 2005):

- Grönfläckig padda, *Bufo viridis* (Akut hotad - CR)
- Strandpadda, *Bufo calamita* (Starkt hotad - EN)
- Lökgroda, *Pelobates fuscus* (Missgynnad - NT)
- Klockgroda, *Bombina bombina* (Missgynnad - NT)
- Långbensgroda, *Rana dalmatina* (Sårbar - VU)
- Lövgroda, *Hyla arborea* (Livskraftig - LC)
- Större vattensalamander, *Triturus cristatus* (Livskraftig - LC)

Denna sammanställning grundar sig på en genomgång av relevant vetenskaplig litteratur (artiklar som är publicerade i vetenskapliga tidskrifter, eller arbeten som är av sådan kvalitet att de skulle kunna bli det). Vi har gjort sökningar i den största databasen för vetenskaplig litteratur (BIOSIS). Den första sökningen som gjordes var med nyckelorden ”amphibians and conservation” (åren 1997-2007). Detta material användes sedan för att leta upp äldre artiklar av intresse. Vidare användes nyckelorden ”*Bufo viridis*”, ”*Bufo calamita*”, ”*Pelobates fuscus*”, ”*Rana dalmatina*”, ”*Bombina bombina*”, ”*Hyla arborea*”, ”*Triturus cristatus*” och *”Rana esculenta”*. Sökning skedde även på ”amphibians and predation”, ”amphibians and competition”, ”amphibians and feeding”, ”amphibians and diseases”, ”amphibians and genetics”, ”amphibians and habitat”, ”amphibians and hibernation”, ”amphibians and migration”, ”amphibians and global warming”, ”amphibians and pollution”, ”amphibians and eutrophication” och ”amphibians and salinity”. När vi inte hittat någon vetenskaplig information vid sökningarna har i förekommande fall även sökningar skett på “google” på motsvarande sätt (även på svenska). Vi har också använt oss av annan litteratur

som vi känt till sedan tidigare, t.ex. examensarbeten, äldre vetenskapliga artiklar (före 1997), utvärderingar av åtgärdsprogram, åtgärdsprogram och andra rapporter. Gemensam nämnare har alltid varit att informationen skall vara tillförlitlig och baserad på observationer och/eller undersökningar av god kvalitet. Naturligtvis kan det finnas information som vi inte hittat som kan vara av värde, inte minst i äldre litteratur och i tidsskrifter på andra språk än engelska.

Syftet var att gå igenom relevanta forskningsresultat och med hjälp av dessa ge rekommendationer för bevarandearbetet med hotade groddjur, främst de som förekommer i Skåne. Detta innebar en genomgång av vilka faktorer som reglerar olika populationers täthet och arters förekomst. En viktig målsättning var också att se över hur bevarandearbetet bedrivs idag och om det finns möjligheter att samordna insatser inom olika åtgärdsprogram för hotade groddjur. Vidare var målsättningen att peka på luckor som finns i forskningen som behöver fyllas för att vi skall kunna bedriva ett framgångsrikare bevarandearbete.

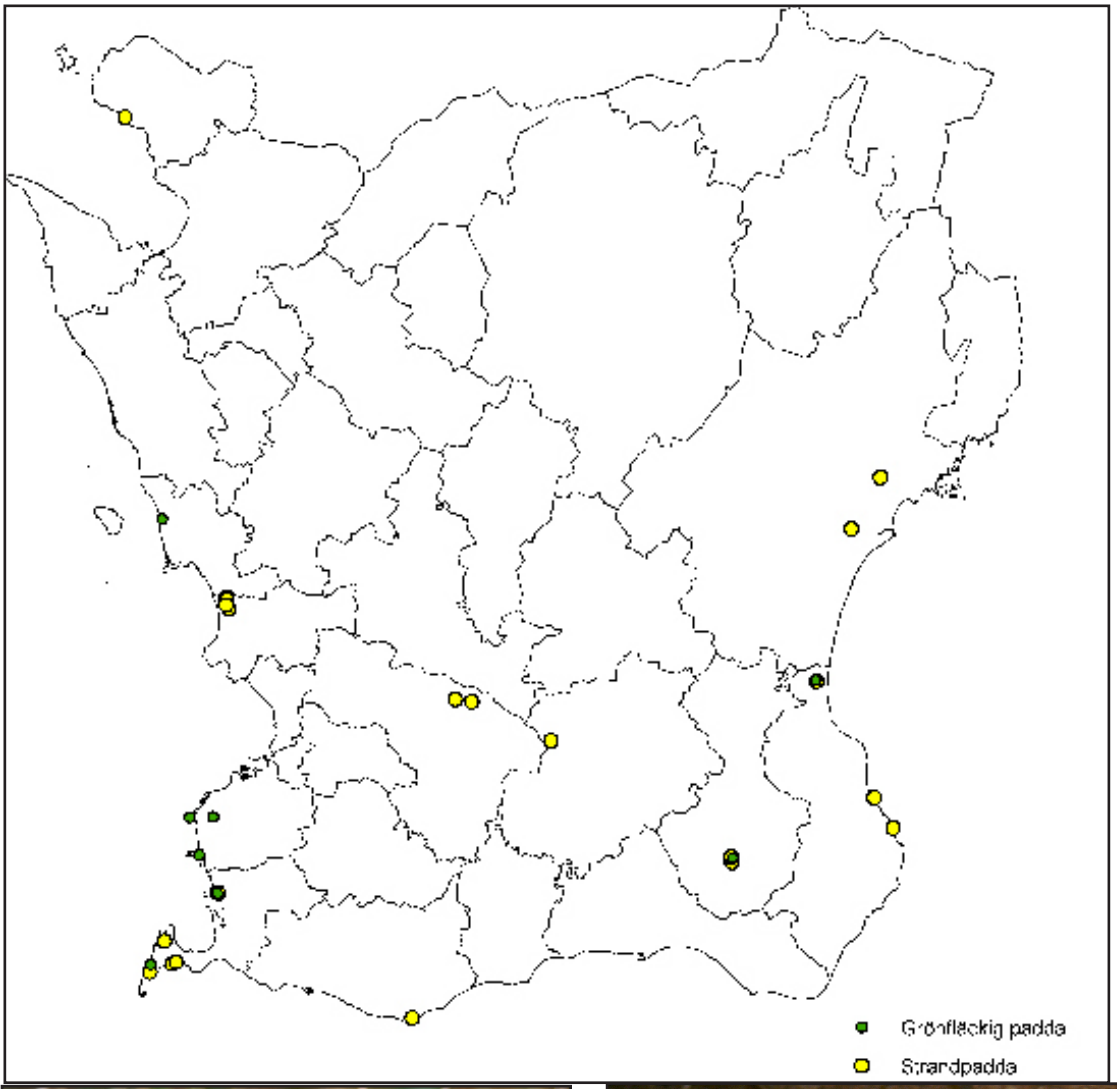
Viktiga faktorer som diskuteras i sammanställningen är:

- **Habitatkrav**: t.ex. övervintring, furagering, reproduktion, spridning och effekter av fragmentering av landmiljön
- **Genetik –** hur kan inavel undvikas? Metoder för bedömning?
- **Predation** – vilka har dokumenterade effekter? Hur kan effekten av dessa predatorer begränsas? För vilka saknas det underlag för att göra bedömningar?
- **Konkurrens** – vad lever amfibierna huvudsakligen av? Vilka arter konkurrerar om föda och/eller utrymme (t.ex. ätlig groda)? Hur kan effekten av dessa konkurrenter begränsas? För vilka saknas det underlag för att göra bedömningar?
- **Vattenkvalitet** - Ta reda på vad som är känt vad gäller krav på vattenkvalitet (t.ex. närsalter, försurning, salinitetstolerans och organiska miljögifter/bekämpningsmedel). Även de landlevande stadiernas känslighet för miljögifter/bekämpningsmedel ska sammanställas. Eventuella kopplingar till klimatförändringar.
- **Sjukdomar –** aktuella hot? Eventuella kopplingar till klimatförändringar.
- **Tidigare erfarenheter med bevarandearbete**: vad lyckas/lyckas inte?
- **Syntes**: slutsatser för bevarandearbetet med Skånes hotade amfibier och behov av ny kunskap

Nuvarande utbredning av hotade amfibier i Skåne

Grönfläckig padda och Strandpadda

Grönfläckig padda finns i Skåne, Blekinge, på Gotland och på Öland (Wirén, under bearbetning). I Skåne finns den på ca 10 lokaler (Figur 1). Strandpadda finns i Skåne, Bohuslän, Halland och Blekinge (Artportalen 2008-01-10). I Skåne finns den på ca 40 lokaler (Figur 1).



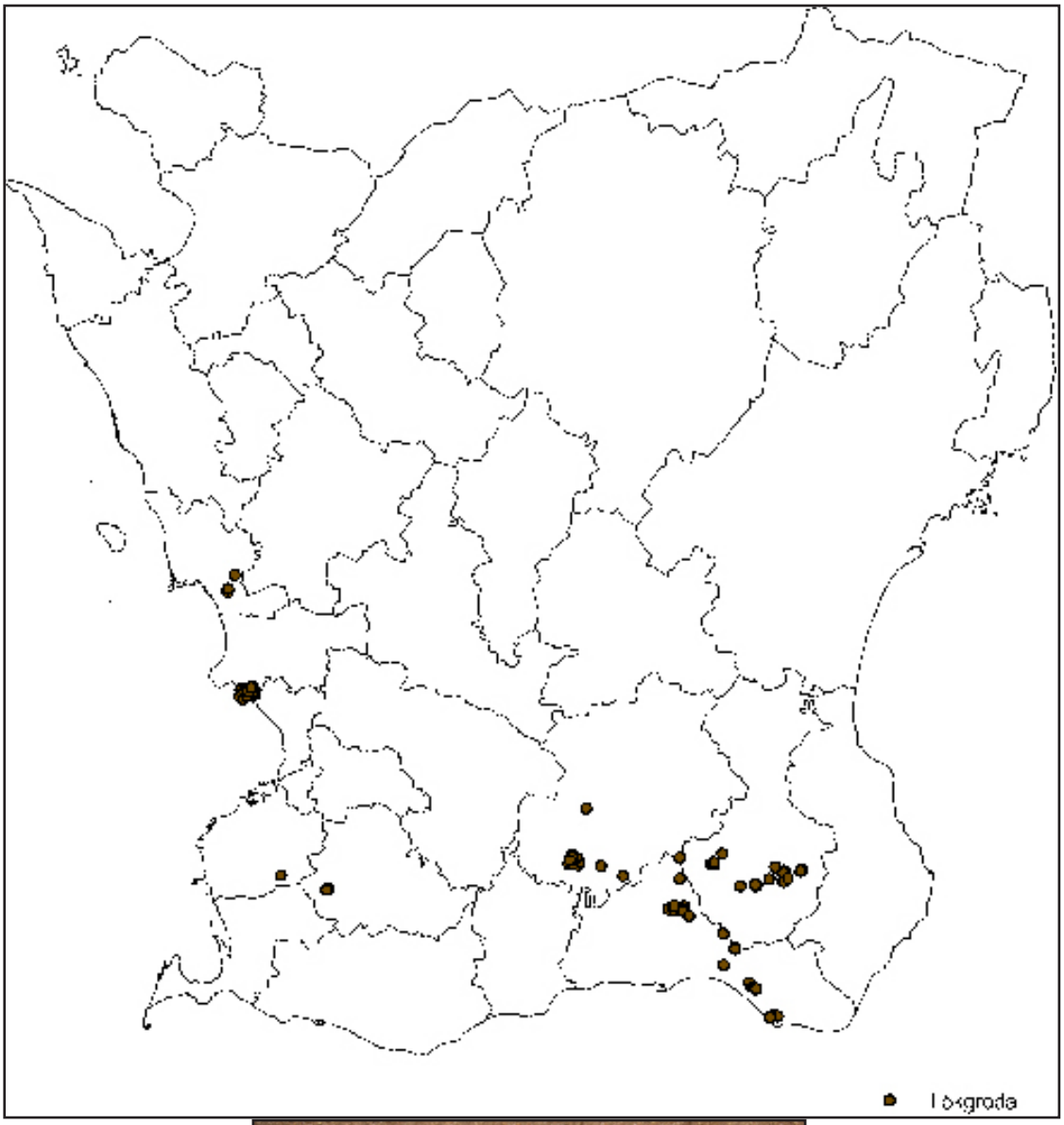
Grönfläckig padda

Strandpadda

Figur 1. Utbredning av grönfläckig padda och strandpadda i Skåne. Data för grönfläckig padda baseras på uppgifter från 2007 (Wirén, under bearbetning) och data på strandpadda baseras på uppgifter från Jan Pröjts (Artportalen 2008-01-10).

Lökgroda

I Sverige finns lökgrodan enbart i Skåne. Den finns på ca 90 lokaler (Figur 2).

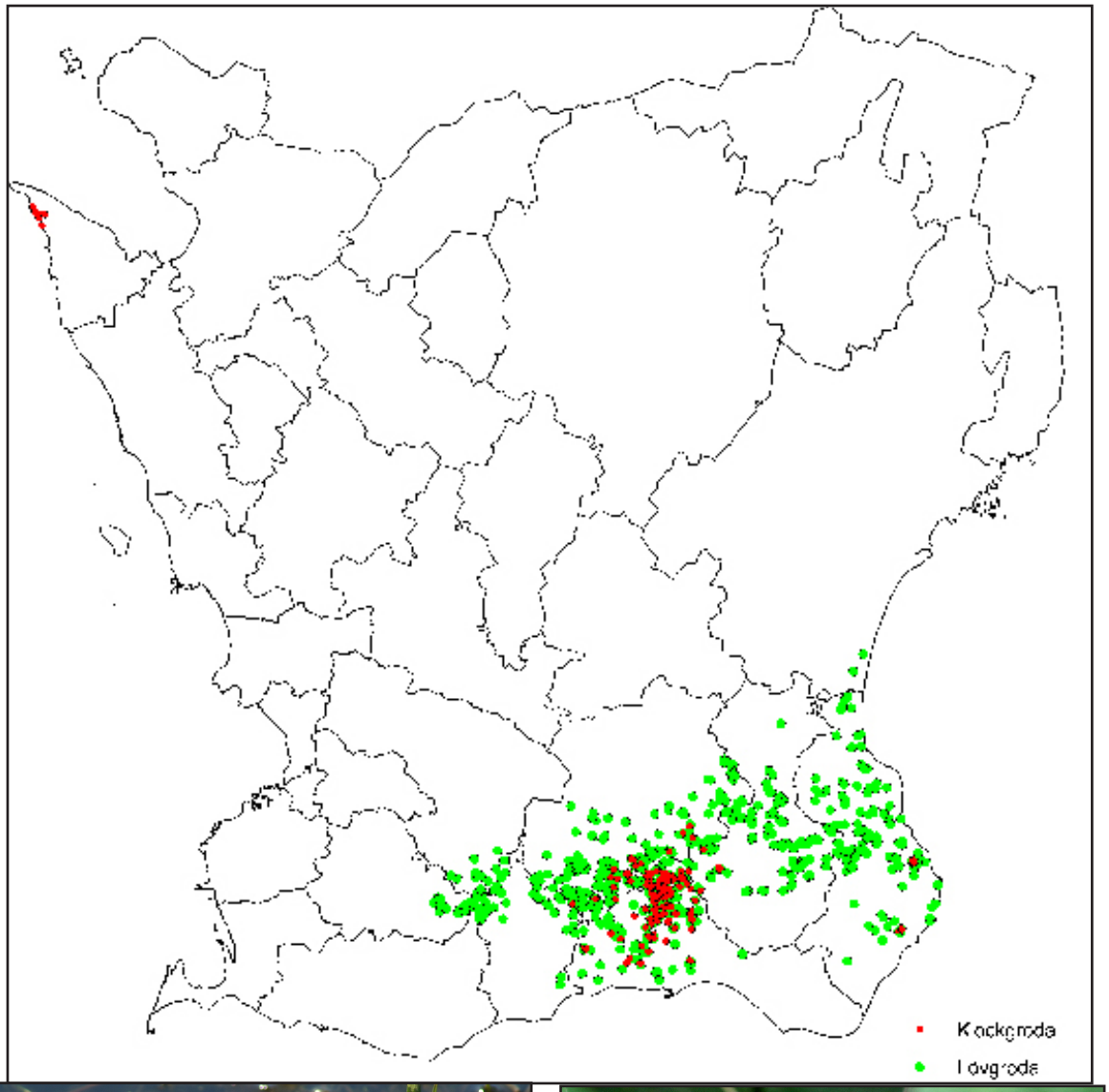


Lökgroda

Figur 2. Utbredning av lökgroda i Skåne. Data baseras på inventeringar gjorda 2004 samt en del observationer gjorda mellan 2005 och 2007.

Klockgroda och Lövgroda

Klockgrodan finns på ca 300 lokaler i Skåne (Nyström och Stenberg, i tryck, Figur 3). Lövgroda fanns 2004 på 793 lokaler i Skåne och är inte längre med på den svenska rödlistan (Nyström och Stenberg 2007, Figur 3).



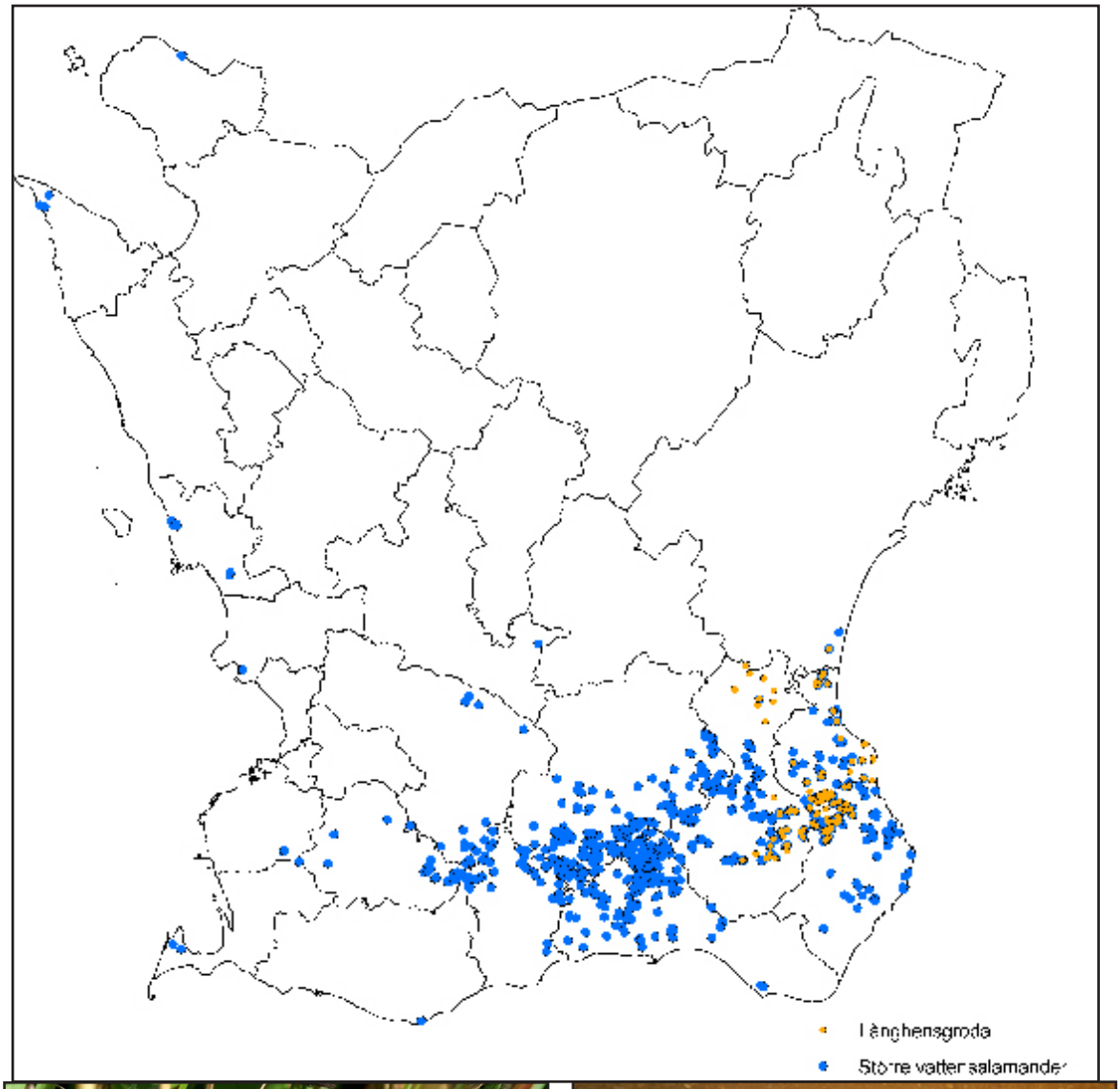
Klockgroda

Lövgroda

Figur 3. Utbredning av klockgroda och lövgroda i Skåne. Data för klockgroda baseras på Boris Berglunds inventeringar 2003-2005 samt observationer under 2007 (Nyström och Stenberg, i tryck). Data för lövgroda baseras på Boris Berglunds inventeringar fram till 2004 (Nyström och Stenberg 2007).

Långbensgroda och Större vattensalamander

Långbensgrodan finns i Skåne, Blekinge, Småland och på Öland. I Skåne finns den på ca 140 lokaler (Figur 4). Den större vattensalamandern finns på 799 kända lokaler i Skåne. Den totala utbredningen i Skåne är däremot inte känd eftersom den inte har inventerats (Figur 4).



Långbensgroda

Större vattensalamander

Figur 4. Känd utbredning av långbensgroda och större vattensalamander i Skåne. Data baseras på uppgifter från Länsstyrelsen i Skåne (2005-02-17).

Populationsdynamik och bevarandearbete

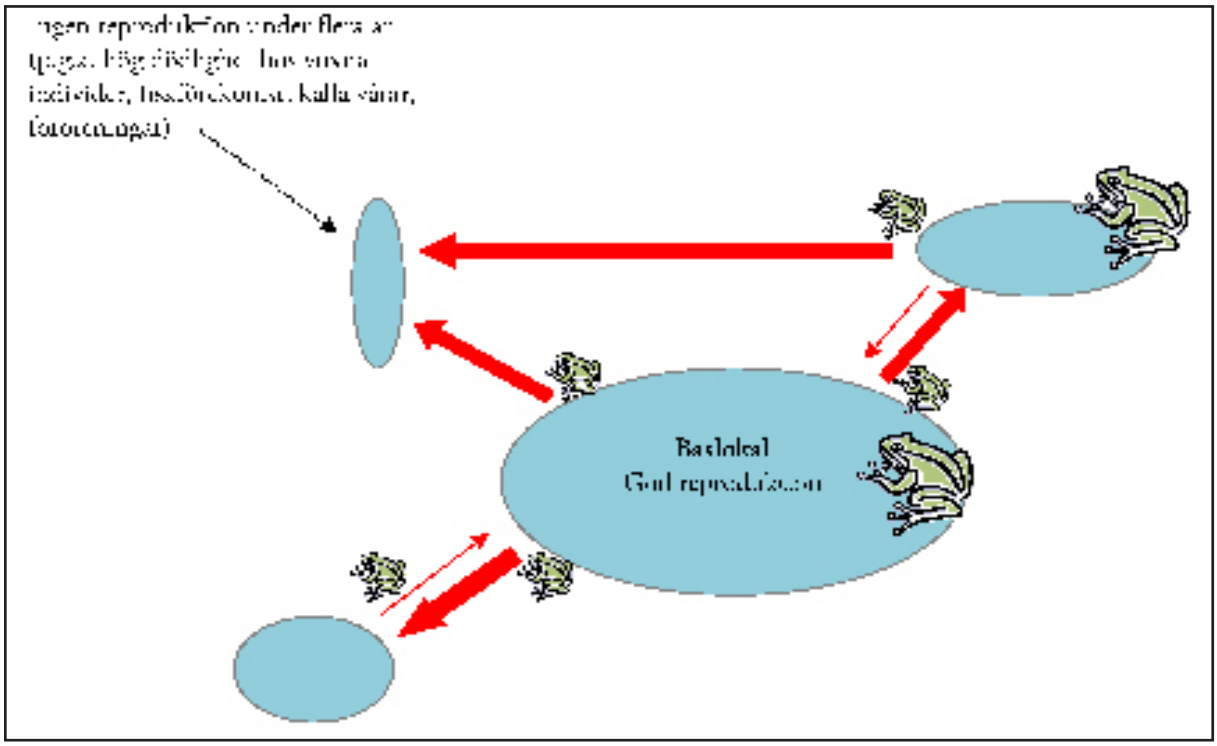
Målsättningen vid bevarandearbetet med hotade arter är att få populationer att öka i storlek eller sprida sig, men vad är det som reglerar olika amfibiepopulationer? För att kunna sätta in rätt åtgärder måste vi veta om populationer verkligen minskar till följd av förändringar i miljön (ofta orsakade av människan) eller om det rör sig om naturliga variationer till följd av t.ex. variation i lokalklimat eller predationstryck mellan olika år (Pechman och Wilbur 1994). Frågan är inte enkel att besvara, och att ge ett generellt svar när man studerar den vetenskapliga litteraturen är inte möjligt. Inte heller räcker det med att ställa sig frågan vad som reglerar populationen av en viss art. Man bör snarare ställa sig frågan; vad är det som reglerar populationstätheten av just den här arten i just den här miljön? Hur ser den naturliga utvecklingen av just den här populationen ut över flera årtionden? Oavsett vad, finns det flera studier som tyder på att när *landmiljön* är lämplig för amfibier påverkas ofta storleken på den vuxna populationen av hur många yngel som överlevt till metamorfos några år tidigare (Marsh och Trenham 2001). Därmed kan populationsstorleken (vilket man ofta mäter som antalet spelande hanar, antal romklumpar eller äggsträngar) variera mellan år. Att yngelöverlevnad kan variera mellan år kan bland annat bero på fiskförekomst, uttorkning av lekvatten och/eller sjukdomar (Beebee m.fl. 1996, Friedl och Klump 1997, Loman 2002, Petranka m.fl. 2007). Det finns även studier som visar att överlevnad till metamorfos kan påverkas av yngeltätheten (t.ex. konkurrens om föda, Reading och Clarke 1999), vilket innebär att när det läggs många ägg (antalet vuxna djur är stort) blir yngelöverlevnaden låg, vilket påverkar storleken på den vuxna populationen något år senare (Meyer m.fl. 1998, Hels 2002, Pellet m.fl. 2006a). På så vis kan vi få naturliga populationsfluktuationer som man sett t.ex. hos den större vattensalamandern och kan variera med ca 25 % från år till år (Karlsson m.fl. 2007).

När det gäller amfibier verkar det vara komplicerat att svara på frågan om vad som påverkar populationstätheter eftersom de har ett liv som larv i vattnet (de flesta amfibier; alla arter i Sverige), ett liv som juvenil på land och ett liv som vuxen där de sedan återgår till att leka i ett vatten, kanske under flera år. Överlevnad och tillväxt under larvstadiet kan exempelvis påverka såväl överlevnad som tillväxt under den landlevande fasen (se avsnitten predation och konkurrens). Det krävs ganska långa tidsserier av inventeringar av populationstätheter (ofta minst 20 år) för att man skall kunna separera naturliga fluktuationer från verkliga minskningar. Ett bra underlag kräver att man vet såväl tätheten på den vuxna populationen som reproduktionsframgången i vattenmiljön och sådana tidsserier är ovanliga. Ytterligare en komplicerande faktor är att många amfibiepopulationer inte lever i total isolering (vid *ett* lekvatten och i *en* landmiljö) utan en population består ofta av flera lekvatten med omgivande landmiljöer som djuren flyttar sig mellan. Detta kallar man ofta att de lever i metapopulationer.

Metapopulationer

En metapopulation utnyttjar ett antal lekvatten och landområden inom spridningsavstånd för arten och populationen överlever genom spridning och kolonisering av dessa lekvatten (Figur 5). Ibland försvinner en art från ett vatten, t.ex. för att fisk kommit in men det kan återkoloniseras när fisken försvunnit (p.g.a. syrebrist eller uttorkning) En *förutsättning* är naturligtvis att det finns djur som kan spridas dit från närliggande områden. Om en art finns inom ett område är det ofta inte slumpen som påverkar om arten finns i ett specifikt vatten, utan det beror snarare på försämringar orsakade av främst mänskliga aktiviteter. Detta kan vara faktorer som påverkar

både överlevnad och reproduktion i vattenmiljön och överlevnad och spridningsmöjligheter på land (Marsh och Trenham 2001). Detta faktum har stor betydelse för bevarandearbetet med hotade arter. Om värdefulla populationer blir isolerade i områden som har olämplig landmiljö för spridning av arten, kan även introduktioner eller förflyttningar bli nödvändiga för att förstärka populationer. Vidare varierar spridningsförmågan för olika amfibiearter, vilket man också måste ta hänsyn till, liksom tätheten av leklokaler. Amfibier kan kolonisera fler vatten om dessa ligger nära varandra än vad de kan om det är längre avstånd mellan dem (Marsh 2001).



Figur 5. Många amfibier lever i metapopulationer. Dessa består av ett antal lekvatten inom spridningsavstånd. En del småpopulationer försvinner (streckad pil), men lekvattnet kan koloniseras igen om det finns en baslokal med god reproduktion med många *juveniler* som kan sprida sig.

Enligt Compton m.fl. (2007) kan amfibiers populationsdynamik bäst beskrivas genom ekologiska studier (av överlevnad och spridning) i:

1) Lekvattnet (reproduktion)

2) Lekvattnet med närområde (där populationen födosöker)

3) Närliggande lekvatten inom spridningsavstånd för en arten och dess närområde

4) En samling av lekvatten med mellanliggande landområden (metapopulation)

I en metapopulation är inte alla lekvatten lika viktiga. Baslokaler med god reproduktion och en konstant produktion av nya individer bör finnas och bevaras eftersom spridning av populationer ofta sker via juveniler (Marsh och Trenham 2001). Faktorer som påverkar såväl reproduktion (t.ex. vattenkvalitet, genetiska förutsättningar) som spridningsmöjligheter (t.ex. vandringshinder som vägar) och överlevnad i landmiljön måste därför tas med i beräkningarna när man skall bedöma en populations möjligheter till överlevnad på lång sikt (Pope m.fl. 2000, Trombulak och Frissell 2000, Cushman 2006). I Danmark verkade en metapopulation av lökgroda vara reglerad under larvstadiet i vissa vatten där det fanns många vuxna individer och därmed många ägg som

lagts (konkurrens om föda), medan minskningen i andra vatten berodde på att andelen vuxna individer minskat, t.ex. till följd av trafikdödlighet (Hels 2002).

Sammanfattningsvis visar den vetenskapliga litteraturen att det är viktigt att vi förstår de processer som påverkar olika arters och populationers överlevnad i lekvattnet, närområdet och inom metapopulationen för att vi skall kunna bedriva ett långsiktigt och framgångsrikt bevarandearbete. För amfibier som lever i metapopulationer är det avgörande att det finns bra spridningsmöjligheter, annars riskerar även relativt stora men isolerade populationer att dö ut av en ren slump i ett längre tidsperspektiv. Denna genomgång kommer att inriktas på att utreda de faktorer som påverkar främst de hotade groddjurens spridning, förekomst eller reproduktion under olika livsstadier i olika miljöer.

Landmiljön

Landmiljöns betydelse för amfibiepopulationers överlevnad och spridningsförmåga har i många avseenden försummats vid bevarandearbetet. Detta kan bero bland annat på att amfibier på land är betydligt svårare att studera än larvstadierna i vattnet. Man kan grovt dela upp landlivet i olika faser; övervintring, lekvandring, metamorfos, födosök och förberedelser för övervintring (vandring).

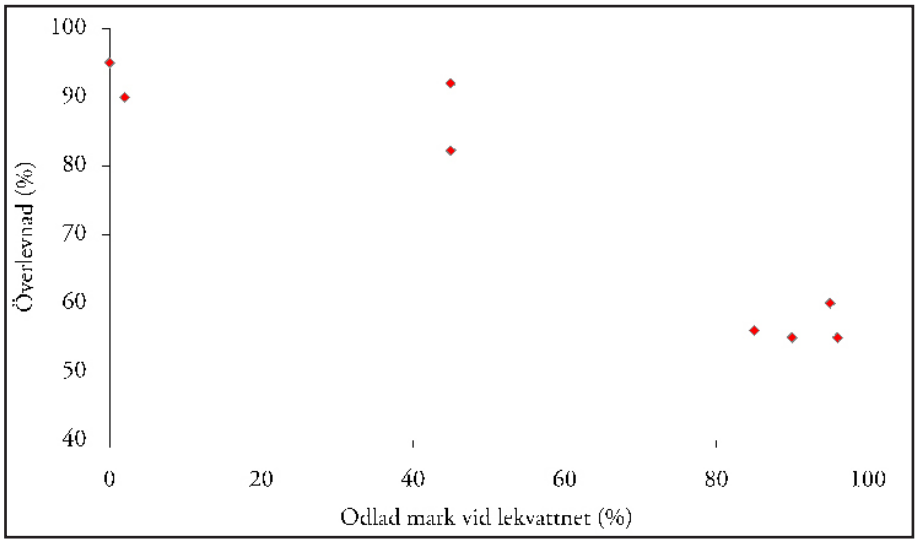
Överlevnad

Landmiljön nära ett vatten påverkar förekomsten av amfibier. Ofta beror avsaknaden av en art i ett lekvatten på att omgivande landmiljö innebär stor dödlighet under landlivet, avsaknad av föda eller förekomst av spridningshinder. Detta är typiskt för urbaniserade områden eller områden i jordbruksbygd (Figur 6).

Figur 6. Till vänster: leklokal (65-028, Sjöbo kommun) för lövgroda, lökgroda och större vattensalamander i Frihultsområdet. Trots att lekvattnet ligger i ett odlat landskap finns goda övervintringsmöjligheter för amfibier strax intill vattnet (stenhögar) och i åkerholmen ca 50 m ifrån. Till Höger: märgelgrav belägen direkt i åkerlandskapet (86-026, Landskrona kommun). Detta är en typisk märgelgrav i det uppodlade skånska landskapet där övervintringsmöjligheterna och födotillgången för groddjur är väldigt begränsad

I andra områden med goda förutsättningar för bra överlevnad hos vuxna individer kan överlevnaden ändå vara kring 30-50 % per år (hos vanlig groda: Elmberg 1988, Loman 1994). I dessa fall är det ofta yngelöverlevnad som är den faktor som bestämmer storleken på den vuxna populationen (Loman 2002). Motsvarande siffror för överlevnad hos vuxna lövgrodor är 37 %

för hanar och 20 % per år för honor (Friedl m.fl. 1997). Den årliga överlevnaden för könsmogna grönfläckiga paddor i Limhamns kalkbrott är ca 50 % för hanar och 35 % för honor (Wirén, i tryck). För strandpaddan i en isolerad park i Frankrike var den adulta överlevnaden ca 50 % (Husté m.fl. 2006). Världsrekord (?) i överlevnad hos vuxna individer har man noterat för klockgrodan i Danmark, men att överlevanden var starkt kopplad till andelen odlad mark vid lekvattnen. När andelen odlad mark var låg (< 45 %) var överlevnaden kring 90 % per år, medan den var kring 60 % när andelen odlad mark var 80-94% (Briggs 1995, Figur 7). Överlevnaden för klockgroda i Danmark har i en annan studie visats variera mellan 43 % och 94 % (Briggs och Damm 2004). Trots dessa skillnader kan bestånden fortleva i mer odlade områden om yngelöverlevnaden och tillväxten på yngelstadiet är god. I de fall då reproduktionen för isolerade populationer i jordbruksmiljö däremot slås ut under flera år (p.g.a. ogynnsamt klimat och/eller förorening) kan populationens överlevnad vara hotad. När det gäller långbensgroda finns studier i Danmark (Thurø) som visar att den årliga överlevnaden fram till könsmognad var 32 % (Riis 1995) och för lökgroda 31 % för könsmogna individer (Hels 2002). Den årliga överlevnaden på land var 43 % för ätlig groda i Mellaneuropa, men enligt Vahl (1995) är överlevanden i Danmark och Sverige lägre beroende på klimatet (t.ex. kalla somrar och vintrar). För större vattensalamander verkar den årliga överlevnaden för adulter i genomsnitt vara 66 % men kan variera mellan 48 % och 78 % (se Karlsson m.fl. 2007 och referenser häri). En slutsats är att om landmiljön är lämplig och ger god överlevnad för både vuxna och juveniler kan populationsstorleken ökas genom att förbättra lekmiljöerna.



Figur 7. Årlig överlevnad av vuxna klockgrodor på några danska lokaler med varierande grad av uppodlad mark vid lekvattnet. Omarbetad efter Briggs (1995).

Övervintring

De flesta av våra amfibier antas övervintra på land men det finns arter som möjligen också kan övervintra i vattnet. Baserat på litteraturen kan vi förvänta oss att de vuxna amfibierna inte flyttar sig längre från lekvattnet än de behöver för att övervintra. Detta eftersom man sett att många arter till stor del återkommer till samma lekvatten (se avsnitt spridning och uppehållsområde), eller i en del fall då det ligger flera dammar intill varandra, samma område för att leka. Exempelvis flyttade sig strandpaddan inte längre än drygt 100 m i genomsnitt för att övervintra i Frankrike (Husté m.fl. 2006). I Schweiz verkade lövgrodor övervintra i närmsta lövskogsområde ca 600 m från lekvattnet (Pellet m.fl. 2006b).

Det är sannolikt att övervintring i Sverige i huvudsak sker på land. Ett problem med övervintring i vatten är att det i vissa småvatten kan uppstå syrgasbrist under isen, vilket man sett kan leda till dödlighet hos t.ex. vanlig groda i Skåne (P. Nyström pers obs.). Ätlig groda kan övervintra såväl på land som i vatten i Danmark. Studier på arten i andra delar av Europa visar att den övervintrar i vatten i sjöar och vattendrag där syrgasförhållandena är goda, medan i områden med småvatten huvudsakligen på land (frostfritt, se Vahl 1995 och referenser däri). I skogsområden i Schweiz övervintrade ätlig groda 3-7 cm ner i marken, under mossa, löv eller grenar. Jordtemperaturen var alltid högre på dessa platser än på slumpmässigt valda platser i skogsområdet. Intressant var att grodorna även rörde sig under vintern, trots att temperaturen bara var 1°C, och att de flyttade till andra övervintringsplatser i området (Holenweg och Reyer 2000). I detta fall skedde de flesta övervintringarna i närheten av lekvattnet, som låg i ett område med ängar (i genomsnitt ca 100 m ifrån, maximalt 470 m ifrån), men väldigt sällan påträffades djur i vattnet under vintern. Övervintringsplatserna för långbensgroda i Sverige är inte kända men antas ske på land under stenar, rötter m.m. men anges också kunna ske i botten av småvatten (Ahlén, under bearbetning).

Lökgrodan övervintrar genom att gräva ner sig, främst i sandiga jordarter, och om jordarterna inte är sandiga i närheten av lekvattnet kan överlevnaden på land vara låg. Exempelvis minskade lökgrodan från 626 till 62 adulta individer vid en lokal nära Wien i Österrike, trots relativt bra produktion av juveniler. Detta berodde troligen på att övervintringsmöjligheterna var dåliga (marken var för hård, Jehle m.fl. 1995). Lökgroda i Sverige har mer eller mindre försvunnit från områden som inte har sandiga jordarter (Berglund 1998, Nyström m.fl. 2007).

Även strandpaddan kan övervintra genom att gräva ner sig. I öppna sandiga områden i England fann man den ned till 45 cm djup medan den utnyttjade stenhögar, stockar och kaninhål i andra områden (Denton och Beebee 1993). När de var nedgrävda i sanden (ca 30 cm) under sommaren var temperaturen på paddorna 24°C (±1°C) trots att temperaturen ibland var över 50 °C vid markytan.

I Danmark hittades märkta metamorfer av grönfläckig padda vid en övervintringsplats, ca 1 km från närmsta lekvatten (Rich 1995). Liknande märkningsstudier i Danmark av Amtkjaer (1995) visade att ett stort antal paddor övervintrade i en stengärdsgård nära lekvattnet, ofta under flera år. I Limhamns kalkbrott sker övervintringen bland annat i rasbranter (Wirén, i tryck).

Spridning och Uppehållsområde

Eftersom många amfibier lever i metapopulationer är spridningen mellan olika vatten viktig för att populationer skall överleva på sikt (Carlsson och Edenhamn 2000). En intressant aspekt är hur amfibier hittar till lekvatten. Man har bland annat visat att salamandrar (*Lissotriton helveticus*) kan använda sig av rop från andra arter (*Rana perexi*) för att söka upp lekvatten (Diego-Rasilla och Luengo 2007). Men hjälp av lukt och smak kan den större vattensalamandern bedöma om ett vatten är fiskfritt (Malmgren, 2001).

I relativt ostörda miljöer är spridningen mellan dammar av *vuxna* djur i genomsnitt ca 20 % per generation, men variationen är stor, exempelvis verkar spridningen av adulta strandpaddor bara vara ca 2-5 %, för lökgrodan ca 1 % och för klockgrodan 5 %, medan den för vanlig padda är ca 20 % (Sinsch 1988, Briggs 1995, Marsh och Trenham 2001, Hels och Nachman 2002, Husté m.fl. 2006). För grönfläckig padda i Limhamns kalkbrott verkar honorna inte byta leklokal medan cirka 10 % av hanarna gör det (Wirén, i tryck). För strandpaddan, och flera andra arter

som t.ex. lökgrodan, är spridningen av juveniler mellan olika områden viktig för att kompensera för dålig reproduktion vissa år på en lokal (Sinsch 1997). Spridning av vuxna strandpaddor mellan dammar förväntas oftast ske när avståndet mellan dem är litet eller om vattenhållningen varierar från år till år och tvingar därmed djuren hitta andra lekvatten (Husté m.fl. 2006).

Maximala spridningsavståndet på land varierar också. Det längsta avståndet som en art kan sprida sig är ofta svårt att utvärdera eftersom uppskattningen av avståndet vanligen bygger på ”fångst-återfångst metoder” och att det är väldigt få individer som sprider sig långt inom en population. Allt talar för att denna ”långa spridning” är viktig för en populations genutbyte med andra populationer. Därför är det inte så vanligt att isoleringseffekter uppstår hos amfibiepopulationer i lämpliga landområden. Av 53 undersökta grod- och paddarter rapporterades mer än 56 % kunna sprida sig maximalt en kilometer och av 37 salamanderarter var det 64 % som inte kunde sprida sig mer än 400 m (Smith och Green 2005). Den större vattensalamandern kan förflytta sig minst 400 m, men upp till 1200 m har rapporterats, vilket ofta beror på landskapets karaktär (Langton m.fl. 2001, Karlsson m.fl. 2007).

Genetiska studier på strandpaddan (Stevens m.fl. 2006) har visat att spridningsbarriärer, t.ex. jordbruksområden, verkligen minskade spridning och genutbyte mellan populationer som annars var inom spridningsavstånd (spred sig upp till 1,5 km). En strandpadda i Tyskland hade migrerat 2 075 m från lekvattnen (Sinsch 1988) och metamorferna flyttade sig flera hundra meter från lekvattnet inom några veckor. Strandpaddorna verkade sprida sig från vattnet i vissa riktningar men hittades sedan väl utspridda i lämpliga områden (under stenar, plankor och liknande) upp till 2 km från lekvattnet (Sinsch 1997). En slutsats var att småpaddorna verkade ha en genetisk komponent som styr dem till att migrera och sedan leka vid den tidpunkten som föräldrarna lekte (vår eller sommar). I Bohuslän leker 80 % av honorna på våren medan resten leker på sensommaren men det finns även djur som kan leka vid båda perioderna (Silverin och Andrén 1992). Detta kan påverka strategin och valet av utplanteringsmaterial. Det måste finnas bra uppehållsplatser i närheten av utsättningsplatsen och dessutom andra lekvatten inom spridningsavstånd. I Danmark rör sig vuxna strandpaddor sig sällan mer än 300 m från sitt område med lekvatten. Däremot kan honor och icke könsmogna djur kolonisera vatten flera kilometer från närmsta leklokal (Frisenvænge 1995). I Frankrike, i en isolerad park, uppehöll sig de vuxna strandpaddorna i genomsnitt inte mer än 160 m från lekvattnet. Övervintrings- och daguppehållsplatser var de samma, under stenar och i hålor i närheten av lekdammen (Husté m.fl. 2006). I ett jordbruksområde i Spanien uppehöll sig strandpaddorna inom en radie av 400 m från lekvattnen i samband med leken. När de var inaktiva fann man dem i håligheter i åkrarna, diken med vass och under stenar. Efter leken uppehöll de sig inom en radie av 700 m från lekvattnen. De förflyttade sig i snitt 50 m per dag under leken (20-577 m) och igenomsnitt 100 m per dag efter leken (125-353 m) (Miaud m.fl. 2000). Tiden amfibierna spenderar som inaktiva kan variera. Juvenila strandpaddor spenderade mer tid som nergrävda under torra förhållanden (Gomez-Mestre och Tejedo 2005). I England observerade man att små strandpaddor grävde ner sig i kanten av dammar några hundra meter från den plats där de sattes ut. Man observerade även att både vuxna och juveniler utnyttjade samma habitat i området (ljunghedar och öppna marker, Denton och Beebee 1996).

Några exempel på andra arter med dokumenterad god spridningsförmåga är lövgroda (12,6 km/år) och klockgroda (upp till 11 km). I Danmark vandrade icke könsmogna klockgrodor vanligen upp till 500 m (1200-1700 m i några fall) från lekvattnet (Briggs, 1995). Långbensgrodan kan sprida sig mer än 4 km efter leken (Ahlén, under bearbetning), även om siffror på

300 m också har rapporterats (sammanfattat i Smith och Green, 2005). En annan indikation på långbensgrodans goda spridningsförmåga är att den snabbt koloniserade nya/restaurerade vatten i Danmark (Fog, 1997, se avsnitt tidigare erfarenheter av bevarandearbete). Den ätliga grodans släktingar har rapporterats kunna sprida sig upp till 1,5 km på ett år som vuxen och 1,2 km som juvenil (sammanfattat i Smith och Green, 2005). Migrationssträckan för lökgroda varierade mellan 180-500 m under sommarsäsongen (max 70 m på en natt, Munk Nielsen och Dige, 1995).

Under perioder efter leken rör sig ofta amfibier inom ett begränsat område för födosök och vila (Figur 8, 9). Dessa områden återbesöks ofta av samma individer nästa år om de är lämpliga. För arter som åkergroda och vanlig groda är dessa områden vanligtvis 100-300 m^2 (Loman 1994). Rich (1995) visade att daguppehållsplaster för vuxna grönfläckiga paddor kunde utgöras av växthus, gnagarhål och kantzoner. I Limhamns kalkbrott kan de dagtid under lekperioden uppehålla sig i bottensediment (Wirén, i tryck). Lövgrodor som märktes med radiosändare under lekperioden uppehöll sig vanligen mindre än 40 m från platsen de märktes på och 90 % av dem mindre än 20 m (Pellet m.fl. 2006b). Efter leken rörde de sig mellan 18-860 m bara inom några dygn. Vuxna klockgrodor i Danmark verkar uppehålla sig inom 200-300 m från sitt lekvatten (Briggs, 1995).

Figur 8. Exempel på optimalt landområde för hänsynskrävande groddjur i Lunkaberg (Simrishamns kommun). I området finns bl.a. klockgroda, lövgroda, lökgroda och större vattensalamander. Här finns inga vägar eller intensivt odlad mark. Istället är området dominerat av insektsrika betesmarker (god födotillgång), lövskogar (god födotillgång, uppehållsplatser och övervintring) samt buskar (uppehållsplatser). Dessutom finns stengärdsgårdar som är goda uppehålls- och övervintringsplatser.

Figur 9. Lövgrodan är beroende av solplatser på hösten och våren. Snåren används även som skydd för solen under varma och torra sommardagar. På bilden finns minst 11 lövgrodor (juveniler och adulter). Fotot taget i Vitemölla naturreservat (Simrishamns kommun) den 1 september 2007.

Genom att hägna in två lekvatten för grönfläckig padda i Danmark fann man att migration för juveniler huvudsakligen skedde efter regn, både på dagen och på natten. Märkning av vuxna paddor (PIT-tags) visade att de under sommaren stannande kvar i områden som var mellan 0-810 m från lekvattnet. Man observerade även att en padda kunde förflytta sig 380 m på ett dygn (Rich 1995).

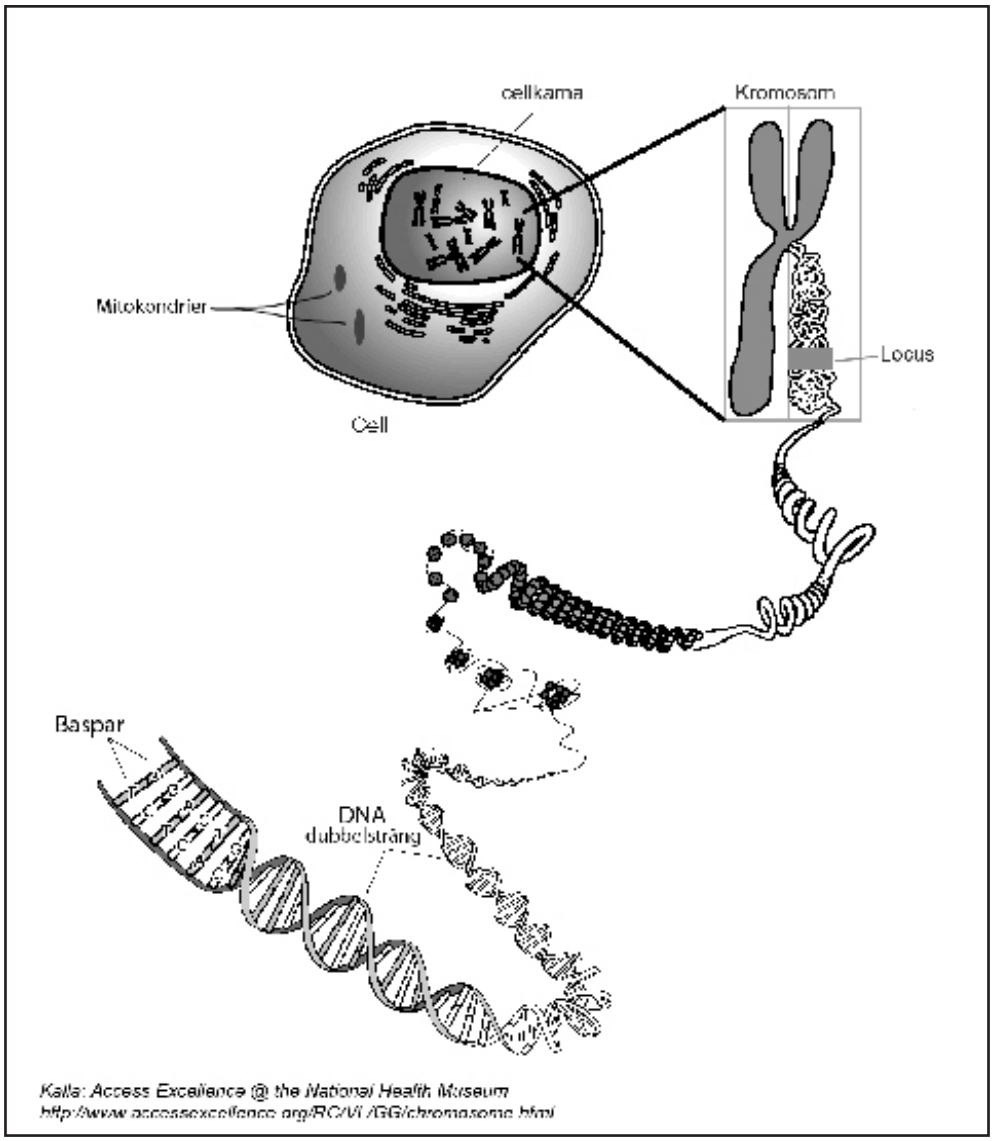
Lökgrodans migration och beteende studerades i Danmark under sommaren och Munk Nielsen och Dige (1995) fann att den var 1-2 cm under jordytan på dagen. Det fanns individer som var inaktiva i upp till 13 dagar. Vid födosök skedde detta ofta inom 5 m från nattuppehållsplatsen.

I Tyskland uppehöll sig långbensgrodan mellan 80-1 700 m från lekvattnet (i genomsnitt på 500 m, Riis 1995). Efter leken försvinner de vuxna långbensgrodorna i Sverige snabbt från lekvattnen och sprider sig över stora områden. Märkning av spelande hanar har visat att de flesta återvänder till samma lekvatten medan en minoritet visar sig i närbelägna vatten upp till ett avstånd av 4 km. Spridningen i landmiljöer under sommarhalvåret kan dock vara större. Långbensgrodorna håller oftast till i skog med fuktiga gräsmarker, naturbetesmarker, kärr, bäckar, sumpskog etc. Vissa miljöer undviks av grodorna och kan då även fungera som spridningsbarriärer, t.ex. planterad granskog, kalhyggen i ädellövskog, bebyggelse, åkermark och vägar (Ahlén, under bearbetning).

Studier på salamandrar i Europa visar att *Triturus alpestris*, som är storleksmässigt ganska lik den större vattensalamandern, inte förekom i vatten som låg mer än 400 m från skogsområden (Denoël och Ficetola 2007). Detta indikerar att vatten för större vattensalamander inte heller bör ligga mer än 400 m från skogsområden, där den uppehåller sig efter leken. I en studie av större vattensalamander som följts med hjälp av sändare i närheten av en fransk by visade att de flesta salamandrarna uppehöll sig i närheten av lekvattnet (20-100 m) under sommaren. Salamandrarna föredrog att gömma sig under häckar och löv, i gnagargångar men ibland även under stenar och trädstammar, speciellt vid varm och torr väderlek (Jehle och Arntzen 2000).

Genetik

DNA finns i dels i cellkärnan (cDNA) och dels i mitokondrier (mtDNA) utanför cellkärnan (Figur 10). Det finns fyra olika kvävebaser som ingår i DNA (adenin (A), tymin (T), cytosin (C), och guanin (G)). Kvävebaserna binder till varandra (A till T och C till G) och bildar på så sätt baspar i en dubbelsträng. Ordningen för dessa kvävebaspar är unik, d.v.s. olika för varje individ (förutom enäggstvillingar). Ju närmare släkt desto mer lika är basparssekvenserna. Basparen finns på en väldigt lång sträng som är veckad och lindad otaliga gånger. Den mest tätpackade formen av DNA bildar en kromosom. Olika arter har olika antal kromosomer i cellkärnan. En gen är en sekvens av DNA som kodar för ett visst protein. Generna är placerade på olika ställen (locus) på kromosomen (Figur 10). Cellkärnans DNA är diploid (hos vissa arter tri- eller tetraploida), d.v.s. det finns dubbel uppsättning av varje gen (en från modern och en från fadern). En viss gen kan förekomma i flera olika varianter (alleler). Individer som har två likadana varianter (alleler) på samma gen är homozygota för denna gen. Om de däremot har olika varianter på genen är de heterozygota för denna. Mitokondrie DNA ärvs oftast enbart från modern och är därför haploid, d.v.s. det finns endast en uppsättning.



Figur 10. I cellen finns DNA i kromosomer i cellkärnan och i mitokondrier utanför cellkärnan. Generna finns samlade på olika ställen på en kromosom. Dessa ställen kallas locus.

Metoder, analyser och användningsområden

I många genetiska studier som är gjorda på amfibier har man använt vävnadsprover som man fått genom att klippa av en tå på adulter (t.ex. Mikulîček och Piálek 2003, Rowe m.fl. 2006, Yanchukov m.fl., 2006). Man har i en del studier använt sig av stjärten på yngel eller nymetamorfoserade småpaddor/grodor (t.ex. Andersen m.fl. 2004, Rowe m.fl. 2006) eller rom (t.ex. Horner och MacGregor 1985). I senare studier har man visat att det även går bra att använda sig av salivprover för att få fram tillräckligt med DNA för att göra genetiska studier (t.ex. Broquet m.fl. 2007, Berset-Brändli m.fl. 2006).

Mikrosatelliter är korta sekvenser i DNA som används vid populationsgenetiska studier eftersom de är mycket variabla och upprepar sig ofta, vilket gör att de är lätta att identifiera. Primrar används för att hitta segment i DNA. Primrar är markörer med en speciell sekvens som fäster vid DNA. Dessa delar av DNA är de som man använder för att göra genetiska studier. För att få större mängd DNA att undersöka används PCR-metod, som innebär att det valda DNA segmentet kopieras väldigt många gånger innan man gör analyser.

Genetiska studier används ofta för att undersöka släktskap och ursprung (fylogenetiska studier). Oftast används mtDNA när man gör fylogenetiska studier. Man kan t.ex. titta på hur nära besläktade olika arter är eller titta på spridningsmönster. Man kan titta på ursprung och spridningsvägar över lång tid. Amfibier i Sverige är på sin nordligaste utbredningsgräns. Det finns genetiska studier som visar att den grönfläckiga paddan som finns i Sverige genetiskt sett är relativt skild från andra grönfläckiga paddor i Europa (Stöck m.fl. 2006). Ursprungligen kom den från Turkiet och har spridit sig till Sverige. Strandpaddan i Sverige har sitt ursprung i populationer från södra Spanien som spridit sig hit genom Europa (Rowe m.fl. 2006). Lökgrodorna i nordvästra delarna av Europa (inklusive Sverige) är genetiskt skilda från populationer i övriga Europa. Resultaten visade även att populationerna i nordvästra delarna av Europa, där populationsminskningen varit mest påtaglig, uppvisade liten genetisk variation (Eggert m.fl. 2006, Crottini m.fl. 2007).

Man kan även använda genetiska metoder för att titta på spridning mellan populationer (t.ex. *större vattensalamander:* Jehle m.fl. 2005a, Jehle m.fl. 2005b; *lövgroda*: Arens m.fl. 2006; *strandpadda:* Rowe m.fl. 2005, Stevens m.fl. 2006, Rowe och Beebee 2007). Lövgrodor kan även könsbestämmas genom genetiska studier. Man har funnit att det är hanarna som är heterozygota för könskromosomerna (Berset-Brändli 2006).

Isolering och genetiska konsekvenser

Inom bevarandebiologin finns idag övertygande bevis för att inavel och minskad genetisk variation bidrar till ökad risk för utdöende hos vilda djurpopulationer. Det finns även vetenskapliga belägg för att de flesta populationer som dör ut gör det först när de drabbas av genetiska problem (Frankham 2005). För att lyckas med bevarandearbetet måste därför hänsyn tas till populationers genetiska förutsättningar och anpassningar. Den genetiska variationen i en population har stor betydelse för dess möjligheter att anpassa sig till förändringar i miljön och därmed överleva på lång sikt. Man kan mäta genetisk variation på flera olika sätt. Heterozygoti är ett viktigt mått. Ju fler olika arvsanlag (alleler) det finns inom en population, desto större blir vanligen andelen heterozygoter; graden av heterozygoti används därför ofta som ett mått på genetisk variation. Det kan räcka att man mäter förväntad heterozygoti (H_e) hos ett fåtal individer i en population om man använder flera loci (flera olika mikrosatelliter). H_e är den förväntade andelen heterozygoter i en population, i vilken man förutsätter att alla de könsmogna individerna parar sig slumpmässigt. Generellt säger man att man inte kan jämföra H_e mellan populationer om man inte använder ett stort antal loci. Ett annat mått är allelfrekvensen, som anger hur många olika anlag för en gen det finns i populationen. Ju fler alleler det finns desto högre är oftast graden av heterozygoti. Allelfrekvensen är ett bra komplement till graden av heterozygoti eftersom den är mer känslig för förlust av genetisk variation i små populationer än graden av heterozygoti (vilket kan ta längre tid innan den förändras). Nackdelen är att det krävs ett stort antal prov för att få ett rimligt mått. Dessutom måste man ta lika många prov i varje population som man ska jämföra. Man kan i stället använda sig av ”allelic richness” som tar hänsyn till antalet prov som är tagna.

Hos amfibier har det visats att om populationer blir isolerade minskar den genetiska variationen (inavel) för att det finns för få reproducerande individer, vilket kan resultera i försämrad yngelöverlevnad och ökad risk för missbildningar. I England har man sett att tillväxt hos yngel av strandpadda är positivt kopplat till genetisk variation (mätt som H_e) (Rowe m.fl. 1999, Rowe och Beebee, 2003). I konkurrens- och predationsförsök har man även noterat att överlevnaden hos inavlade yngel av strandpadda är betydligt lägre än hos yngel med högre genetisk variation, speciellt när man blandar ynglen från olika populationer (Rowe och Beebee 2005).

Små isolerade populationer har ofta förhållandevis få olika arvsanlag, d.v.s. låg grad av heterozygoti (t.ex. Nevo och Beiles 1991, Strofer 2003, Noël m.fl. 2007, *lövgroda*: Andersen m.fl. 2004, *långbensgroda*: Lesbarrères m.fl. 2006, *strandpadda*: Rowe och Beebee 2007, *klockgroda*: Fog och Drews 2007, Tabell 1). En population kan ändå vara väldigt väl anpassad till den miljö den lever i, trots att den genetiska variationen är låg. I Danmark och Sverige har Knopp m.fl. (2007) jämfört populationer av åkergroda som lever på öar med populationer som lever på fastlandet intill. På öarna var den genetiska variationen mycket lägre (H_e = 0,13–0,32) än på fastlandet (H_e = 0,37–0,55). På t.ex. Gotland är åkergrodorna mindre än på fastlandet, vilket kan vara en lokal anpassning till miljön och klimatet. Här var den genetiska variationen som lägst (H_e = 0,13–0,17) (Knopp m.fl. 2007). Klockgrodor i Sverige (Mölle- och Fredriksbergspopulationerna) verkar dock ha något högre genetisk variation (H_e = 0,61 och 0,63) än ursprungspopulationerna i Danmark (H_e = 0,29–0,56, Tabell 1). Det tror man beror på att det har blivit inblandning av gener från illegalt utplanterade klockgrodor från Centraleuropa (Fog och Dewes 2007, Nyström och Stenberg, i tryck). Det intressanta är att det är just dessa populationer som i dagsläget sprider sig mest. Dessa klockgrodor finns numera även i miljöer som man tidigare inte direkt förknippade med klockgrodan (t.ex. märgelgravar i jordbrukslandskapet, Nyström och Stenberg, i tryck). En studie av den genetiska variationen hos klockgrodor i norra Tyskland visar att dessa grodor har högre genetisk variation (H_e = 0,50–0,87) än både de svenska och de danska populationerna av klockgroda (Hauswaldt m.fl. 2007, Tabell 1). Det har gjorts många genetiska studier på strandpadda. I Danmark är den genetiska variationen hos strandpadda något lägre än i övriga Europa (H_e = 0,18–0,43) och de lägsta värdena för genetisk variation fann man hos isolerade populationer (Allentoft 2007). Även i Sverige har populationerna av strandpadda i Bohuslän lägre genetisk variation än i övriga Europa (Rogell 2005).

Tabell 1. Värden för genetisk variation (mätt som förväntad heterozygoti, H_e) för några av de arter som utgör fokus i denna sammanställning. Värden saknas för de arter som inte finns med i tabellen. Ju högre värde på H_e desto större grad av heterozygoti.

Art	Sverige	Europa	Referens
Strandpadda	0,14 (1)	0,18–0,93 (1,2,3,4)	(1) Beebee och Rowe (2000) (2) Gomez-Mestre och Tejedo (2004) (3) Stevens m.fl. (2006) (4) Allentoft (2007)
Klockgroda	0,43–0,63 (5)	0,29–0,87 (5, 6)	(5) Fog och Dewes (2007) (6) Hauswaldt m.fl. (2007)
Långbensgroda	-	0,26–0,54 (7)	(7) Lesbarrères m.fl. (2006)
Lövgroda	-	0,35–0,59 (8,9)	(8) Andersen m.fl. (2004) (9) Arens m.fl. (2006)
Större vattensalamander	-	0,49–0,67 (10)	(10) Jehle m.fl. (2005)

Det är inte ovanligt att den genetiska variationen hos en population kan minska drastiskt efter en kraftig populationsnedgång, t.ex. i samband med att lekvatten förstörs (Beebee och Rowe 2001). Om populationen lyckas återhämta sig (numerärt) är den genetiska variationen fortfarande låg och kan innebära att populationen har svårt för att överleva på lång sikt. Efter återhämtning av en lövgrodepopulation i Holland fann man generellt låg genetisk variation jämfört med andra ställen i Europa (Arens m.fl. 2006). Små populationer av lövgrodor var isolerade från varandra och spridningsmöjligheterna måste öka för att inte förlora ytterligare genetisk variation. Liknande observationer, d.v.s. låg genetisk variation hos isolerade populationer som minskat i storlek men sedan

återhämtat sig, har man gjort för lövgroda i Danmark (Andersen, m.fl. 2004 Allentoft 2007) och för strandpadda i England (Beebee och Rowe 2001).

Enligt Ahlén (under bearbetning) har populationerna av långbensgroda i Skåne väldigt liten genetisk variation, något som tyder på att de varit isolerade och de populationer som finns idag kommer från någon enstaka population som lyckats återhämta och sprida sig. Långbensgrodorna på Öland har däremot större genetisk variation och skiljer sig från fastlandet (Skåne och Blekinge) (Ahlén, under bearbetning). På Öland sker leken mycket tidigare än på fastlandet, vilket skulle kunna vara en lokal anpassning till klimatet.

På lökgroda och grönfläckig padda finns, vad vi vet, inga genetiska studier gjorda på cDNA som är publicerade, vilket innebär att man i dagsläget inte kan titta på genetisk variation och isoleringsgrad hos dessa arter. Det finns inga mikrosatelliter framtagna för att göra dessa studier. I Sverige finns bara publicerade rapporter för genetisk variation på klockgroda (Fog och Dewes, 2007) och till viss del strandpadda (Rogell 2005). Det pågår också genetiska studier på långbensgroda (Ahlén, under bearbetning). Även om genetiska studier på cDNA är en relativt ny teknik finns trots allt en hel del studier gjorda i övriga delar av Europa på de arter som finns i Sverige (Tabell 2). Detta är bra, eftersom det då finns referensvärden om man ska göra studier på de svenska populationerna.

Sammanfattningsvis kan man säga att det är viktigt att ha underlag om genetisk variation för att kunna göra en bedömning av risken för utdöende på längre sikt. Om man inte vet den genetiska variationen vet man inte vilka bevarandeinsatser som krävs för att få en population att överleva på sikt. Räcker det med att förbättra habitatet för att en population ska bli livskraftig? Behöver man förbättra spridningsmöjligheterna mellan småpopulationer, eller måste man tillföra nytt genetiskt material?

Tabell 2. Genetiska studier gjorda på de arter som utgör fokus i denna sammanställning. mtDNA = studier gjorda på mitokondrie DNA, cDNA = studier gjorda på cell DNA, DNA = studier gjorda på hela genomet, H_e = förväntad heterozygoti (mått på genetisk variation). Siffrorna i tabellen refererar till författare som står listade under tabellen. x markerar vilka typer av studier är utförda.

Art	Fylogeni		Genetisk variation		Andra studier		
	mtDNA	cDNA	H_e	allelfreksens	mtDNA	cDNA	DNA
Grönfläckig padda	$x_{1,2}$	-	-	-	-	-	-
Strandpadda	x_{3}	$x_{3,4,5,6}$	$x_{3,4,6,7,8,9,10}$	$x_{3,4,11,12}$	-	$x_{13,14}$	-
Lökgroda	$x_{15,16}$	-	-	-	-	-	x_{17}
Klockgroda	$x_{18,19}$	-	x_{18}	x_{19}	x_{18}	$x_{20,21}$	-
Långbensgroda	-	x_{22}	x_{23}	-	-	-	-
Lövgroda	-	x_{24}	x_{25}	x_{26}	-	x_{27}	-
Större vattensalamander	-	-	$x_{28,29}$	-	-	-	$x_{30,31,32}$

1. Stück m.fl. (2006)
2. Odierna m.fl. (2004)
3. Rowe m.fl. (2006a)
4. Rowe och Beebee (2007)
5. Stevens m.fl. (2006)
6. Rowe m.fl. (1998)
7. Gomez-Mestre och Tejedo (2004)
8. Beebee och Rowe (2000)
9. Beebee och Rowe (2001)
10. Allentoft (2007)
11. Rowe m.fl (1999)
12. Rogell (2005)
13. Rogell m.fl.(2003)
14. Rowe och Beebee (2005)
15. Crottini m.fl. (2007)
16. Eggert m.fl. (2006)
17. Borkin m.fl. (2001)
18. Vörös m.fl. (2006)
19. Fog och Drews (2007)
20. Tunchalov m.fl. (2006)
21. Arens m.fl. (2006)
22. Lodé m.fl. (2005)
23. Lesbarrères m.fl. (2006)
24. Stockus och Tiedemann (2006)
25. Andersen m.fl. (2004)
26. Besset-Brändli m.fl. (2006)
27. Broquet m.fl. (2007)
28. Jehle m.fl. (2003a)
29. Jehle m.fl. (2003b)
30. Mikulíček och Fišlek (2003)
31. Hooser och MacGregor (1985)
32. MacGregor och Hooser (1980)

Hybridisering

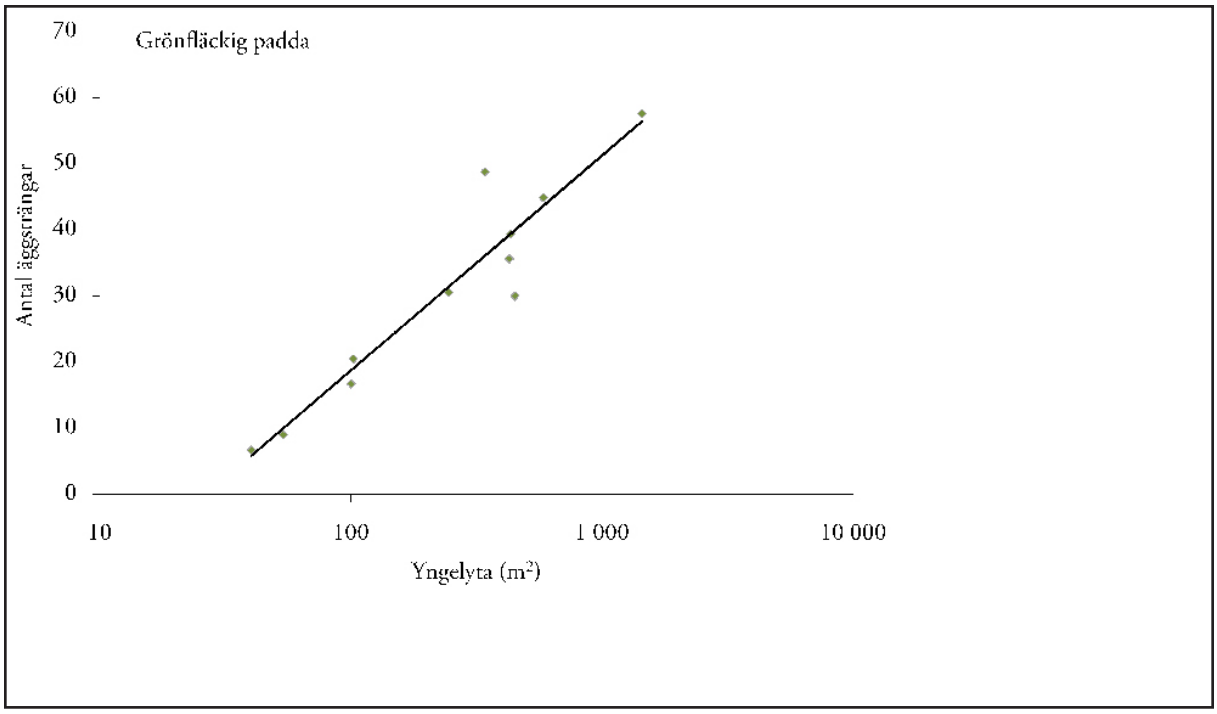
Klockgroda (*Bombina bombina*) och gulbukig klockgroda (*B. variegata*) bildar hybrider i de områden då utbredningen överlappar t.ex. i Ukraina, Ungern och Polen (Vines m.fl. 2003, Yanchukov m.fl., 2006, Vörös m.fl., 2006). Hybriderna är fertila (Szymura 1993), men man har i laboratoriestudier visat att ägg och yngel hos hybriderna har sämre överlevnad än vad icke-hybrider av klockgrodor har (Kruuk m.fl. 1999). Den ätliga grodan är en hybridart mellan sjögroda (*Rana ridibunda*) och gölgroda (*Rana lessonae*). Men inom detta artkomplex verkar hybriderna (ätlig groda) däremot vara mer konkurrenskraftiga än föräldraarterna (Christiansen m.fl. 2005). Vi har inte hitta några andra exempel på fertila hybrider hos amfibier som förekommer i Sverige, trots att man vet att korsparning förekommer, t.ex. mellan våra paddarter (Wirén, under bearbetning). Man har däremot tidigare funnit hybrider mellan strandpadda och grönfläckig padda på Utklippan (Schlyter m.fl. 1991), men man undersökte inte om hybriderna var fertila.

Genetiska defekter

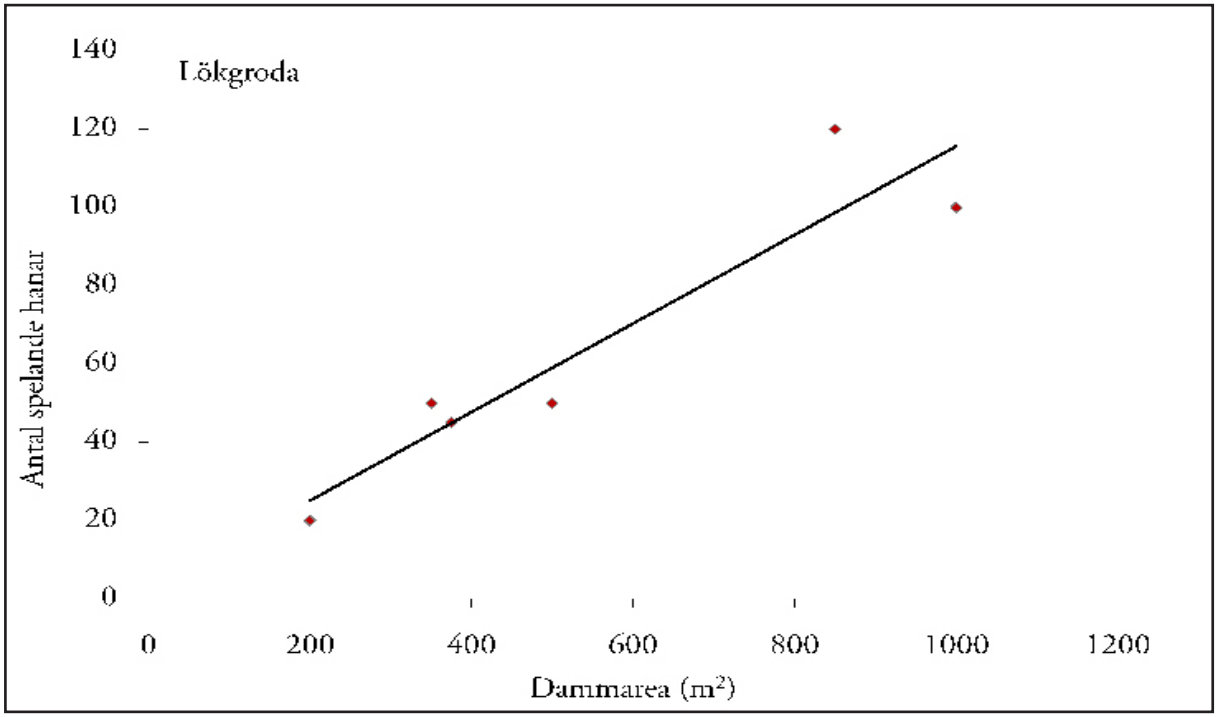
Den större vattensalamandern har en ovanlig genetisk defekt som gör att ca hälften av alla befruktade ägg dör innan de utvecklas fullt. Detta beror på ett kromosomfel. Om ägget är homozygot för kromosom 1 utvecklas inte ägget normalt. Det är bara ägg som är heterozygota för kromosom 1 som utvecklas normalt och kläcks (MacGregor och Horner 1980, Horner och MacGregor 1985, Langhelle m.fl. 1999, Malmgren 2007).

Populationsstorlekar – vad krävs för att överleva

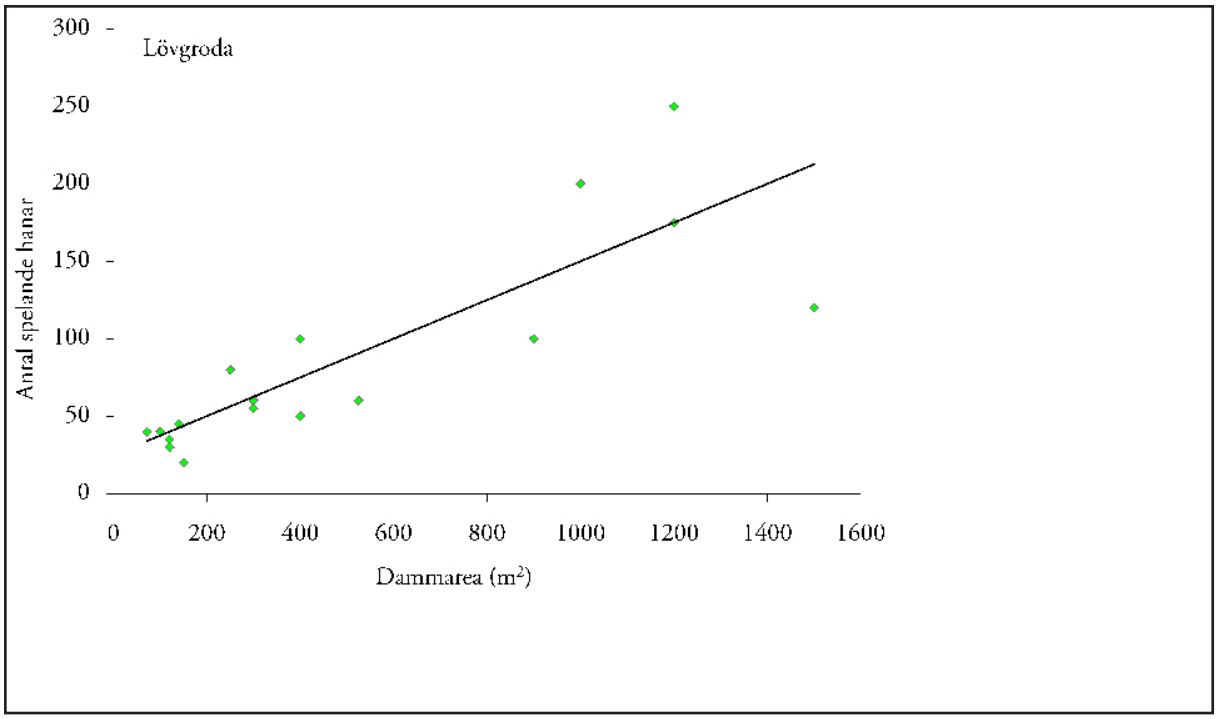
Populationsstorleken är en viktig faktor för att kunna bedöma sannolikheten för överlevnad för amfibier på lång sikt. I många sammanhang är ett stort lekvatten likställt med en stor population, vilket verkar gälla för bland annat grönfläckig padda, lökgroda, lövgroda, klockgroda och strandpadda (Sinsch 1988,Vos och Chardon 1998, Nyström 2006, Nyström och Stenberg, i tryck, Wirén i tryck, Figur 11-14). Däremot behöver inte alltid storleken på ett lekvatten vara kopplad till populationsstorlek (Pellet m.fl. 2007). Flera små vatten kan dessutom tillsammans hysa fler spelande hanar än ett stort vatten, trots att den totala vattenytan kan vara den samma som i det stora. För större vattensalamander fann man störst tätheter vid vatten som var knappt 100 m^2, men i den studien fanns även vatten med fisk med (vilka ofta var större) samt temporära vatten som oftast var små (Joly m.fl. 2001). Studier från Sverige (flaskfällor) visar på att vi har flest större vattensalamandrar i större vatten. Vid ett inhägnat vatten (area, 100-500 m^2) fångades så många som 620 vuxna salamandrar (Karlsson m.fl. 2007, Figur 15).



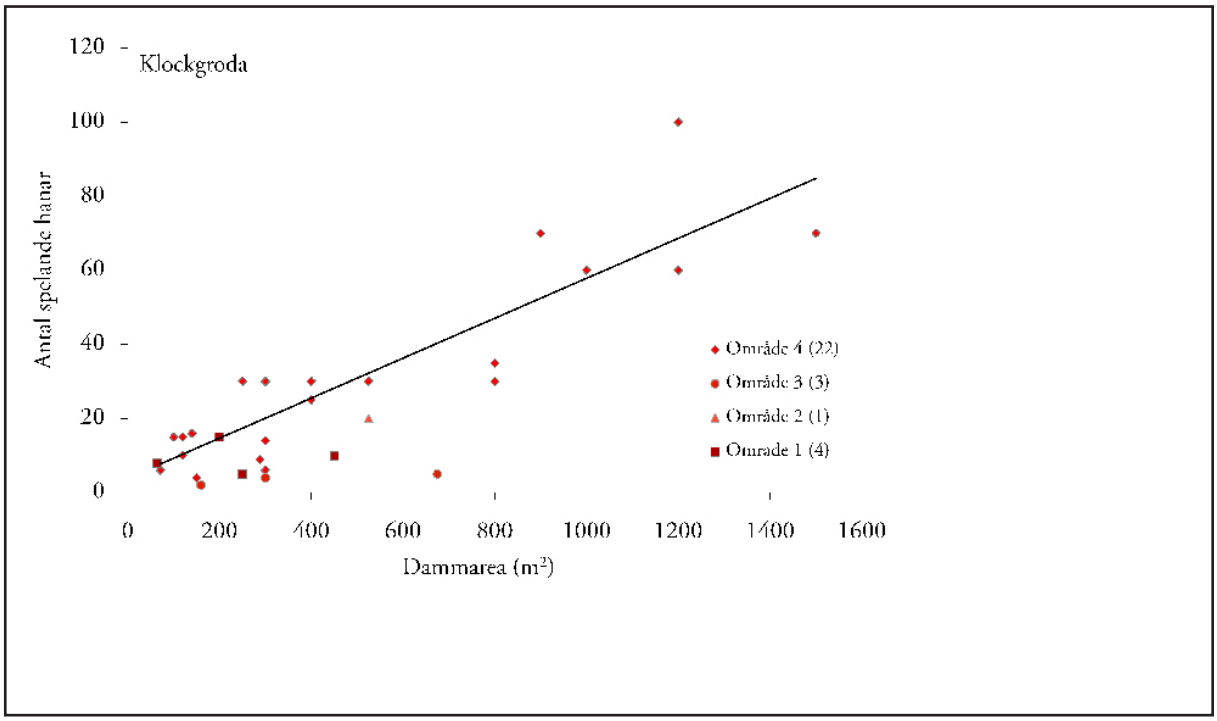
Figur 11. Sambandet mellan dammarea (logaritmisk skala) antalet lagda äggsträngar av grönfläckig padda i 11 olika vatten i Limhamns kalkbrott. Data från Wirén (i tryck) och är baserat på det största antalet äggsträngar som lagts i dammarna och arean på den verkliga yngelytan i dammen (området grundare än 0,5 m).



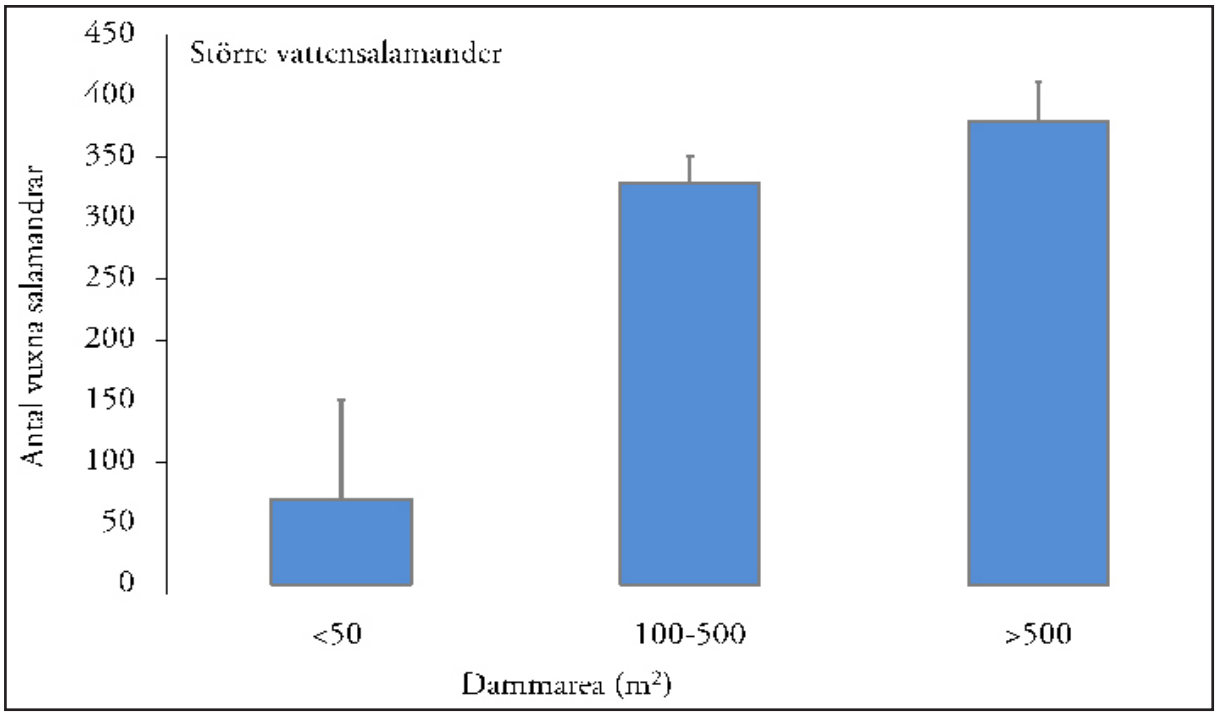
Figur 12. Antalet spelande hanar av lökgroda i några vatten av olika storlek (sex olika vatten och med reproduktion i närheten av Smedstorp och Högaborg, Tomelilla kommun). Baserat på inventering av spelande hanar år 2004 (Boris Berglund) samt data från Nyström m.fl. (2007).



Figur 13. Antalet spelande hanar av lövgroda i några i vatten av olika storlek (18 olika vatten med reproduktion i Baldringeområdet med omnejd, Ystad kommun). Baserat på inventeringar av Boris Berglund 2000-2005. Data från Länsstyrelsen i Skåne län (under bearbetning).



Figur 14. Sambandet mellan dammarea och antal spelande hanar av klockgroda på 30 lokaler inom ”fyra olika områden” i Skåne. Efter respektive område anges antal vatten som redovisas. Linjen visar sambandet i område fyra (Baldringeområdet med omnejd). Övriga områden är Bäckhalladalen (3), Lunkaberg (2) och Möllefälad (1). Data är från Boris Berglunds inventering år 2005 (Länsstyrelsen, i tryck). Endast vatten med riklig förekomst av vattenvegetation (vatten mindre än 2000 m²) och etablerad förekomst av klockgroda finns med (observation av klockgroda sedan 2002).



Figur 15. Medelantal (samt standardavvikelse) av vuxna större vattensalamandrar i vatten av olika storlek (sex olika vatten med reproduktion i närheten av Linköping). Salamandrarnas antal är baserat på fångster i flaskfällor. Efter Karlsson m.fl. (2007).

Sannolikheten för att en metapopulation skall överleva på lång sikt påverkas av faktorer i ett specifikt lekvatten (reproduktionsframgång), könsfördelning, överlevnad på land och spridningsmöjligheter mellan vatten. Genetiska aspekter såsom inavelsproblem är naturligtvis också viktiga att fundera över. Även stora populationer, som lyckats återhämta sig, kan vara drabbade av detta. Man kan anta att inavelsfrekvensen inte bör få vara mer än 1 % per generation för att en population inte skall drabbas av inavelseffekter på kortare sikt (20 år, Soulé 1980), d.v.s. minst en population om 50 vuxna djur. För populationer där könsfördelningen är skev och där inte alla individer deltar i parningen i samma omfattning måste populationsstorleken vara betydligt större. Detta verkar vara typiska drag för många amfibiepopulationer och därför krävs det kanske minst 200-500 vuxna individer för att den genetiska variationen skall bevaras även på lång sikt i isolerade populationer. För att få en uppfattning om en populations förutsättningar att överleva på lång sikt bör man göra art- och populationspecifika modelleringar (”Population Viability Analysis, PVA”) baserat på bl.a. information om reproduktionsframgång, antalet vuxna individer samt fördelningen och överlevnaden av olika storleksklasser och kön (Allendorf och Luikart, 2007). I en sammanfattande genomgång för 212 olika arter (varav 31 grod- och kräldjur) baserat på verkliga data (30-åriga tidsserier) visade det sig att de flesta arter behövde några tusen individer i en population för att den skulle kunna överleva på längre sikt (Traill m.fl. 2007). Om vi inte har tillgång till data (för modellerna) för att göra goda bedömningar av vilka populationstätheter som krävs för överlevnad på lång sikt kan vi använda oss av ”tumregeln” 50/500. Detta innebär att i ett kortare tidsperspektiv bör aldrig populationsstorleken vara mindre än 50 vuxna individer och på lång sikt aldrig mindre än 500 vuxna individer (Allendorf och Luikart 2007).

I en studie där migration mellan lekvatten inte var ett hinder visade Halley m.fl. (1996) att ett vatten med mer än 30 honor av vanlig padda sannolikt fortfarande var intakta efter 100 år. På samma sätt kunde man förvänta sig att stabila populationer byggdes upp i nya vatten, förutsatt

att de kunde hysa minst 50 honor och låg inom fyra kilometer från en baslokal. Motsvarande siffror för större vattensalamander var 40 honor i ett befintligt vatten eller för ett nytt vatten som låg inom 500 m från en baslokal. Storleken på vattnet påverkar ofta populationsstorleken (Figur 11-15) och små vatten (< 10 honor) kunde klara sig på sikt om det fanns baslokaler inom 750 m, medan motsvarande siffror för vatten med betydligt fler honor var 1,5 km (Halley m.fl. 1996). För lövgrodan i Schweiz har man beräknat att en totalpopulation på ca 200-300 hanar kan överleva på lång sikt (populationen fördelad på 14-15 vatten med ett medelavstånd på 1,5 km). I praktiken innebar det att det måste finnas åtminstone ett lämpligt vatten per km^2 för att spridning skulle kunna ske mellan lokaler (Pellet m.fl. 2006a). Samma siffror finns nämnda för större vattensalamander (Griffiths 1996) och sannolikheten för att finna denna art i ett vatten ökar linjärt med antalet vatten i området (Joly m.fl. 2001). Vid en täthet på 10 lekvatten per km^2 får vi även en större populationstäthet av större vattensalamander i de enskilda vattnen. För större vattensalamandern indikerade studier och teoretiska modeller att sannolikheten för överlevnad under en 50-års period påverkades markant av bland annat yngelöverlevnad, och därmed minskad risk för utdöende, om fler lekvatten finns tillängliga. Förutsatt god reproduktion och liten dödlighet hos vuxna individer, beräknades de flesta populationer kunna klara sig på sikt (Karlsson m.fl. 2007). För lövgroda och strandpadda verkar minst 20 spelande hanar på en lokal ge god sannolikhet för att en sådan population skall överleva, åtminstone på kort sikt (Schmidt och Pellet, 2005).

Det går naturligtvis inte att ange någon generell minsta populationsstorlek för amfibier för långsiktig överlevnad eftersom det är så många faktorer som spelar in. Men det verkar som om metapopulationer på åtminstone 200-500 vuxna djur borde vara ett lämpligt mål att sätta upp vid bevarandearbetet, förutsatt att det inte finns några genetiska begränsningar, t.ex. inavel till följd av tidigare ”flaskhalsar” (t.ex. Beebee och Rowe, 2000). 500 individer som minsta antalet vuxna individer i populationen bör tillämpas om metapopulationen är isolerad. För att uppnå detta mål kan man utgå från hur stor vattenarea som behövs inom ett område, d.v.s. hur många spelande hanar (eller äggsträngar) som rimligtvis kan finnas där. För de arter vi har data för bör det finnas en vattenarea på minst 1000 m^2 för lökgroda och klockgroda, men något mindre för att hysa 200 lövgrodor eller större vattensalamandrar och ca 3000 m^2 för grönfläckig padda (Figur 11-15). Data från England indikerar att drygt 1000 m^2 även kan gälla för strandpadda (Sinsch, 1988). Denna vattenyta bör vara fördelad på flera vatten inom spridningsavstånd för arterna, vilket rimligtvis bör vara inom en kvadratkilometer för de flesta arter (Smith och Green, 2005), förutom för lökgroda och större vattensalamander där ytan kanske bör vara 0,5 km^2.

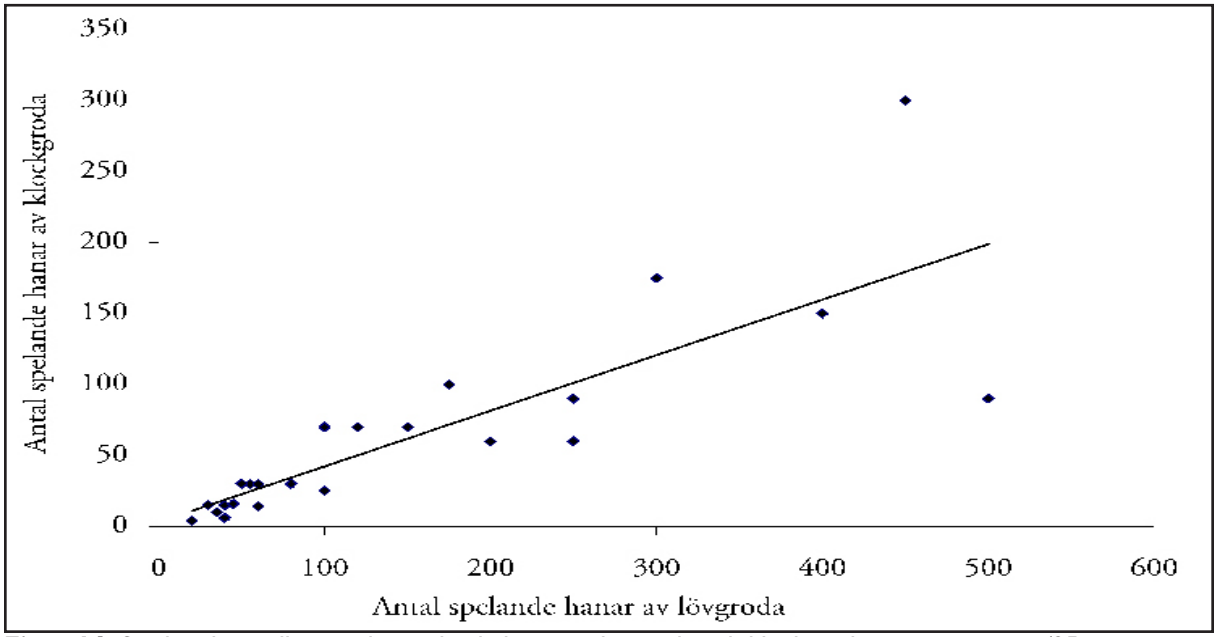
Predation, konkurrens och födoval

Predation och konkurrens är tveklöst bland mest undersökta processerna inom ekologin. När det gäller amfibier finns det många studier gjorda eftersom amfibierna under larvstadiet är väldigt tacksamma att studera. Dessutom förekommer de i en rad olika habitat med varierande predationstryck och grad av konkurrens, vilket gör dem ännu mer intressanta att studera.

Predation i traditionell mening definieras ofta som att en population utnyttjar en annan genom att konsumera den, men blotta närvaron av predatorer har ofta stor betydelse för hur olika bytespopulationer lever, beter och anpassar sig. Med konkurrens menar man att det finns en begränsad resurs som utnyttjas av olika individer inom samma art (inomartskonkurrens) men kan även uppkomma mellan olika arter (mellanartskonkurens). Det kan röra sig om föda eller

t.ex. spelplatser för ropande hanar. För långbensgroda har man t.ex. visat att det förekommer konkurrens om honor i samband med leken och genetiska studier har visat att flera hanar kan para sig med samma hona, d.v.s. att det är fler än en hane som har befruktat äggen i en romklump (Lodé m.fl. 2005). I samma studie visade man också att lekaktivitet innebar en kostnad i form av viktminskning (även för hanar).

Vi har inte funnit några studier som visat på konkurrens mellan olika arter av amfiber under landlivet, vilket kan beror på att det är svårt att studera eller att konkurrensen inte påverkar populationer. En indikation på att konkurrens mellan två arter med liknande habitatkrav inte spelar så stor roll för populationsstorleken är lövgroda och klockgroda i Baldringeområdet med omnejd (Skåne). När klockgrodan återintroducerades i detta område (1980-talet) fanns lövgrodan i stort antal, och idag finns det stort överlapp mellan arternas utbredning och ett positivt samband mellan antalet spelande lövgrodor och antalet spelande klockgrodor i dammarna (Nyström och Stenberg, i tryck, Figur 16).

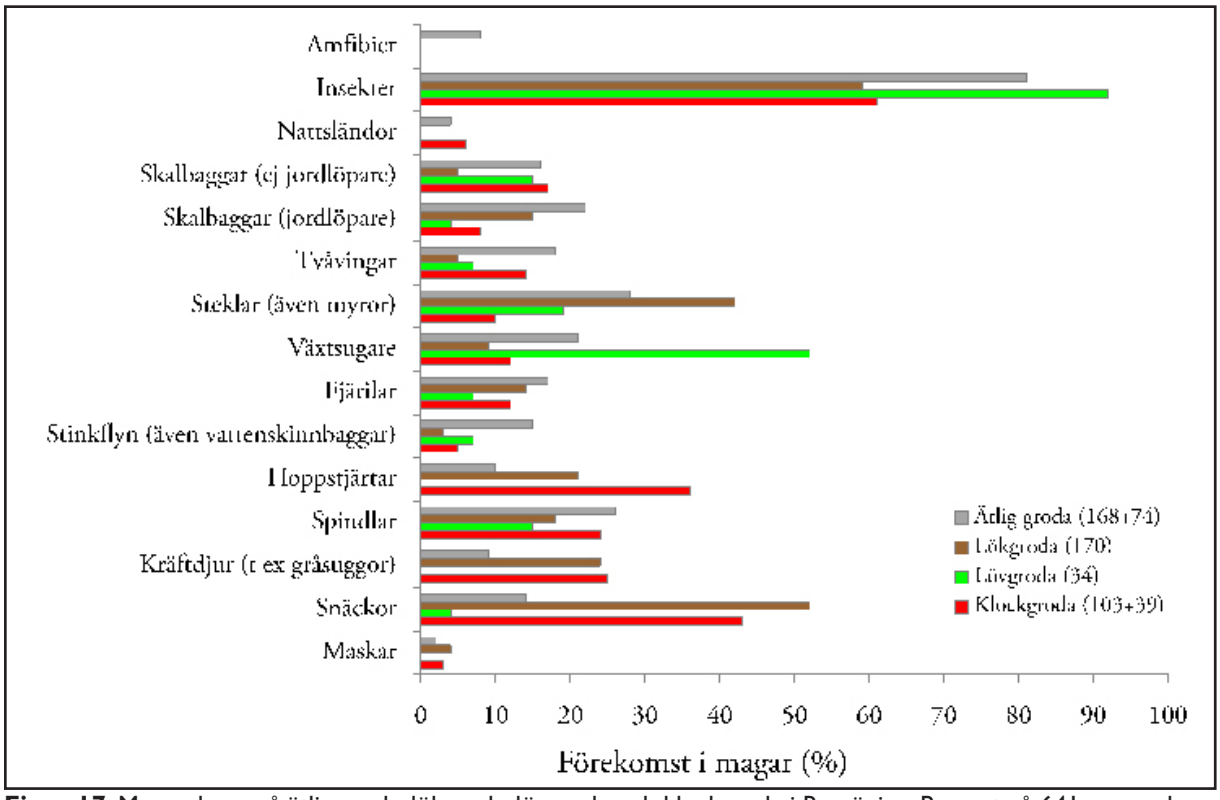


Figur 16. Sambandet mellan antalet spelande hanar av lövgroda och klockgroda i samma vatten (25 vatten i Baldinge området med omnejd, Sjöbo och Ystad kommuner). Baserat på inventeringar av Boris Berglund 2000-2005. Data från Länsstyrelsen i Skåne län (i tryck).

Födovalet hos många amfibielarver har visat sig vara både påväxtalger på stenar och växtplankton (t.ex. Viertel 1990, Nyström m.fl. 2001). Även om sötvattenssnäckor också är betare av påväxtalger verkar de inte konkurrera om födan eftersom man sett att yngel av vanlig groda gynnas i närvaro av snäckor. Troligtvis beror det på att snäckor betar ner trådformiga alger av lägre födokvalitet (t.ex. *Cladophora*), vilket gynnar mer näringsrika mikroalger (Brönmark m.fl. 1991). Helt klart kan larver av flera arter beta ner algbiomassan och yngelkonkurrens uppstå (Nyström och Åbjörnsson 2000, Loman 2001). Förmågan att filtrera växtplankton verkar vara mest utvecklad under tidigt yngelstadium. Det finns även indikationer på att amfibielarver kan vara beroende av animaliskt protein. Yngel av grönfläckig padda uppvisar kannibalistiskt beteende i Limhamns kalkbrott (Wirén i tryck). Yngel av åkergroda var viktiga predatorer på småkryp i dammar. Dessutom var yngel av gröngrodan *Rana clamitans* viktiga predatorer på rom av åkergroda. Predationen kunde vara så stor att det orsakade utebliven reproduktion. Det är därför möjligt att det i temporära vatten med få andra predatorer kan ske en omfattande predation inom

och mellan olika arter av amfibielarver (Petranka och Kennedy 1999).

Under landlivet lever amfibier av olika typer av småkryp. Ofta finns det ett samband mellan storleken på grodan eller paddan och storleken på de byten de kan äta. Förmågan att smälta olika byten varierar och amfibier har generellt svårare att smälta byten med hårda skal och täckvingar jämfört med t.ex. mjuka maskar (Secor m.fl. 2007). Åkergroda och vanlig groda äter såväl snäckor, sniglar som insekter och spindlar (Loman 1979). Liknande resultat fann man i Rumänien vid studier av några av de arter som även finns i Sverige. Totalt undersöktes 641 individer och visade att överlappningen mellan juveniler och adulter kan variera eftersom små grodor bara kan ta små byten. Den ätliga grodan var den som kunde ta störst byten och var den art som hade den bredaste födonischen (med avseende på bytesdiversitet), medan lövgrodan hade den snävaste födonischen. Såväl klockgrodan (61 %), lövgrodan (92 %), lökgrodan (59 %) som den ätliga grodan (81 %) hade huvudsakligen ätit insekter. Klockgrodan och lökgrodan hade ofta också snäckor i magarna. Spindlar var också ett vanligt förekommande byte hos alla arterna (Figur 17). En annan skillnad mellan arterna var att den ätliga grodan var den enda arten som också hade ätit byten fångade i akvatisk miljö, t.ex. vattenskinnbaggar, kräftdjur, fisk och amfibier (Cogălniceanu m.fl. 2000).



Figur 17. Maganalyser på ätlig groda, lökgroda, lövgroda och klockgroda i Rumänien. Baserat på 641 maganalyser (588 med innehåll). Inom parentes anges antal magar från juveniler + adulter som analyserats. För lökgroda och lövgroda har bara magar från adulter analyserats. Data omarbetat från Cogălniceanu m.fl. (2000).

Betydelsen av predation och konkurrens

Eftersom överlevnaden under det akvatiska stadiet ofta har betydelse för storleken på den vuxna populationen av amfibier är predation och konkurrens viktiga processer. Predation och konkurrens är ofta kopplade till varandra, speciellt under det akvatiska stadiet. Om

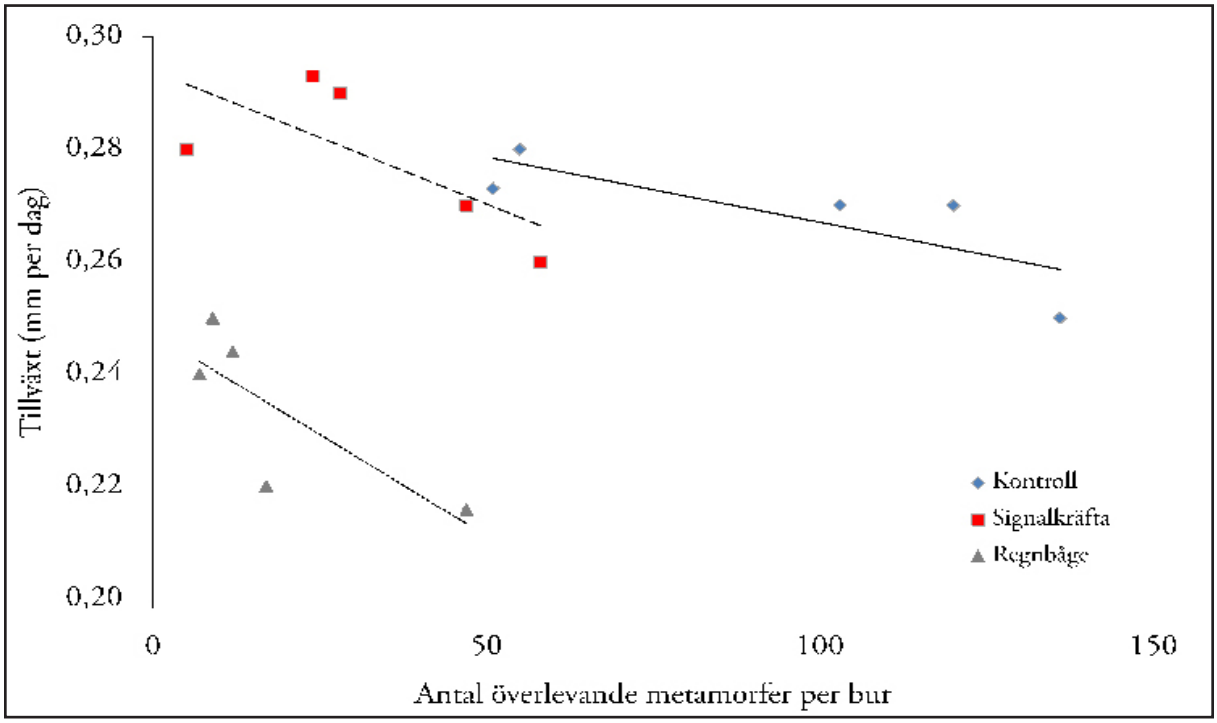
predationstrycket är stort är dödligheten ofta stor och därmed är t.ex. konkurrensen om föda inte så stor. Generellt kan man säga att betydelsen av predation och konkurrens ofta varierar mellan olika akvatiska miljöer. Enligt Wellborn m.fl. (1996) är betydelsen av predation speciellt stor i permanenta vatten eftersom här finns predatorer som har lång livscykel (trollsländor, dykarbaggar). I vatten med rovfisk är predationen (från fisk) ännu större, medan predation från andra predatorer är liten eftersom de i sin tur äts av fisken. I temporära vatten i Sverige saknas fisk (och kräftor) samtidigt som förekomsten av rovlevande insekter ofta är begränsad (Loman 2002, Richter-Boix 2007). Därmed är födokonkurrensen för amfibielarverna i regel stor i temporära vatten. Det finns olika anpassningar hos amfibier för att klara av predation och konkurrens i olika miljöer (Relyea 2001a, b). Generellt verkar det vara så att arter som lever i permanenta vatten med fisk har anpassningar som osmaklighet i form av giftig hud (t.ex. vanlig padda) eller beteende/ändrad kroppsform för att undvika predation (t.ex. vanlig groda). Arter som lever i temporära vatten verkar ha anpassningar som hög aktivitet, kort larvutveckling och förmåga att kunna påskynda metamorfosen när vattennivån sjunker eller födotillgången är begränsad (Nicieza 2000, Relyea 2001b, Richter-Boix 2007). Konkurrens förekommer mellan arter under larvstadiet och generellt verkar arter med stora larver vara mer konkurrenskraftiga än arter med små larver. Därför är arter som lever i temporära vatten ofta konkurenssvagare än arter som lever i permanenta vatten (Richter-Boix m.fl. 2007). Ofta har arter med kemiskt försvar mot fisk ett mindre effektivt försvar mot andra predatorer (Kurzava och Morin 1998). Exempelvis kan flera evertebratpredatorer, inklusive kräftor, äta yngel av vanlig padda. Detta kan förklara varför yngelöverlevnaden hos vanlig padda ofta är störst i vatten med fisk eftersom fisken inte äter paddyngel utan istället andra evertebratpredatorer (Reshetnikow 2003).

Predation har ofta flera direkta och indirekta effekter på amfibielarver. Dels minskar predationen tätheten och dels kan predationen påverka beteendet och kroppsformen hos larverna och därmed deras födointag (Skelly 1992). För att minska predationsrisken minskar de flesta amfibielarver sin aktivitet, vilket kan leda till minskat födointag och därmed storlek vid metamorfos (Nyström m.fl. 2001, Figur 18). Många amfibielarver ändrar sin kroppsform (t.ex. stjärtlängd) eller färg för att minska risken för predation (McCollum och Leimberger 1997, Teplitsky m.fl. 2005a) vilket kan öka överlevnaden men samtidigt medföra kostnader i from av minskad tillväxt (Van Buskirk 2000). En del av dessa förändringar är riktade mot vissa typer av predatorer eftersom de kan vara ineffektiva mot andra (Relyea 2001a). Det har också visats att närvaron av konkurrerande arter kan påverka kroppsformen (Relyea 2000). Hos våra arter har Lardner (2000) studerat hur larvstadierna påverkas av en dykarlarv som placerats i bur. Arter som ofta lever i temporära vatten (t.ex. långbensgroda och lövgroda) reagerade på predatorn med att öka sin stjärtlängd på bekostnad av tillväxten.

Ändrat beteende och/eller kroppsform kan påverka storleken vid metamorfos och därmed amfibiernas möjlighet till överlevnad under landlivet. Flera studier visar att minskad storlek vid metamorfos medför sämre förmåga att överleva på land, ökad tid till första reproduktionstillfället och minskad chans att finna en partner (Berven och Gill 1983, Smith 1987). Dessutom hoppar mindre metamorfer kortare sträcka än vad större metamorfer gör (Goater m.fl. 1993). En viktig slutsats är att det inte enbart är antalet metamorfer som överlever som kan påverka storleken på den vuxna populationen utan även storleken på metamorferna kan vara viktig.

En viktig fråga är hur stor den relativa betydelsen av predation respektive konkurrens är för överlevnad och tillväxt hos amfibier under det akvatiska stadiet. Vi kan konstatera att det beror på födotillgången. I miljöer med begränsad födotillgång har man ofta en positiv effekt av predation

på tillväxten hos de överlevande för de amfibiearter som uppvisar förändringar i beteende (minskad aktivitet) i närvaror av predatorer. Detta beror på att det frigörs födoresurser när larver äts upp. Det blir samtidigt ingen större kostnad att gömma sig undan predatorerna eftersom födotillgången ändå är låg (Nyström och Åbjörnsson 2000). Om födotillgången å andra sidan är god i en miljö är ofta kostnaden stor att gömma sig, eftersom larverna annars skulle kunna växa sig stora (Nyström m.fl. 2001, Figur 18). Predation i det senare fallet påverkar inte födotillgången för de överlevande ynglen eftersom födotillgången ändå är god. I våtmarker med flera olika amfibier, med olika anpassningar till att överleva med predatorer, kan predatorerna ändra konkurrensförhållandena. Predationskänsliga arter kan tvingas ändra sitt beteende, vilket kan ge konkurrensfördelar till andra arter som inte är predationskänsliga (Peacor och Werner 1997).



Figur 18. Sambandet mellan tillväxt hos yngel av vanlig groda fram till metamorfos (ca 50 dagar) och antalet överlevande metamorfer (ursprungligen 600 yngel). Försöket gjordes i en måttligt näringsrik damm (i närheten av Hörby) i burar (6 m^2) med antingen signalkräftor, regnbåge eller utan dessa predatorer. Data från Nyström m.fl. (2001).

Slutsatsen vi kan dra är att vi kan förvänta oss att predatorer kan ha positiva effekter på vissa amfibiearter när födotillgången är begränsad eftersom konkurrensen minskar när populationen tunnas ut. Men predatorer har säkerligen mest negativa effekter på amfibier i miljöer med god födotillgång, både beroende på direkt predation och på kostnader som minskad tillväxt hos de arter som ändrar beteende eller kroppsform.

Predatorer – akvatisk miljö

Den viktigaste och mest undersökta predatorn på amfibier är fisk eftersom dess närvaro till skillnad från andra predatorer, påverkar artsammansättningen. De flesta fiskar jagar med synen, på dagen och de är effektiva predatorer av organismer som är stora och rörliga, t.ex. amfibielarver och evertebratpredatorer. Det har visats i fler studier att fiskens förmåga att fånga byten försämras

i miljöer med riklig undervattensvegetation. Närvaron av fisk har negativ inverkan på arter som lövgroda, större vattensalamander, lökgroda, och grönfläckig padda medan effekterna på ätlig groda och långbensgroda inte verkar vara lika negativa (Hartel m.fl. 2007 och referenser däri). Vanlig padda och strandpadda undviks av de flesta fiskarter. Bland evertebratpredatorerna är det oftast trollsländelarver och stora dykarlarver som studerats, dels för att de kan vara effektiva predatorer på amfibielarver och dels för att de indirekt påverkar larvernas beteende, kroppsform och tillväxt. De flesta trollsländelarver har en livscykel som är längre än ett år och klarar därför inte sig i vatten som torkar ut årligen. Till skillnad från fisk är trollsländelarver inaktiva predatorer, som överraskar sina byten genom att dölja sig i sedimentet eller i vegetationen. Vidare är många evertebratpredatorer begränsade till att äta mindre larver och därmed kan yngel som uppnått en längd av 15 mm mer eller mindre vara utan risk. Däremot kan evertebratpredatorer äta larver som är osmakliga för fisk, t.ex. vanlig padda. Dessa är dessutom mer känsliga för predation än vad yngel av vanlig groda är eftersom paddyngel är mer aktiva och därmed är risken att träffa på en predator större (Lardner och Loman 1995). Trollsländernas predationsframgång kan öka i vegetationsrika vatten och precis som dykarlarver påverkas de inte av kemiskt försvar hos t.ex. paddor. Större iglar (t.ex. hästigel) kan också vara predatorer på rom, inte minst på grönfläckig padda (Wirén, i tryck). Iglar kan också påverka utvecklingen av rommen. Exempelvis visade Ireland m.fl. (2007) att en amerikansk igel fick äggen av *Rana clamitans* att kläckas tidigare och larverna som kläckts var mindre. Detta för att minska predationsrisken från iglarna, som är effektivare på att äta ägg än frisimmande grodyngel. Motsatt reaktion fick man från trollsländelarver, d.v.s. senare kläckning och större storlek, eftersom trollsländor inte äter ägg och har svårare att fånga större yngel. Blodigel förekommer i flera vatten i Skåne och är rödlistad. Dess utbredning är dåligt känd men den förekommer ganska rikligt i områden med klockgroda, lökgroda och lövgroda (t.ex. Frihult och Baldringe med omnejd) men även på Gotland. Den kan vara en viktig parasit på groddjur på vissa lokaler, även om den huvudsakligen behöver blod från varmblodiga djur för att reproducera sig. I en sammanställning av Merilä och Sterner (2002) kom man fram till att den kan döda flera arter av amfibier, bland annat ätlig groda. Det fanns inga uppgifter om igelns påverkan på hotade amfibier i Sverige. En viktig slutsats är att det är viktigt att betesdjur får tillgång till vatten där det finns blodiglar och hotade amfibier, alternativt bevara viltstammen på en hög nivå. Detta för att minska risken för att blodigeln attackerar amfibier, utan istället attackerar de varmblodiga djuren (som de föredrar).

Signal- och flodkräfta kan äta såväl rom som larver av amfibier (även paddor, Axelsson m.fl. 1997, Nyström 1999, Nyström och Åbjörnsson 2000). Kräftor är långsamma predatorer, som jagar med lukt och känsel, och har därför störst predationsframgång i vatten utan vegetation (Axelsson m.fl. 1997). Kräftor är därför inte effektiva predatorer på frisimmande evertebrater och därmed påverkar de inte andra evertebratpredatorer negativt i småvatten (Nyström m.fl. 1999). Kräftornas predationsframgång beror också av temperaturen. När den understiger 10°C äter de ganska lite. Därför äts inte rom av arter som leker tidigt på våren i samma utsträckning då vattentemperaturen fortfarande är för låg. Samma gäller rom som flyter eller som är inkapslad i geléhölje, vilket försvårarpredationen från kräftor (Axelsson m.fl. 1997). Därmed borde rom av t.ex. långbensgroda vanligtvis inte vara utsatt för kräftpredation (Figur 19). Däremot borde rom som ligger exponerat i tunna strängar eller i korvar vara mer utsatta för predation, t.ex. strandpadda (Cruz m.fl. 2006), grönfläckig padda och lökgroda. Kräftornas predation på frisimmande yngel är troligen begränsad, även om de kan orsaka skador. Däremot kan predationen vara stor i samband med metamorfos när ynglen blir mindre rörliga (Nyström m.fl. 2001). En förmodad effekt kräftor har på amfibier är att de kan störa de vuxna djuren som finns på botten. Detta verkar vara fallet för lökgrodan som undviker vatten med täta kräftbestånd.

Liknande effekter har man funnit på salamandrar i Nordamerika (Riley m.fl. 2005). Till skillnad från många andra predatorer påverkar täta kräftbestånd utbredningen av undervattensvegetation genom betning. Vid fångster kring 10 kräftor per mjärde är betningen så pass stor att vegetationen börjar minska drastiskt. Under dessa förhållanden är många vatten olämpliga för amfibier som är beroende av undervattensvegetation för romläggning (större vattensalamander) eller som spelplats (lövgroda, klockgroda).

Figur 19. Tre romklumpar av långbensgroda och en romsträng av lökgroda i Ljungavångens naturreservat (70-072, Tomelilla kommun). Fotot taget i april 2005. Rommen av långbensgroda är nästan färdigutvecklad. Ynglen blir frisimmande innan vattnet är så pass varmt att eventuella kräftor hinner äta rommen. Långbensgrodans rom är dessutom inte vid botten och därför inte tillgänglig för eventuella kräftor.

I vissa fall samexisterar fisk och kräftor och under dessa förhållanden blir effekterna på amfibier väldigt negativa. Dels för att fisken påverkar beteende hos grodyngel (gömmer sig vid bottnen), och kräftorna på det omvända sättet, grodynglen undviker kräftorna genom att öka sin aktivitet och simma fritt. Därmed blir ynglen mer utsatta för predation. Samtidigt betar kräftorna ner undervattensvegetationen vilket gör grodynglen mer exponerade för predation (Nyström m.fl. 2001).

Salamandrar, inklusive större vattensalamander (Figur 20) är även predatorer på amfibierom och deras larver. Det har observerats att större vattensalamander attackerar rom av bl.a. lövgroda (Nyström och Stenberg, personlig observation). Det verkar som om flera arter av salamandrar inte avskräcks av ”osmakliga paddor” (Kurzava och Morin 1998). Större vattensalamander kan äta yngel av vanlig padda och sannolikt också strandpaddan, medan mindre vattensalamander inte verkar äta larver av vanlig padda, åtminstone inte när yngel av vanlig groda finns närvarande (Lardner och Loman 1995). Både den större och den mindre vattensalamandern äter yngel av grönfläckig padda (Wirén i tryck). Studier från Danmark visar att i samband med leken kan tätheten av salamandrar vara stor. I ett 1000m^2 stort vatten noterades 400 olika vuxna individer. Det noterades också i denna studie att tiden salamandrarna stannade vid lekvattnet varierade stort (mellan 10-157 dagar). Det var huvudsakligen de icke könsmogna salamandrarna som stannade kvar vid lekvattnet och födosökte (Amtkjaer 1995).

Ätlig groda är en förhållandevis stor art som verkar sprida sig i Skåne. Med tanke på artens förmåga att klara sig i många olika typer av miljöer är det en art som borde ha gynnats genom människans aktiviteter, t.ex. fiskinplanteringar, eutrofiering av vattenmiljöer samt förändringar av landmiljön. Det har framförts farhågor om att arten skulle kunna konkurrera ut och predera på arter som grönfläckig padda (t.ex. Wiren, under bearbetning), lökgroda, strandpadda (Sinsch

Figur 20. Hona av större vattensalamander i lekvatten.

1997), lövgroda och klockgroda vilkas utbredning överlappar med ätlig groda (se avsnittet ”Nuvarande utbredning av hotade amfibier i Skåne”). Även om arten och dess hybrider är välstuderade finns relativt få dokumenterade studier om dess påverkan på andra arter. En experimentell studie av den ätliga grodans yngelstadier visade att dessa troligtvis är starka konkurrenter om föda (Figur 21). Jämfört med dess nära släktingar, gölgrodan och sjögrodan, spenderade den ätliga grodans larver 20 % mer av tiden på att äta och konsumerade mer än 50 % mer än de andra arterna (födan utgjordes av finmalt torrfoder för katt). Detta medförde en betydligt snabbare tillväxt för den ätliga grodans yngel jämfört med dess släktingar (Rist m.fl. 1997).

Figur 21. Yngel av ätlig groda samt stor dammsnäcka från Norre Wångs naturreservat (Svedala kommun). Flera dammar anlades för att gynna lökgroda, men dammarna har huvudsakligen invaderats av ätlig groda.

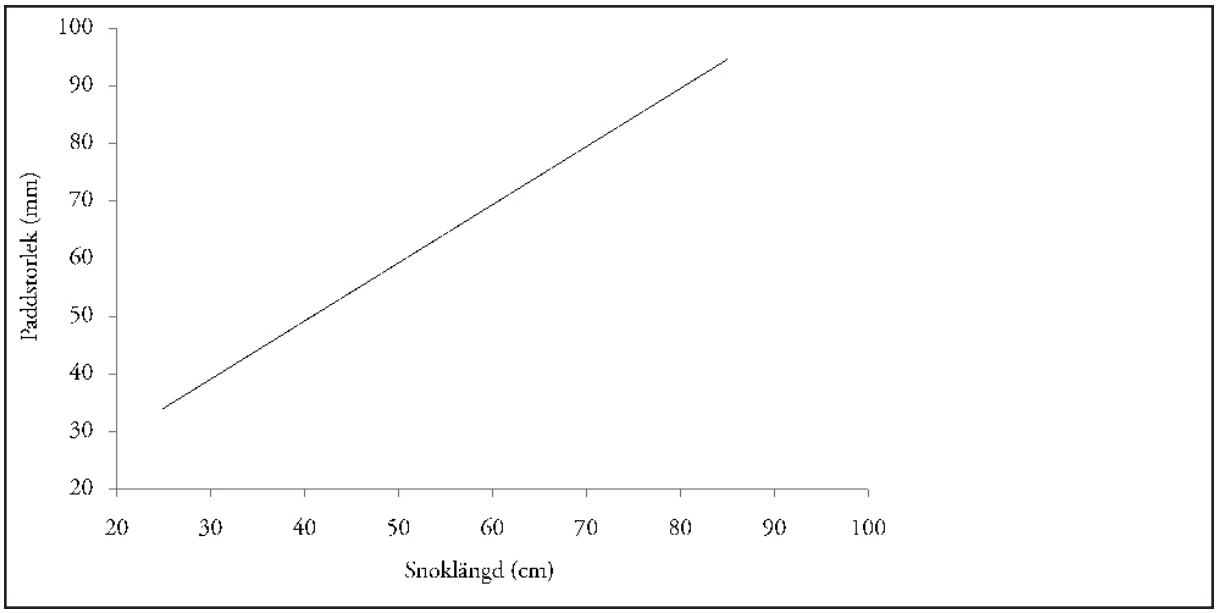
En studie av de vuxna djuren i Rumänien under två år i ett område där den ätliga grodan bland annat samexisterade med klockgroda, lövgroda och lökgroda (Cogalniceanu m.fl. 2000) visade att den ätliga grodan till skillnad från övriga arter även var kannibalistisk (Figur 17). Det framgick inte av artikeln om de menade predation på andra arter också, men 23 % av de vuxna ätliga grodorna hade minst en juvenil groda i magen. Eftersom den ätliga grodan är knuten till vattenmiljön under sommarhalvåret kan man anta att den kan predera på metamorfer. Om de

även kan äta paddor, klockgrodor och lökgrodor med kemiskt försvar är inte känt.

Predatorer - landmiljön

Även om det finns ett stort antal landlevande predatorer på amfibier är det förvånansvärt få studier som publicerats, i alla fall där det finns någon koppling till effekter på amfibiepopulationer. En del hot mot amfibier kan vara från introducerade arter (t.ex. ormar och oxgrodor), men det finns också indikationer på att amfibier kan lära sig att undvika nya hot (Murray m.fl. 2004). I andra delar av världen, t.ex. i Australien, är ormar viktiga predatorer på de terrestra stadierna av amfibier (Shine 2002). I England har det visat sig att snoken huvudsakligen kan livnära sig på vanlig padda (såväl yngel som juveniler och adulter). Det fans ett positivt samband mellan storleken på paddan som ätits och storleken på snoken (Figur 22-23). För att äta en 6 cm stor padda behöver snoken vara ungefär 50 cm lång. Stora snokar åt sällan juveniler. Ormarna konsumerade ca 2 % av sin kroppsvikt per dag, men i många fall åt de bara var 20:e dag (maj-september), och speciellt honorna kunde fasta i ca 45 dagar i samband äggutveckling och äggläggning. I genomsnitt åt en snok sju paddor per år. (Reading och Davies 1996). I England är snoken även en viktig predator på strandpaddor, men den verkar undvika dammar utan strandvegetation i betade områden (Denton och Beebee 1996). Snoken kan även äta större vattensalamander (Jehle och Arntzen 2000). Dessa begränsade data visar att snoken verkar kunna predera på de flesta amfibiearter, eftersom de kan äta paddor, men att de är begränsade av sin munstorlek och därmed kan bara större snokar äta vuxna amfibier. Att ormar kan begränsa sina bytespopulationer har visats på öar i Stockholms skärgård, där huggormen reglerade populationer av åkersork (Lindell och Forsman 1996).

Figur 22. Snok på jakt. Snoken ses ofta simma förbi spelande klockgrodor bl.a. i Mölle. Varför?



Figur 23. Samband mellan snokens längd och storleken på dess byte (vanlig padda) i England. Omarbetad efter Reading och Davies (1996).

I Europa verkar den introducerade minken i vissa fall vara ett stort hot som predator på amfibier. I Frankrike bestod dieten hos mink på våren av ca en tredjedel amfibier, huvudsakligen långbensgroda, men även vanlig padda (Lodé 2000). Variationer förekom och var direkt kopplad till tillgången på amfibier under året. Minken föredrog ropade hanar, vilket gjorde att könsfördelningen av långbensgroda blev mindre skev än vid dammar där mink saknades (1,84 hanar per hona). Detta visar att mink kan vara en viktig predator på ropande hanar, vilka utgjorde drygt 80 % av de konsumerade långbensgrodorna vid de 11 undersökta dammarna. (Lode´ m.fl. 2004). Det finns många fågelarter som kan äta groddjur, men väldigt få studier har tittat på effekterna. Det finns däremot vissa fåglar (t.ex. varfågeln i Polen) som kan konsumera vanlig padda och lökgroda genom att först ta bort det giftiga skinnet. Liknande beteende har man observerat för mink och utter (Antczak m.fl. 2005). Trots att varfågeln hade detta beteende var det knappt 1 % av bytesdjuren som utgjordes av amfibier.

Predatorer – hur kan man begränsa dem?

Det är viktigt att kräftor och fisk inte kommer in i våtmarker med sällsynta amfibier. Kräftor är väldigt svåra att utrota. Det är egentligen bara kräftpest som är en väl fungerande utrotningsmetod mot kräftor som inte härstammar från Nordamerika (t.ex. flodkräfta). Försurningen är också ett stort hot mot flod- och signalkräfta. I försurade vatten (pH <6) påverkas kräftornas reproduktion negativt och bestånden glesnar. Vuxna kräftor överlever däremot i ganska surt vatten (pH 4.5), vilket också är under toleransgränsen för amfibiereproduktion (se ”Vattenkvalitet och klimatförändringar”). Temperaturen är viktig för kräftor och deras tillväxt. Temperaturen påverkar när ynglen kläcks på året och ynglens möjligheter att överleva vintern. Vid sena kläckningar i norra Sverige dör ofta ynglen under vintern. Man brukar säga att det krävs minst tre månader med 15°C i vattnet för att ynglen skall kläckas normalt och hinna växa sig tillräckligt stora för att klara vintern. Den övre temperaturgränsen för överlevnad är beroende av flera faktorer men ligger strax över 30°C för vuxna kräftor. Vuxna kräftor klarar sig till skillnad från kräftyngel utan vatten under lång tid (månader), så länge de kan hålla gälarna fuktiga, vilket

innebär att småvattnen måste torka ut helt under en tid för att kräftorna skall dö. Dessutom gräver kräftorna ner sig i sediment och håligheter och kan där överleva kortare tid utan vatten. Kräftor är förhållandevis tåliga mot låga syrgasförhållanden, även om syrgasbrist i dammar är en vanlig orsak till att kräftor dör, men hela bestånd slås sällan ut. En syrgasmättnad på 50 % är inga problem för överlevnad. Det är först när syrgasmättnaden når ner under 25 % som de börjar dö. Problemet är ofta att de vid förändringar i vattenkvalitet rör sig mot strandkanten och ibland lämnar dammen. Därför krävs en metod som slår hårt och snabbt mot kräftorna för att alla skall dö. Ett annat problem är att kräftor är kannibaler och fiskar man bort stora kräftor gynnar man överlevnaden av småkräftor. Utfiskning av stora kräftor (man fångar i regel inte kräftor mindre än 6 cm i mjärdar även om de är finmaskiga) i kombination med att avlägsna skydd (sten och rötter) får ses som ett försök att hålla beståndet nere men man lyckas aldrig eliminera beståndet helt. Att kräftor har predatorer är välkänt och ålen är nog bland de effektivaste, men den kan inte utrota ett kräftbestånd. Fisk är också känslig för låga syrgashalter. Rudan, som inte är någon viktig predator på kräftor, är däremot ytterst tålig och kan leva i vatten med väldiga dåliga syrgasförhållanden. De flesta fiskarter dör när syrgasmättnaden går ned mot 25 %. Detta inträffar ofta i vatten med rikligt med organiskt material som vid nedbrytningen vintertid bidrar till syrgasbrist. Låga syrgasförhållanden kan även uppstå under sommarhalvåret.

Rotenon är ett preparat som används för att eliminera icke önskvärda fiskbestånd och fungerar väl (blockerar syreupptagningsförmågan). I de koncentrationer som dödar laxfiskar (mest känsliga fiskarterna, 0,03 mg rotenon/liter) kan man också räkna med dödlighet hos amfibielarver, medan vuxna djur är mer tåliga (Cowman och Mazanti 2000). Rotenonbehandling för att eliminera icke önskvärda fiskbestånd bör därför inte ske under perioder när amfibier finns vid lekvattnen. Känsligheten för rotenon varierar också mellan olika fiskarter. Laxfiskar är mycket känsliga och arter som abborre, gädda och mört är ganska känsliga. För eliminering av sutare och ål behöver man ungefär dubbel koncentration jämfört med abborre och ruda ca 10 gånger. Kräftor är mindre känsliga för rotenon, men dör vid ca 20 gånger dosen. Vid denna koncentration påverkas hela ekosystemet negativt, inklusive vegetationen, även om återhämtning sker när rotenonet brutits ner.

Mer kontroversiella metoder har tagits fram och provats för att eliminera icke önskvärda signalkräftbestånd. Gemensamt gäller att kräftdjur är speciellt känsliga för bekämpningsmedel avsedda för att reducera insekter. I Skottland ville man eliminera illegalt inplanterade signalkräftor i tre vattenområden, som med våra mått mätt var stora (5000-9000 m^3 vattenvolym, 0,1-1,0 Ha). De metoder som tidigare provats där under 25 år har inte fungerat (fångster för hand, mjärdfångst eller elfiske) och därför ville man prova med biologiska gifter (biocider) (Peay m.fl. 2006). Det finns ingen känd biocid som är specifik för kräftor. Därför får de betraktas som giftiga även för andra vattenlevande organismer. Allt tyder på att syntetiska pyretroider är mest giftiga för kräftor. Problemet är att dessa syntetiska ämnen även dödar andra organismer vid mycket lägre doser än de dödar kräftor. Motsvarigheten till Naturvårdsverket i England beslöt att inte tillåta tester med syntetiska pyretroider, men tester med mer lättnedbrytbart naturligt pyretrum tilläts. Naturligt pyretrum är det äldsta kända insektsmedlet och produceras från blommorna av *Chrysanthemum cinerariaefolim* och *C. cineum*. Sedan mitten av 1950-talet har det använts för att eliminera sötvattengråsuggor från vattenledningar i doser på 10 mikrogram per liter. Fördelen med naturligt pyretrum är dess låga giftighet för däggdjur och fåglar, att det bryts ned snabbt i solljus, avsaknaden av giftiga nedbrytningsprodukter och att det är ofarligt för växter. Däremot är det giftigt för andra vattenlevande kräftdjur, insekter, fisk och amfibier. Den produkt som testats i England och Skottland är ”Pyblast” (Agropharm Ltd) som består av 3 % pyretrum

samt piperonylbutoxid som är en synergist som snabbt gör evertebrater orörliga samt alkohol. Pipernylbutoxid används också i rotenon där det ökar effekten av preparatet. Detta preparat är inte lika lättnedbrytbart som rotenon och var säkerligen anledningen till att rotenon började klassas som bekämpningsmedel i början av 1990-talet. Efter tillståndsprocessen genomfördes giftighetstest på laboratoriet (akvarier, 13°C) med gråsuggor och signalkräftor (0-0,2 mg/l av naturliga pyretroider). Man kom fram till att en dos på 0,15 mg/l av Pyblast skulle räcka för att eliminera kräftor vid en temperatur av 9°C och 0,2 mg/l vid 4°C. Man placerade kräftor i burar i dammen samtidigt som behandling skedde (genom besprutning och sprayning från båt). Efter fem dagar var alla kräftor döda. Insekter återkoloniserade dammen efter ca fyra veckor. Salamanderlarver dör redan vid samma dos som används för kräftor och vuxna amfibier vid en dos av 1 mg/l. Däremot dödas inte blötdjur (snäckor och musslor), iglar eller maskar. Peay m.fl. (2006) observerade att ett år efter behandlingen av en damm ökade antalet amfibier, möjligen till följd av att vegetationen ökade samt att predation från kräftor minskade.

Predation och konkurrensförhållanden hos våra hänsynskrävande groddjur i den akvatiska miljön

Grönfläckig padda

Yngel äts av signalkräfta och regnbåge. Vid en studie på ön Samsø i Danmark fann Amtkjaer (1988) att reproduktionen misslyckades om ruda eller guldfisk fanns i lekdammen och att eliminering av fisken ledde till lyckad reproduktion. På samma sätt hade inplantering av ål negativ effekt på reproduktionen (Amtkjaer 1995). Både den större och den mindre vattensalamandern äter yngel av grönfläckig padda. Hästigel kan också äta nykläckta yngel (Wirén i tryck). Trollsländelarver var väldigt effektiva predatorer på paddynglen. I närvaron av en trollsländelarv i bur simmande larverna ofta mer tillsammans och undvek öppnare partier av dammarna. I närvaro av trollsländorna metamorfoserade paddorna tidigare och vid en större storlek (Stav m.fl. 2007). Dessa resultat tyder på att grönfläckig padda har svårt att samexistera med evertebratpredatorer och att dammar bör vara temporära eller något salta. Resultaten i samma studie visar också att larverna kan vara födobegränsade. Täthetseffekter på överlevnad observerades av Dahlström (2005) vid studier i dammar i Limhamns kalkbrott, då man fann att högre initial täthet gav lägre procentuellt överlevnad. I närvaro av yngel av vanlig padda förkortades larvutvecklingsperioden för grönfläckig padda och de hade en mindre storlek vid metamorfosen. Däremot var larverna ”magrare” när de levde utan vanlig padda (Katzmann m.fl. 2003). Resultaten visar att inomartskonkurrens förekommer hos grönfläckig padda och att den grönfläckiga paddan också missgynnas vid förekomst av vanlig padda. Exempelvis förkom de aldrig i samma vatten i Warszawatrakten. Den grönfläckiga paddan fanns huvudsakligen i vatten som torkade ut och som saknade vegetation (Mazgajska 1996). Vidare hade den grönfläckiga paddan i detta område en konkurrensfördel i urbana miljöer eftersom den verkar vara väldigt tålig mot uttorkning. Den kan klara av att förlora upp till 50 % av vätskemängden, medan t.ex. vanlig groda dör vid 15 % vätskeförlust. Tidigare fanns den grönfläckiga paddan (1920-talet) mer sparsamt i området. Detta exempel tyder på att den grönfläckiga paddan är konkurrenssvag, men gynnas av temporära vegetationsrika vatten i torra landmiljöer.

Strandpadda

Rom och yngel äts av signal- och flodkräfta, samt av röd sumpkräfta (finns inte i Sverige). Strandpaddans yngel har ett kemiskt försvar vilket verkar fungera mot fiskar som regnbåge, karp och abborre. Däremot verkar sarv ha negativ effekt på strandpaddan (Denton och Beebee (1997). Det är därför möjligt att även andra mörtfiskar kan äta paddyngel. Ynglen undviks även av salamandrar (*Triturus alpestris*), men inte av dykarbaggars larver (Semlitsch och Gavasso 1992). Strandpaddan förkommer ofta i temporära vatten och det har visats ett negativt samband mellan larvtätheten och predatortäthet och att predatortätheten ofta ökar med tätheten av vegetation. Exempelvis var larvdödligheten högre när det fanns fler dykarbaggar (Row och Beebee 2005). Vidare är överlevnaden sämre i näringsfattiga vatten och tillförsel av föda ökar tillväxten (Denton och Beebee 1996). Man har funnit en täthetsbegränsad tillväxt hos strandpaddan i experiment, men mer intressant är att denna effekt verkar vara större när andra arter är närvarande (t.ex. vanlig padda och vanlig groda, Griffiths 1991, Griffiths m.fl. 1993, Bardsley och Beebee 2000, Richter-Boix m.fl. 2007, Figur 24). I närvaro av yngel av vanlig padda minskade överlevnad till metamorfos samtidigt som tidpunkten försenades. Vidare var konkurrenseffekten större när ynglen av strandpadda kom från en population som var inavlad (Rowe och Beebee 2003). Det mesta tyder på att strandpaddan blir negativt påverkad av vanlig padda, även när födotillgången är god. Man har också funnit att strandpaddans larver är väl anpassade till att filtrera växtplankton, även vid små koncentrationer och är betydligt bättre än vad yngel av vanlig padda (Viertel 1990). En slutsats är att vid eutrofiering av vatten gynnas vanlig padda, medan strandpaddan missgynnas. Men om vattnen inte är lämpliga för vanlig padda (uttorkningsbenägna och belägna i betesmark) gynnas strandpaddan av näringstillförsel (Denton och Beebee 1996).

Det verkar inte finnas några anpassningar till att undvika predation i form av ändrat beteende eller kroppsform hos strandpaddan (Lardner 2000, Richter-Boix m.fl. 2007). Däremot verkar de förlita sig på sitt kemiska försvar, vilket verkar vara effektivt mot de flesta fiskarter. En slutsats är att larverna av strandpadda inte behöver erfarenhet av predatorer vid utsättning, men också att utsättningar bör ske i vatten utan predatorer för att lyckas (gärna näringsrika vatten med lite undervattensvegetation). Förekomsten av vissa fiskarter kan ha positiva effekter på överlevnaden genom att eliminera större evertebratpredatorer.

Figur 24. Äggsträngar och amplexuspar (se pil) av vanlig padda i ett lekvatten i Smedstorp (70-011, Tomelilla kommun). Den vanliga paddan är en konkurrent till strandpadda och grönfläckig padda.

Lökgroda

Yngel äts av signalkräfta och regnbåge. Lökgrodan förekommer inte i vatten med rovfisk men verkar kunna samexistera med småspigg. Lökgrodan påverkas också negativt av täta bestånd av signalkräftor, eftersom man sett att de undviker vatten med mer än 10 kräftor per mjärde (Nyström m.fl., 2002). Det är troligt att kräftor har flera negativa effekter på lökgrodan. Dels kan de störa djuren när de sitter på botten och spelar, dels kan de beta ner vegetationen som behövs för romläggning och dels kan de predera på rom- och yngel. Däremot förekommer lökgrodan, och kan dessutom reproducera sig, i vatten där signalkräftan finns i lägre tätheter. Lökgrodans yngel verkar inte reagera på evertebratpredatorer genom att ändra kroppsform eller beteende som många andra arters larver gör (Lardner 2000). Eftersom ynglen blir väldigt stora är det möjligt att de vid snabb tillväxt snabbt blir för stora för predatorer som trollsländor, dykarbaggar och deras larver. Lökgrodan verkar vara anpassad till att leva i soluppvärmda permanenta vatten som ger god yngeltillväxt och därmed kan predationen från insekter begränsas.

Klockgroda

Klockgrodans släkting, den gulbukiga klockgrodan (*Bombina variegata*), reagerar på närvaro av trollsländelarve (i bur) genom att ändra kroppsform med mindre tillväxt som följd (Van Buskirk 2000) och verkar företrädelsevis förekomma i vatten utan fisk (Hartel m.fl. 2007). Även klockgrodan reagerar på trollsländelarver genom att ändra kroppssform, vilket leder till försenad metamorfos (Vorndran m.fl. 2002). I samma studie fann man att det fanns lokala genetiska anpassningar hos populationer, där larverna som härstammade från adulter från vatten med ett stort antal predatorer, utvecklade större ändringar i sin kroppsform med bättre överlevnad som följd. I jämförelse med klockgrodan verkar den gulbukiga förekomma i mer temporära vatten där antalet evertebratpredatorer är få. Därför är yngel av klockgroda mindre aktiva än yngel av den gulbukiga, och mindre känsliga för predation från salamandrar, dykar- och trollsländelarver (Kruuk och Gilchrist 1997). Den gulbukiga klockgrodan har istället anpassat sig till att ha en kortare larvutveckling i dessa mest temporära vatten.

Långbensgroda

Yngel äts av signalkräfta och regnbåge. Långbensgrodan verkar förekomma i alla typer av vatten, även de med rovfisk (Hartel m.fl. 2007). Den reagerar på närvaro av trollsländelarver (i bur) genom att ändra kroppsform med mindre tillväxt som följd (Van Bushkirk 2000, Teplitsky m.fl. 2005a). Samma effekter har man observerat i närvaro av storspigg och småspigg (Teplitsky m.fl. 2005a, b). Ändrad kroppsform leder till ökad sannolikhet för överlevnad (Teplitsky m.fl. 2004). I närvaro av småspigg ändrar larverna också sitt beteende och blir mindre aktiv i närvaro av fisklukt, vilket resulterar i sämre tillväxt (Teplitsky m.fl. 2003). Ägg av dess släkting, vanlig groda, har ett ganska bra predationsskydd genom det omgivande geléhöljet mot mindre predatorer som insekter och mindre vattensalamander. I vissa områden leker långbensgrodan tidigt på året, främst i uttorkningsbenägna vatten, vilket kan vara en anpassning till att minska predationsrisken och konkurrensen med andra amfibiearter under larvstadiet (Vignoli m.fl. 2007, Ahlén, under bearbetning).

Lövgroda

Rom och yngel äts av signal- och flodkräfta. Yngel äts också av regnbåge. Reagerar på närvaro av trollsländelarv (i bur) genom att ändra kroppsform med mindre tillväxt som följd (Van Buskirk 2000). Lövgrodan saknas i regel i vatten med rovfisk (Fog 1988, Brönmark och Edenhamn 1994, Hartel m.fl. 2007), men ändrar kroppsform fast inte beteende i närvaro av fisklukt (Teplitsky m.fl. 2003).

Större vattensalamander

Yngel äts av signalkräfta och regnbåge. Den större vattensalamandern påverkas negativt av fiskförekomst och även småspigg medför utebliven reproduktion (Lund 2004, Reshetnikov 2003, Hartel m.fl. 2007). Till skillnad från många andra amfibielarver verkar larverna av större vattensalamander öka sin aktivitet i närvaro av trollsländelarver, vilket kan vara en anpassning till att undvika vegetation där trollsländor ofta lurar på sina byten. I närvaro av trollsländelarver utvecklade salamanderlarverna en annan kroppsform (bl.a. längre stjärt). En annan anpassning hos större vattensalamander är att de snabbt kan växa sig stora och därmed bli mindre känsliga för predation från insekter (Schmidt och Van Buskirk 2005). Larver av större vattensalamander hade negativa effekter på andra salamanderlarver (t.ex. mindre arter) genom predation och genom att förlänga tidpunkten till metamorfos, vilket troligen är en effekt av att de gömmer sig och inte kan äta i lika mycket (Van Buskirk 2007).

Ätlig groda

Rom och yngel äts av signal- och flodkräfta. Även den ätliga grodan reagerar på närvaro av trollsländelarv (i bur) genom att ändra kroppsform med mindre tillväxt som följd (Van Buskirk 2000). Liknande resultat fann Van Buskirk och Arioli (2002) vid studier av gölgrodan. Verkar förekomma i alla typer av vatten, även de med rovfisk (Hartel m.fl. 2007). Larverna minskar sin aktivitet i närvaro av gädda (Horat och Semlitsch 1994). Sjögrodans larver var mindre känsliga för fiskpredation jämfört med yngel av lövgroda och långbensgroda och de ändrade sin kroppsform (Teplitsky m.fl. 2003). Även om den ätliga grodan verkar förekomma i många olika typer av vatten, är den mest känslig för fiskpredation följt av salamandrar och trollsländelarver (Semlitsch 1993). Predationen på larver kan leda till minskad födokonkurrens med ökad storlek vid metamorfos som följd.

Vattenkvalitet och klimatförändringar

Amfibier har genomsläpplig hud och saknar fjäll, hår och fjädrar samt lägger ägg som saknar skal och är därför speciellt känsliga för förändringar i temperatur, nederbörd och UV-strålning (Blaustein och Johnson 2003). Under larvstadiet är amfibier också känsliga för ämnen som klorin, bekämpningsmedel (pesticider), desinfektionsmedel (t.ex. jod), ammonium och tungmetaller (Crawshaw 2000). Normala nivåer för missbildningar hos amfibier ligger runt 1 %, men exempelvis kan bekämpningsmedel, konstgödsel och surt vatten (pH 4) orsaka ökad frekvens av missbildningar under larvstadiet i naturen (Crawshaw 2000, Quellet 2000). Även om habitatförstöring, introducerade arter och sjukdomar har kopplats till populationsminskningar hos amfibier finns det även andra hot som är kopplade till mänskliga aktiviteter. Det finns exempel på amfibiepopulationer som minskat även i naturreservat och därför kan man misstänka

att det finns globala effekter som kan orsaka dessa nedgångar, t.ex. luftburna föroreningar. I dagsläget är underlaget begränsat för att kunna bedöma om spridning av föroreningar kan förklara minskningar hos amfibiepopulationer globalt (Schiesari m.fl. 2007). En effekt av ändrat klimat är t.ex. minskad nederbördsmängd, vilket kan påverka arter som lever i temporära vatten genom att minska deras reproduktionsframgång (Daszak m.fl. 2005). Även om det inte med säkerhet går att koppla föroreningar och klimatförändringar till globala minskningar av amfibiepopulationer, finns det bevisade effekter på lokal nivå (sammanfattat i Blaustein m.fl. 2003). Det förekommer direkt dödliga effekter av t.ex. UV-B strålning och föroreningar, men det finns även indirekta effekter på t.ex. beteende och missbildningsfrekvens, vilket kan påverka risken för predation. Forskningen kring icke dödliga effekter av olika föroreningar och klimatförändringar, i kombination med t.ex. predation, är i dag ett mycket aktuellt forskningsområde.

Närsalter

Närsalter (kväveföreningar) når småvatten i jordbrukslandskapet genom läckage från åkermark, vid spridning av gödsel, betesdjur som förorenar samt via nederbörd (Figur 25). Ammonium, nitrit och nitrat är ofta de kväveföreningar som kan förekomma i sådana koncentrationer att de kan ha negativa effekter på amfibier i lekvattnen (Marco och Blaustein 1999, Knutson m.fl. 2004) medan konstgödsel möjligen kan påverka amfibier under landlivet. Betesdjur kan förorena vattnen, vilket kan ha direkta och indirekta (minskad utbredning av undervattensvegetation) effekter på amfibieförekomsten (Jansen och Helaey 2003, Figur 25). I en sammanställning över nitrateffekter i USA fann man koncentrationer i småvatten som kunde orsaka icke dödliga, men negativa, effekter på amfibielarver (2,5–100 mg/l, Rouse m.fl. 1999). I Kanada fann man att kläckningsframgången försämrades för *Rana aurora* i jordbruksområden (ammoniumkoncentrationer upp till 1,3 mg/l, De Solla m.fl. 2002). Nitrit-kväve koncentrationer på 3,5 mg/l (får betraktas som höga) orsakade försämrad tillväxt hos yngel av *Rana cascadae* (Marco och Blaustein 1999).

Figur 25. Till vänster lekdamm för lökgroda i jordbrukslandskap (86-299, Ystad kommun). Vattnet ligger direkt i åker utan skyddszon. Risken är väldigt stor att näringsämnen och bekämpningsmedel läcker ut i vattnet. Till höger betande kor som förorenar ett mindre vatten.

I en experimentell studie där embryon av bland annat strandpadda och lövgroda utsattes för ammoniumnitratkoncentrationer (0-200 mg/l) under 15 dagar fann man att lövgrodan var mest känslig och dödlighet observerades även vid koncentrationer på 25 mg/l. Vanlig padda var också känslig för höga koncentrationer (200 mg/l) medan strandpaddan var mindre känslig (Ortiz m.fl. 2004). Även om överlevnaden var bättre hos strandpaddan uppvisade larverna deformiteter vid

den högsta koncentrationen. I ett annat experiment visade Ortiz m.fl. (2006) att känsligheten hos strandpaddans yngel var större i senare delen av larvutvecklingen. Det kan också finnas lokala anpassningar till förhöjda närsalter. I en undersökning av vanlig groda från södra respektive norra delarna av Sverige, där populationer i söder är mer utsatta för närsalter än de i norr, fann man vissa skillnader. Nitrathalter som förekommer i naturen påverkade främst tillväxten negativt för de norra populationerna. Däremot fann man ingen dödlighet. Istället verkade ammonium vara mer skadligt. Resultat från Danmark och Sverige tyder på att lökgrodan inte kan reproducera sig i de mest näringsrika vattnen. Lyckad reproduktion skedde bara när ammoniumkoncentrationen var lägre än 0,2 mg/l (Hansen 2002, Nyström m.fl. 2007).

Vuxna individer av större vattensalamander dog i samband med lekvandringen på våren till följd av att de kommit i direkt kontakt med konstgödsel (Amtkjær 1995). På samma sätt fann Oldham m.fl. (1997) att vanliga grodor, som migrerar i åkermark, kan dö vid direkt kontakt med konstgödsel (normala gödselgivor), men inte när gödselkornen lösts upp i jorden. Om konstgödsel kan orsaka icke dödliga skador på groddjur är inte känt.

Bekämpningsmedel och miljögifter

Förekomsten av bekämpningsmedel kan ha stor effekt på mångfalden i småvatten. I områden där bekämpningsmedel använts under en längre tid finns en koppling mellan detta och populationsminskningar hos amfibier (Davidson 2004). Det finns även indikationer på att luftburna bekämpningsmedel kan orsaka amfibieminskningar i områden som i övrigt saknar störningar från människan (Sparling m.fl. 2001, Davidson och Knapp 2007). Klorerade bekämpningsmedel kan ansamlas i vuxna amfibier och larver och i Italien fann man att onormalt stora yngel av ätlig groda hade högre koncentrationer av klorerade bekämpningsmedel än de normalstora ynglen. Däremot var koncentrationerna i vattnet eller djuren inte så höga att de borde vara dödliga, men kan tillsammans med andra störningar eller predation vara negativt för reproduktionen (Fagotti m.fl. 2005). Insekticider kan påverka artsammansättningen av rovlevande insekter, vilket indirekt kan ha positiva effekter på vissa arter av amfibielarver. Å andra sidan vekar t.ex. Roundup (ett ogräsmedel) ha mer negativa effekter på amfibielarver än på insekter (Relyea 2005). Samma gäller ogräsmedlet atrazine som i naturligt (men högt) förekommande koncentrationer (400µg/l) var dödligt för embryon och orsakade ökad aktivitet och minskad tillväxt hos salamandern *Ambystoma barbouri* (Rohr m.fl. 2004). Vi har inte hittat några artiklar som berör känsligheten hos våra svenska amfibier för bekämpningsmedel men experimentella studier av klockgroda i 11 danska dammar, som låg i jordbruksområden, visade att ogräsmedel (14 st.) kunde hittas i 10 av dem (även i en damm som låg utanför odlade områden). Insekticider (3 st.) och fungicider (svampbekämpningsmedel, 2 st.) hittades i sex dammar. De högsta koncentrationerna av ogräsmedel var 11 400 µg/l, för insekticider 460 ng/l och för fungicider 7 475 µg/l. Förekomst av bekämpningsmedel minskade med ökad andel och bredd på buffertzonen även om buffertzonen inte helt kunde skydda mot bekämpningsmedel som sprejats. Effekter av bekämpningsmedel på larver av klockgroda fann man bara i en damm, men man kunde inte säga om orsaken var direkt eller indirekt. Bekämpningsmedel påverkade inte kläckningen i något fall utan det var de små ynglen som påverkades i den ovan beskrivna dammen. Studien visade också att överlevnaden av vuxna klockgrodor var lägre i intensivt odlat landskap jämfört med icke odlade landskap (Briggs och Damm 2004). Amfibier verkar vara tåligare mot insekticider än vad insekter är, men även direkt applicering av insekticider (pyretrum) i dammar kan orsaka dödlighet, missbildningar och minskad tillväxt även hos amfibier. Detta har

visats för klockgrodan i Danmark (Larsen m.fl. 2004).

Organiska svårnedbrytbara miljögifter, som t.ex. PCB, sprids bland annat via atmosfären och finns över hela jordklotet. De finns även i svenska amfibier även om det endast är få studier som gjorts. Ter Schure m.fl. (2002) visade vid analyser av vanlig groda på varierande förekomst av dessa miljögifter. De fann störst förekomst av miljögifter hos grodor i södra Sverige. De sammanställde även litteraturen och påpekade att dessa miljögifter kan vara dödliga och orsaka missbildningar. Denna frekvens stiger med ökad koncentration i djuren och larverna. Organiska miljögifter kan, precis som ötsrogenliknande preparat, även påverka fertiliteten hos amfibier genom att hanar kan utveckla ägganlag (Qin m.fl. 2007). Det är därför möjligt att även svårnedbrytbara organiska miljögifter kan bidra till minskningar i amfibiepopulationer. Kunskapsläget idag är däremot bristfälligt och några direkta bevis finns inte.

Försurning

Lågt pH (<5) kan påverka kläckningsframgång, tillväxt och frekvens av missbildningar hos amfibier i Sverige (Pahkala m.fl. 2001). Effekten av försurning (lågt pH) på amfibier är dock ganska komplicerad eftersom påverkan på reproduktionsframgången varierar mellan arter, med vattenfärg och med koncentrationer av tungmetaller (Pierce 1993). Känsligheten för försurat vatten kan också variera mellan olika populationer. Hos åkergroda har man funnit anpassningar till lägre pH (Söderman, 2006). Dessutom har man visat att en hona som kommer från miljöer med lågt pH får yngel som är mer anpassade till lägre pH redan från födseln (Räsänen och Kruuk, 2007). Negativa effekter på reproduktion kan bero på att äggen inte blir befruktade, direkt giftiga effekter på embryon och/eller svampangrepp. Effekter av tungmetaller är ofta direkt beroende av pH-värdet, och många tungmetaller är giftigast när de är lösta i vattnet, kring pH 5. Större vattensalamander lyckades däremot att reproducera sig i vatten i Kronobergs län även när pH-värdet var 5,4 i samband med leken (Stenberg och Nyström 2007, Figur 26).

Figur 26. Larv av större vattensalamander i Kronobergs län. Fångad i vatten där pH var 5,4 under leken i maj.

Lökgrodan och strandpaddan verkar vara känsliga för försurning. De reproducerar sig inte i vatten där pH understiger 6. En studie i Holland (Strijbosch 1979) visade att rommen drabbades av

svampangrepp i de mest försurade vattnen, men det verkade skilja mellan olika arter. Av de arter som är aktuella för denna genomgång var lökgrodan mest känslig och äggen började angripas av mögelsvamp redan vid pH 6. Detta har vi även observerat i Frihultsområdet (Sjöbo kommun), där det finns några vatten som har relativt lågt pH (5,5–6,0). Även den ätliga grodans rom verkar angripas av mögel när pH-värdet understiger 6. Strandpaddan verkade något tåligare än brungrodor, ätlig groda och lökgroda i den Holländska studien och mögelangrepp observerades först vid pH-värden under 5. I en sammanfattande artikel om försurning redovisade Pierce (1993) att vid pH 4,0–4,7 dör 50 % av strandpaddans embryon. Motsvarande värde för långbensgroda och ätlig groda var vid pH 4,5. Sammanfattningsvis visar litteraturen att det är svårt att sätta gränsvärden för olika arters tålighet eftersom det kan finnas lokala anpassningar.

Salinitet

Av våra amfibier är det främst strandpaddan och den grönfläckiga paddan som klarar av att reproducera sig i vatten som är saltpåverkade (t.ex. bräckt vatten). Trots att klockgrodan, bland annat vid Mölle (Figur 27), lever i kustnära vatten har vi inte hittat några vetenskapliga studier om salttolerans hos klockgrodan. Fördelen med en anpassning till att kunna leva i bräckt vatten är avsaknaden av predatoriska insekter och konkurrerande arter, t.ex. vanlig padda. Det finns skillnader i salttolerans mellan arter, mellan populationer och mellan larver och vuxna individer. Generellt har de vuxna djuren bättre förmåga att överleva i saltare vatten än vad larver har. För de flesta arter som förekommer i Sverige, utom strandpadda och grönfläckig padda, verkar de vuxna djuren klara av ca 7 ‰ (t.ex. vanlig padda, vanlig groda och ätlig groda) medan den grönfläckiga paddan och strandpaddan kan klara 15-17‰ (Katz 1973, Viertel 1999). Därmed borde såväl grönfläckig padda som strandpadda kunna sprida sig kortare sträckor mellan öar i Östersjön, vilket inte är troligt att andra arter kan. När det gäller ägg- och yngelstadierna kan strandpaddan i Sverige reproducera sig vid 4 ‰ och i England vid 4,2 ‰ (larverna klarade upp till 7 ‰, Viertel 1999 och referenser däri). I Tyskland undvek den vanliga grodan att reproducera sig i bräckt vatten och den övre gränsen för reproduktion låg omkring 2,2 ‰.

Figur 27. Kustnära lekvatten (84-006) för klockgroda på Mölle fålad.

Liknande resultat visade Lardner (2000) för åkergroda och vanlig groda i Sverige. Oavsett om äggen kom från områden som ofta var påverkade av salt eller inte, började yngeldödligheten öka vid 2 °C. Lövgrodan i Holland verkar inte förekomma i vatten med en kloridjonhalt över 500 mg/l (motsvarar 0,5 ‰, Vos och Stumpel 1995). I det kustnära Vikhögsområdet isydvästra Skåne, verkade inte lökgrodan reproducera sig i vatten som hade kloridjonhalter på upp emot 200 mg/l (0,2 ‰, Nyström m.fl. 2007).

Helt klart kan det finnas lokala genetiska anpassningar och skillnader mellan populationer. Strandpaddor från brackvatten (i Spanien) hade större genetisk variation och högre yngelöverlevnad (salttolerans, i 6 resp. 8 ‰) än paddor från sötvattensområden (Gomez-Mestre och Tejedo 2004). Men saliniteten påverkade yngelöverlevnaden negativt för de flesta populationer, även om populationer från områden med bräckt vatten hade högre tolerans (Gomez-Mestre och Tejedo 2003). Däremot hade populationer från bräckta vatten inga problem med att överleva i sötare vatten. Den övre gränsen för tolerans (d.v.s. när de började dö) var 10 ‰ för alla populationer. I detta fall innebar det att reproduktionen slogs ut helt över 10 ‰. Andra data från England tyder på en tolerans på 4,5 ‰, vilket visar att toleransen kan variera mycket (Gomez-Mestre och Tejedo 2003). Liknande toleransnivåer finns rapporterade för grönfläckig padda i Danmark. På Sprogø observerades ingen reproduktion under år när salthalten var över 10 ‰ (Hesselsø 1997). I Limhamns kalkbrott är den högsta saliniteten i lekvattnen ca 2,1 ‰ (Wirén, i tryck) och innebär därför inga problem för reproduktionen. Men det finns inga studier som visar på att den grönfläckiga paddan från Limhamnspopulationen är anpassad till högre salthalter.

UV-B strålning

Till följd av tunnare ozonskikt har UV-B strålningen ökat, främst i områden på hög höjd. Det finns ett stort antal studier som visar på dödliga och icke dödliga effekter av förhöjd UV-B strålning på amfibier. UV-B strålning kan minska larvernas tillväxt, försvaga immunförsvaret och framkalla många sekundära skador, som t.ex. missbildningar, men även beteendeförändringar (Blaustein och Johnson 2003). När det gäller de svenska arterna visade Langhelle m.fl. (1999) i ett experiment att en liten ökning i UV-B strålning inte hade några negativa effekter på larver eller ägg av strandpadda eller lövgroda. Detta trots att äggen eller larverna utsattes för konstant ljus utan möjlighet att gömma sig. Vad man observerade var att yngel av lövgroda blev mörkare till färgen. Ägg och larver av större vattensalamander blev däremot negativt påverkade av UV-B strålningen och dog i högre utsträckning. Under naturliga förhållanden, där embryot ligger skyddat i växtblad, är säkerligen effekterna inte lika stora. Effekter av ökad UV-B strålning borde enbart påverka ägg och larver av arter som lever i grunda och klara vatten, d.v.s. arter som grönfläckig padda och strandpadda, men åtminstone strandpaddan verkar ha en effektiv pigmentering som skyddar mot UV-B strålning (Langhelle m.fl. 1999). Man kan dock inte utesluta att UV-B strålningen kan ha negativa effekter i kombination med annan stress, t.ex. predation, föroreningar och temperatur (se kombinerade effekter).

Kombinerade effekter

Effekterna av förhöjda nitrathalter (d.v.s. minskad överlevnad) kan öka om det samtidigt finns en förhöjd UV-B strålning, vilket visats för såväl larver av grodor (*Hyla regilla*) som salamandrar

(*Ambystoma macrodactylum*) (Hatch och Blaustein 2003). Effekter av UV-B strålning kan också öka i surare vatten (Middleton m.fl. 2001). Däremot påverkades inte överlevnaden och utvecklingen av åkergrodeyngel i Sverige vid nuvarande strålningsnivå vid pH 5 (Pahkala m.fl. 2001). Det finns däremot studier på andra arter som visar att just kombinationen av UV-B strålning på hög höjd och surt vatten kan minska yngelöverlevnaden men att dessa faktorer var för sig inte ökar dödligheten (sammanfattat i Balustein m.fl. 2003). Predationsrisken kan också öka genom att larver tvingas ändra sitt beteende för att undvika UV-B strålning (uppsöka djupare vatten) och få ökad pigmentering som gör dem mer synliga för predatorer (Garcia m.fl. 2004).

Även bekämpningsmedel kan påverka beteende och predationsrisken hos amfibielarver. Exempelvis visade sig vanligt förekommande koncentrationer av fungicider (svampmedel) medföra att yngel av vanlig groda minskade sin aktivitet, med minskad tillväxt som följd. Dessutom medförde fungiciden att grodynglens tillväxt blev ännu sämre i närvaro av predator (Teplitsky m.fl. 2005c). Malathion som bland annat används för att kontrollera malariamyggor, var något giftigt för flera arter av amfibier, och dess effekt fördubblades (yngeldödligheten) när det fanns predationsrisk (Relyea 2004). Naturligt förekommande koncentrationer av insekticiden endosulfan i Australien ledde till minskat födointag hos grodan *Limnodynastes peroni*i. Larverna blev också mer utsatta för predation av en trollsländelarv (Broomhall 2004).

Lövgrodan undviker vatten som har höga närsaltkoncentrationer i jordbruksmiljö. Men många vatten i jordbrukslandskapet är samtidigt exponerade för bekämpningsmedel, vilket troligtvis gör att det finns en kombinerad effekt som gör att lövgrodan undviker dessa vatten (Pellet m.fl. 2004).

De negativa effekter av nitrit som observerats på amfibielarver verkar minska i miljöer med högre salthalt, vilket kan bero på att kloridjoner delvis motverkar giftigheten hos nitrit. För strandpaddan ökade yngelöverlevnaden och tillväxten i bräckt vatten jämfört med sött vatten i närvaro av nitrit (Shinn m.fl. 2007).

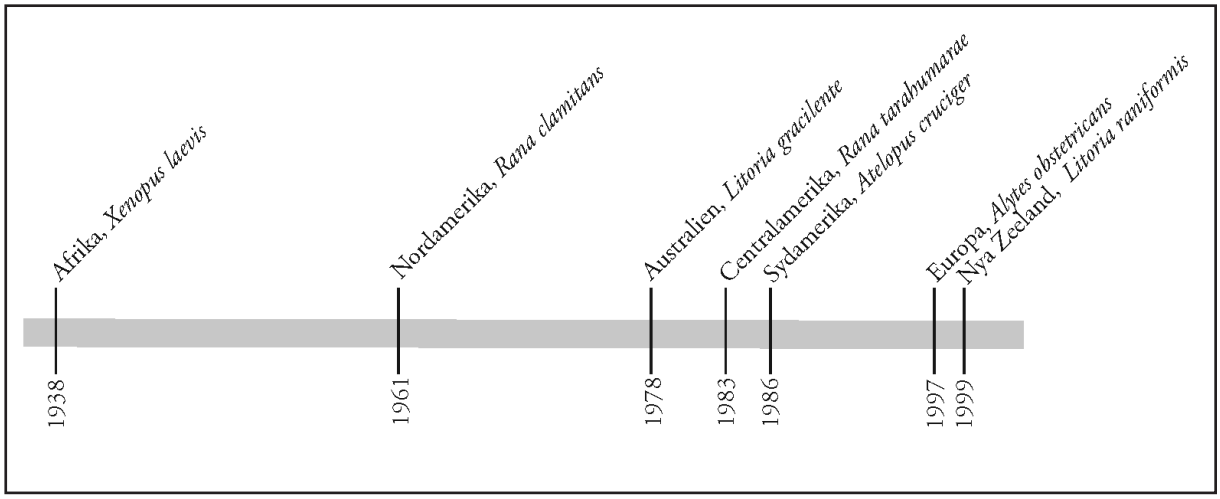
Sjukdomar

Tidigare ansåg man som regel inte att arter dog ut på grund av sjukdomar, eftersom sjukdomsspridningen minskade när bärarna av sjukdomen börjar bli färre och sjukdomen kan därför inte spridas vidare så lätt (McCallum och Dobson 1995). Sjukdomar räknas därför ofta bara in som en del i den naturliga variationen i populationsstorlek. Det finns nu starka indikationer på att infektionssjukdomar påverkar vilda populationer av amfibier negativt (Daszak m.fl. 2003, Lips m.fl. 2006). I samband med miljöförändringar, som i sig gör djuren stressade, kan djuren vara mer mottagliga och effekten av sjukdomarna blir därför större. Idag diskuterar man framförallt tre olika patogener (smittämnen) hos groddjur: chytridiomycosis, ranavirus och *Saprolegnia* (smutsvattensvamp)(Harp och Petranka 2006, Daszak m.fl. 2003).

Chytridiomycosis

Chytridiomycosis är en sjukdom som orsakas av svampen *Batrachochytrium dendrobatidis*. Den sprids via zoosporer som kräver vatten eller fukt för att kunna överföras. Svampen angriper huden på amfibier i hela världen. Det verkar som om svampen är mest aggressiv under lite

svalare månader. I Australien fann man att det fanns flest utbrott av chytridiomycosis under de månader då temperaturen var strax under 20°C (Kriger och Hero 2007). Symptom som groddjuren uppvisar är förtjockningar och uppluckringar av huden. Huden kan dessutom vara torr och små sår kan också förekomma. Beteendeförändringar såsom slöhet och att djuren inte flyr eller gömmer sig och de sitter ofta med bakbenen ut från kroppen. Man uppskattar att upptill 200 groddjursarter har minskat eller dött ut till följd av denna sjukdom (Schloegel m.fl. 2006, Mendelsson m.fl. 2006, Skeratt m.fl. 2007). Där chytridiomycosis finns kan man förvänta sig att 50 % av groddjursarterna dör ut och att 80 % av individerna dör (Lips m.fl. 2006). Troligen har svampen sitt ursprung i Afrika, där man har funnit chytridiomycosis hos konserverade klogrodor (*Xenopus sp.*) från 1938 (Weldon m.fl. 2004). Svampen har sedan dess spridits över hela världen och upptäcktes i Europa 1997 (Figur 28).



Figur 28. Tidslinje som visar när svampsjukdomen chytridiomycosis först konstaterades i olika världsdelar. Fritt omarbetad efter Weldon m.fl. 2004.

I Spanien, Portugal, Schweiz, Italien och England har man funnit infekterade grodor i naturen (bl.a. eldsalamander, *Salamandra salamandra* och vanlig padda) (Garner m.fl. 2005, Bosch och Martínez-Solano 2006, Bosch m.fl. 2001, Simoncelli m.fl. 2005) men i norra Europa har man ännu bara funnit svampsjukdomen hos grodor i fångenskap. I England fann man däremot svampsjukdomen hos två introducerade oxgrodor i naturen, men inte hos någon inhemsk art. I Europa fann man den hos 20 av 28 undersökta arter, från flertalet olika släkten. Totalt undersöktes 1 664 individer, varav 197 från Sverige. Ingen av dessa 197 var infekterade (Garner m.fl. 2005). Alla arter av amfibier verkar smittas av svampen. En del arter får inga direkta symptom (Daszak m.fl. 2005, Davidson m.fl. 2003, Simoncelli m.fl. 2005), medan andra arter dör av infektionen. I Italien, där det finns gölgrodor och ätlig groda (hybrid mellan gölgroda och sjögroda) fann man att gölgroda uppvisade symtom, medan den ätliga grodan var infekterad men uppvisade inga symtom (Simoncelli 2005). I Australien har man nyligen upptäckt populationer (adulta djur) av den australiska lövgrodan (*Litoria wilcoxii*) som i naturen varit infekterad av svampsjukdomen, men som inte uppvisade några symptom (Kriger och Hero 2006). Kriger och Hero (2006) har framfört tre olika hypoteser som kan vara troliga förklaringar till detta. Antingen i) dödar bara svampen metamorfer och juveniler, eller ii) var det dåliga förhållanden för svampen, vilket skulle göra den mindre aggressiv, eller iii) har denna population byggt upp ett försvar mot svampsjukdomen, vilket skulle göra att de inte blir sjuka, vilket verkar vara den mest troliga förklaringen. Man kan kanske jämföra med att signalkräftor kan bära på kräftpest utan att bli sjuka under normala förhållanden, medan flodkräftan dör av samma svampsjukdom. I USA

infekterade man två grodarter och en salamanderart (*Rana yavapaiensis, R. boylii* och *Ambystoma tigrinum*, tigersalamander) med *B. dendrobatidis* i en labstudie. Alla tre arterna blev infekterade, men uppvisade inga symptom och dog inte under de 60 dagar som försöket pågick (Davidson m.fl. 2003). I huden hos groddjur produceras slem, som bland annat innehåller ämnen (peptider) som skyddar mot sjukdomar och som kan leda till minskad tillväxt hos svampen. I Australien har man visat att skillnader i motståndskraft mot chytridiomycosis mellan fyra olika grodarter är kopplat till hur mycket sådana ämnen som finns på huden (Woodhams m.fl. 2007a). Enligt de senaste rönen har man lyckats med försök att vaccinera klogrodor mot chytridiomycosis på laboratorium (Woodhams m.fl. 2007b).

Sammanfattningsvis är det väldigt viktigt att man inte riskerar att importerade grodor kan sprida svampsjukdomen i Sverige. Klogroda finns att köpa i många zooaffärer, medan oxgrodan inte är lika lätt att få tag på. Dessutom är det enligt CITES förordning 349/2003 (om förbud mot införsel av vissa arter av vilda djur och växter, Centrum för biologisk mångfald, 2004) förbjudet att importera oxgrodan till Sverige utan dispens från jordbruksverket.

Ranavirus

Ranavirus är en virussjukdom som orsakar sår och vävnadsdöd (nekros) hos groddjur, reptiler och fisk. I England dog under 1990-talet 10 000-tals vanliga grodor årligen av sjukdomar som orsakas av ranavirus (Cunningham m.fl. 2007a). Men man vet idag väldigt lite om hur viruset sprids och vilken effekt det har på värdpopulationerna, men man har kunnat visa att det kan överföras om infekterade döda grodor äts upp av andra amfibier och att det kan spridas genom kontakt med infekterat vatten (Harp och Petranka 2006). I en studie i England där man infekterade vanlig groda med ranavirus som kommit från infekterade vanliga paddor visar att det är samma, eller väldigt lika, ranavirus som infekterar både grodor och paddor (Cunningham m.fl. 2007b).

Saprolegnia (smutsvattensvamp)

Saprolegnia är ytterligare en svampsjukdom som angriper framförallt skadade djur. Väldigt vanlig hos t.ex. fisk där man ser ”luddiga” svampangrepp på sår. Svampen kan döda ägg hos groddjur (bl.a. lökgroda i sura vatten, Strijbosch 1979), men anses inte påverka populationer på sikt (Daszak m.fl. 2003, Harp och Petranka 2006). I stort sett allt som skadas i vatten blir förr eller senare angripet av *Saprolegnia*.

Sjukdomar och klimatförändringar

Den globala uppvärmningen innebär att det lokala klimatet förändras, t.ex. ökad temperatur och förändrad mängd nederbörd. I Costa Rica har man visat att populationsnedgångar hos amfibier och reptiler är kopplade till klimatförändringar som i sin tur medförde mindre mängd nedfallna löv och därmed färre skuggplatser under den varmare säsongen (Whitfield m.fl. 2007). För groddjur innebär förändringar i temperatur och nederbörd ofta ökad stress. Stress innebär ökad energiförbrukning, vilket kan leda till ett försvagat immunförsvar och högre mottaglighet för sjukdomar (Pounds m.fl. 2006, Alford m.fl. 2007, DiRosa m.fl. 2007, Pounds m.fl. 2007, Wake 2007, Raffel m.fl. 2006, Bosch m.fl. 2007, Reading 2007, Figur 29). Man har t.ex. visat att en ökad temperatur på natten, då många groddjur är aktiva, gör att svampen *B. dendrobatidis* (som

orsakar chytridiomycosis) är mer aggressiv då temperaturen ligger närmre svampens optimala temperatur (Pounds m.fl. 2006). I Spanien har man kunnat visa att utbrott av chytridiomycosis är kopplade till klimatförändringar (Bosch m.fl. 2007). De kunde koppla utbrotten till ökat antal dagar som hade temperatur mellan 21-27°C. Men antalet dagar som var över 28°C var oförändrat (vilket verkar vara för varmt för svampen att klara sig).

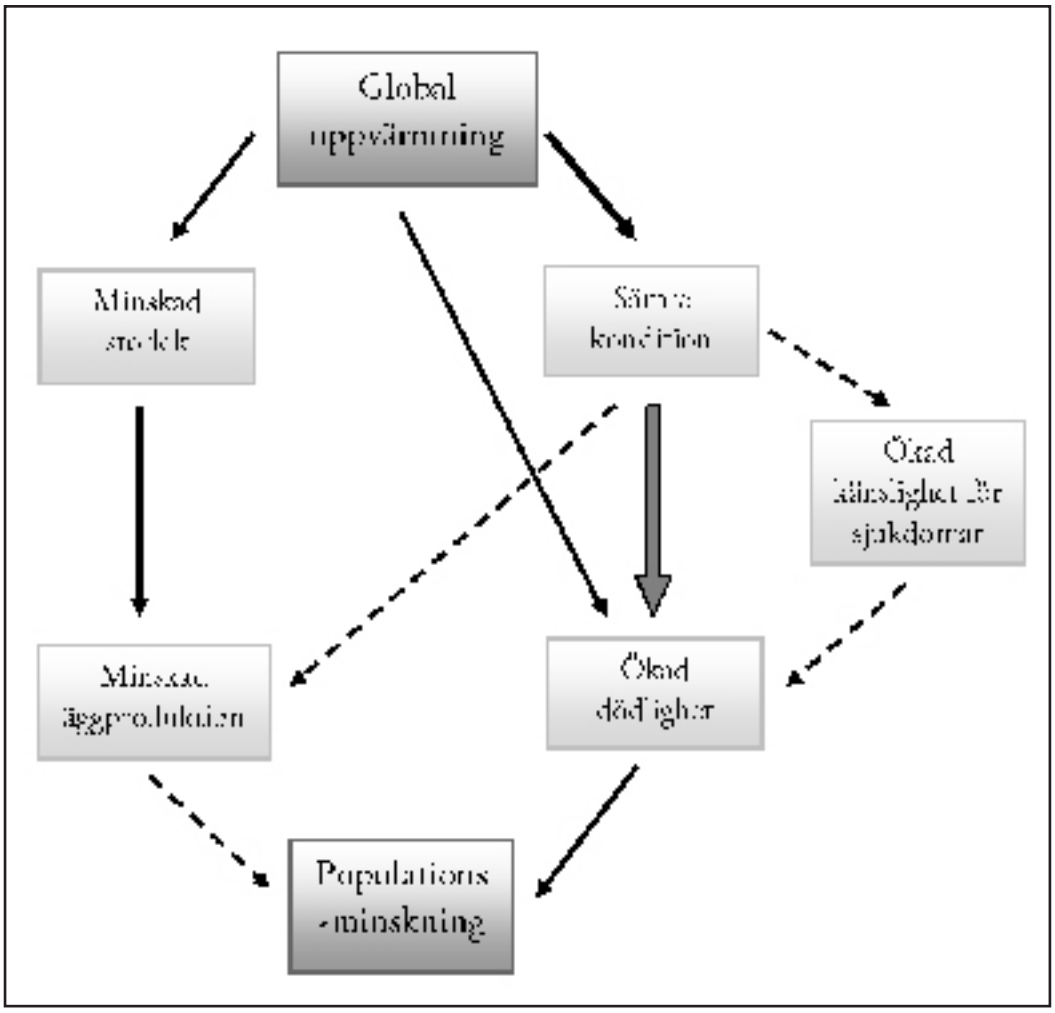
Immunförsvaret hos groddjur brukar vara på sparlåga under vinterdvalan, eftersom det kostar energi att ha ett starkt immunförsvar och infektionsrisken oftast är lägre på vintern (Raffel m.fl. 2006). Kortare och mildare vintrar kan leda till fler utbrott av chytridiomycosis, vilket skulle innebära att groddjurens immunförsvar inte är tillräckligt starkt om de exponeras för *B. dendrobatidis* direkt efter vinterdvalan.

Mildare och kortare vintrar kan även göra så att vinterdvalan blir störd. I England har man utvärderat fältdata på vanlig padda från åren 1983-2005 och kopplat det till temperaturförändringar (Reading 2007). Medeltemperaturen hade ökat under perioden. Medelvärdet för lägsta temperatur hade ökat med 0,8°C och medelvärdet för högsta temperatur hade ökat med 1,5°C. Man räknade ut ett konditionsindex och mätte storlek på vanlig padda. Konditionsindex och överlevnad hade minskat under hela perioden hos honorna. Detta tror man främst beror på att en högre temperatur innebär en högre ämnesomsättning och därmed högre energiförbrukning än vanligt under vinterdvalan, d.v.s. den lagrade energin räcker inte hela vintern. En annan följd av ökad ämnesomsättning är att honorna var mindre vid första reproduktionen, vilket ofta innebär sämre reproduktion (t.ex. färre ägg, Gibbons och McCarthy 1986). Slutsatsen var att högre temperatur leder till sämre kondition och mindre storlek hos honorna, vilket i sin tur leder till minskad överlevnad och sämre reproduktion (Figur 29).

Mångfald: faktorer som påverkar förekomst och icke förekomst

Som tidigare nämnts finns det flera faktorer som påverkar antal arter av amfibier i ett lekvatten. Urbanisering medför med alla sina negativa faktorer (ogynnsamt mikroklimat, avsaknad av övervintringsplatser, dålig födotillgång, hög trafikintensitet etc.) färre antal amfibiearter. I Nordamerika var effekten av vägutbyggnad lika negativ för amfibiefaunan som skogsavverkningar (inom 2000 m från lekvattnen), även om dessa faktorers relativa betydelse varierade mellan olika arter (Eigenbrod m.fl. 2008). Antalet amfibiearter i dammar (76 undersökta) ökade linjärt med avståndet från Warszawas stadskärna (Mazgajska 1996). Arter som saknades i de mest urbana miljöerna var klockgroda, lövgroda, strandpadda och större vattensalamander. I tempererade områden, där det inte finns störningar av mänsklig aktivitet eller förorening av lekvattnet, är det uttorkningsrisken, förekomsten av fisk och graden av beskuggning som ofta är viktiga faktorer för mångfalden.

Störst mångfald finns i regel i icke uttorkningsbenägna vatten som saknar fisk (Wellborn m.fl. 1996). I uttorkningsbenägna vatten finns det generellt färre predatorer än i vatten som torkar ut, även i Sverige (Loman 2002). Anledningen till det lägre artantalet är att det i dessa vatten krävs anpassningar såsom snabb tillväxt och kort tid till metamorfos. I dessa vatten är ofta födokonkurrensen stor medan predationsrisken är liten. I permanenta vatten med fisk finns i regel bara arter som anpassat sig till att samleva med fisk, t.ex. med hjälp av kemiskt försvar eller ändrat

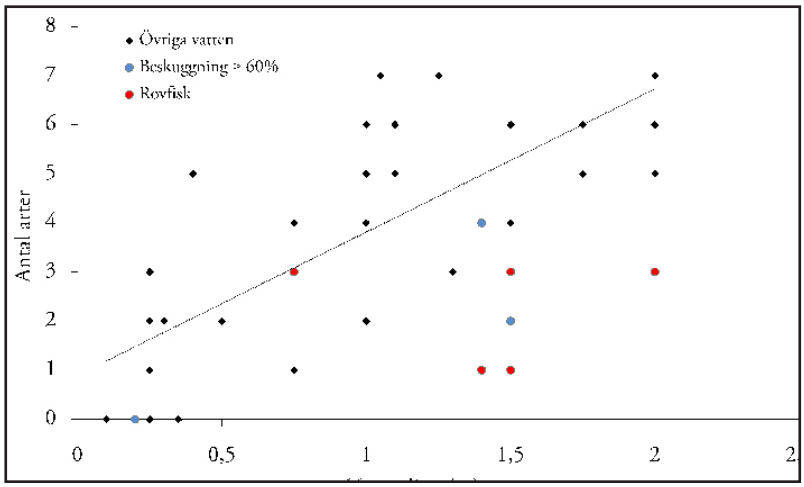


Figur 29. Flödesdiagram som visar hur global uppvärmning skulle kunna leda till populationsminskningar hos amfibier. Fritt omarbetad efter Reading (2007).

beteende för att gömma sig för fisken. I permanenta vatten utan fisk är det i regel predatorer som dykarlarver och trollsländor som dominerar (även salamandrar), vilka inte är lika effektiva predatorer som fisk och därför är artantalet ofta störst i dessa vatten. Andra viktiga faktorer i vattenmiljön som påverkar artantalet är temperatur. Skuggade vatten har en lägre diversitet av amfibier även om det finns arter som är anpassade till denna miljö (Werner och Glennemeier 1999, Skelly m.fl. 2002). Småvatten, som tidigare legat i det öppna landskapet blir ofta mer uttorkningsbenägna och kalla när skog växer upp vilket gör att många amfibiearter försvinner (Skelly m.fl. 1999). I delar av Skåne finner vi liknande mönster, d.v.s. vi finner störst antal arter av amfibier i permanenta och solbelysta vatten utan rovfisk (Figur 30).

När det gäller våra svenska arter har vi funnit flera studier där man tittat på förekomst/icke förekomst i lekvatten och ibland har man även tittat på reproduktion. I dessa studier har man statistiskt testat om man med hjälp av olika faktorer i vattenmiljön och landmiljön kan förutsäga om en art finns eller inte finns i ett vatten, eller om de reproducerar sig eller ej. Störst underlag finns för lövgroda och lökgroda medan underlag för klockgroda saknas. Med anledning av att klockgrodans utbredning i delar av Skåne helt sammanfaller med lövgrodans (Nyström och Stenberg, i tryck) kan man anta liknande habitatkrav. För långbensgroda och grönfläckig padda är underlaget också begränsat. Vi har sammanfattat resultaten av dessa studier (Tabell 3) som visar att t.ex. ätlig groda (och vanlig padda) har ganska små krav på sitt lekvatten och närmiljön även

om den ätliga grodans reproduktion försämras i vatten med fisk.



Figur 30. Samband mellan vattendjup (vatten djupare än en meter torkar inte ut, maxdjup i april/maj 2004) och antalet amfibiearter i 35 vatten i Frihult, Sjöbo kommun. I området finns lökgroda, lövgroda, större och mindre vattensalamander, åkergroda, vanlig groda och vanlig padda. Inventering gjord under 2004. Data från Nyström m.fl. (2007). Figuren visar att det finns störst artantal i vatten som inte torkar ut, som saknar fisk och inte är beskuggade. Trendlinjen baseras enbart på vatten som inte har rovfisk eller är kraftigt beskuggade (< 60 %).

Generellt kan sägas att lövgroda, lökgroda, större vattensalamander i regel saknas i vatten med rovfisk och att reproduktion av större vattensalamander inte verkar ske i vatten med småspigg. Dessa arter trivs även i permanenta vatten med riklig förekomst av vattenvegetation. För lökgroda och lövgroda är hög temperatur i lekvattnet viktigt för förekomsten. Notera att den större vattensalamandern också kan påverkas negativt av låga vattentemperaturer (till följd av kallt klimat och skuggat lekvatten) men bara i områden där den befinner sig på gränsen av sitt utbredningsområde, t.ex. Norge och Österrike. Höga syrgashalter, liksom högt pH-värde (minst 6) är ofta positivt för förekomsten, bland annat verkar höga syrgashalter vara viktigt för grönfläckig padda. En del arter föredrar vatten med hög elektrisk ledningsförmåga (konduktivitet) medan andra inte. Detta kan bero på var studierna är gjorda. I detta fall beror resultaten på att vattnet är något salt, kalkrikt eller har höga koncentrationer av närsalter. Därför bör man tolka resultaten som att strandpaddan, men inte lövgrodan och lökgrodan, gynnas av något salt vatten. Lövgrodan och större vattensalamandern missgynnas också av övergödda vatten och lökgrodan gynnas av kalkrika (icke försurade) vatten. Många av arterna (inklusive långbensgrodan) trivs även i miljöer i närheten av lövskog. För lövgrodan är också sannolikheten för att den skall finnas i ett vatten stor om det finns minst ett annat lekvatten inom 750 m och om det är hög täthet av buskar och örter inom området. För övrigt verkar närheten till större vägar, urbaniserad närmiljö eller jordbruksmark vara negativt för flera arters förekomst. Förekomst av kräftor har bara inkluderats i studier av lökgroda (Sverige) och strandpadda (Spanien), men dessa indikerar att om tätheten av signalkräftor är stor undviker lökgrodan dessa vatten och där den röda sumpkräftan (överlever i temporära vatten) förekommer saknas strandpaddan.

Tabell 3. Faktorer som påverkar förekomst av några amfibiearter (spelande hanar eller observationer av adulta salamandrar i samband med leken). I några fall finns även dokumentation på faktorer som påverkar om reproduktion förekommit (larver). De utvalda studierna har använt sig av multivariata statistiska analyser (diskriminantanalys eller logistisk regression) där ett antal habitatvariabler i lekvattnet, och ofta även närområdet (vanligen inom 500 m), har uppskattats. Dessa variabler har sedan använts för att försöka förutsäga om en art finns eller inte finns i ett vatten. De variabler som redovisas nedan är de som haft betydelse för om arten förekommit eller inte i ett lekvatten. I många fall har flera variabler tagits med i studierna men som inte haft någon större betydelse. Dessa variabler är inte med i tabellen. Ett "+" innebär att variabeln ökar sannolikheten att arten finns (eller reproducerar sig). Ett "– " innebär att variabeln minskar sannolikheten att arten finns (eller lyckas reproducera sig). Saknas tecken betyder det att variabeln inte funnits med i någon analys av arten eller inte haft någon betydelse. Bc = *Bufo calamita* (strandpadda), Bv = *Bufo viridis* (grönfläckig padda), Ha = *Hyla arborea* (lövgroda), Re = *Rana esculenta* (ätlig groda), Tc = *Triturus cristatus* (större vattensalamander). Informationen är hämtad från Strijbosch (1979), Beebee (1985), Pavignano m.fl. (1990), Ildos och Ancona (1994), Vos och Stumpel (1995), Edenhamn (1996), Birkedal och Dahlberg (1999), Hansen (2002), Nyström m.fl. (2002), Lund 2004, Pellet m.fl. 2004, Schmidt och Pellet (2005), Cruz m.fl. (2006), Skei m.fl. (2006), Hartel m.fl. (2007), Maletzky m.fl. (2007), Nyström m.fl. (2007).

Variabel	Bc	Bv	Ha	Pf	Rd	Rs	Tc
Lekvattnet							
Hög höjd över havet (alpina miljöer >300 m)							–[+2]
Permanent vatten				+ (+)			+ (+)
Stor vattenarea			+	+			
Stort avstånd till närmaste lekvatten			-				- (-)
Många arter av amfibier							+ (+)
Antal spelande hanar föregående år	+		+				
Rovfisk			-	- (-)		(-)	- (-)
Sodapigg						+	(-)
Hög vattentemperatur på våren			+	+ (+)	+		
Hög täckningsgrad av vattenveg. på våren	-		+	(+)		+ (+)	+ (+)
Hög täckningsgrad av sand i strandkanten	+						-
Lågt pH (<6)	- (-)		-	- (-)			-
Höga fosforhalter				+ (-)			
Höga kvävehalter			+	(-)		(+)	
Höga kräftätheter (>10 per ordjärde)[+1]	-			-			
Höga syrgashalter		+		(+) (+)			
Hög ledningsförmåga (fästa joner i vattnet)	+ (+)		-	+ (+)			- (-)
Bomt strandlinje			-	+			-
Beskuggning från buskar och träd			-				- (-)[+2]
Landmiljö							
Urbanisend närmiljö			-				-
Stor andel åker i närmiljön		-					(+)
Stort avstånd till trafikerad väg			+				
Buskrik betesmark med betad strandlinje			+				
Stor andel lövskog eller buskage i närmiljö			+		+		+
Hög trafikintensitet i närområde			-	-			
Stor andel sandig jord i närmiljön				+			

[+1] Tätheten gäller signalkräfta och lökgroda. För strandpadda är det närvaron av röd sumpkräfta i Sparden.

[+2] Resultat från område på högre höjd i Österrike eller Norge.

Tidigare erfarenheter av bevarandearbete

Fog (1997) har utvärderat projekt med dammar grävda för groddjur i Danmark under åren 1981-1991. Under denna tid grävdes eller restaurerades ca 3 500 dammar för groddjur, varav ca 2 000 gjordes för sällsynta arter. Man undersökte hur många dammar som grävts eller restaurerat för respektive art och utvärderade överlevnad och kolonisering av groddjur i dessa dammar efter fem år. Han undersökte också hur hög överlevnaden hos groddjuren var i de icke-restaurerade dammarna. Det var väldigt hög överlevnad i de restaurerade dammarna (92 %) jämfört med de icke-restaurerade dammarna (40 %). Groddjur koloniserade restaurerade och nygrävda dammar i ungefär lika hög grad (39 resp. 42 %). Bäst koloniseringsresultat fick man för långbensgroda och sämst för lökgroda och klockgroda (Tabell 4).

Tabell 4. Utvärdering av restaureringsprojekt i Danmark gjorda för groddjur under åren 1981-1991. Tabellen visar antalet dammar som restaurerades eller grävdes samt hur stor andel av *undersökta* dammar som koloniserats av olika amfibiearter. För vissa arter finns även data redovisade för dammar som inte restaurerats. Från Fog (1997).

Art	Ant. dammar	Överlevnad rest.dammar (%)	Överlevn. Ej rest. (%)	kolonisering rest. dammar % (tot. antal undersökta)	kolonisering grävd dammar % (tot. antal undersökta)
Grönfläckig padda	148	74	33	56 (25)	59 (79)
Stromdpadda	38	82	44	46 (24)	45 (11)
Lökgroda	203	82	32	31 (35)	21 (78)
Klockgroda	89	93	36	33 (30)	28 (32)
Långbensgroda	95	100	52	41 (22)	77 (44)
Lövgroda	1 177	95	38	31 (251)	33 (557)
Större vattensalamander	1				
Åkllig groda	10				
Bergvattensalamander	237	100	-	75 (57)	72 (129)
Amfibier allmänt	1 448				
Totalt / Medelvärde	3 446	92	40	39 (444)	42 (930)

Fog (1997) påpekar att man inte kan förlita sig på att bara gräva nya dammar. En förutsättning för att detta ska lyckas är att populationerna är begränsade av yngelrekrytering (vattenyta) och inte någon annan faktor. Detta kan vara genetiska begränsningar, sjukdomar eller olämplig landmiljö. Erfarenhetsmässigt har det vistats att det är viktigt att restaurera både landhabitatet och det akvatiska habitatet för att få populationer som är stabila på lång sikt (Amtkjær 1995, Denton m.fl. 1997, Briggs 1997).

Grönfläckig padda

På 1850-talet fanns den grönfläckiga paddan på närmre 100 lokaler i Sverige. Hundra år senare fanns den på 50 lokaler. Sedan 1994 har man genom uppfödning, utsättningar samt habitatförbättrande åtgärder försökt stärka och bygga upp den svenska populationen av grönfläckig padda. Totalt har 400 000 ägg, yngel, småpaddor och adulter satts ut på 25 lokaler i Sverige under åren 1994-2005. Tyvärr har man bara gjort återfynd av juveniler eller adulter på åtta lokaler och färre än 10 individer per lokal (Figur 31). Vad detta beror på är i dagsläget inte

känt (Wirén 2006).

Figur 31. Grönfläckig padda i Högaborgs naturreservat (70-299, Tomelilla kommun). Resultat av yngelutsättning.

I Danmark har man grävt eller restaurerat 148 dammar för grönfläckig padda. Fem år senare återfann man den grönfläckiga paddan i 74 % av de restaurerade dammarna (Fog 1997, Tabell 4). I dammar som inte restaurerats återfanns den bara i 33 % av dammarna (Tabell 4). På Samsø (Danmark) svarade grönfläckig padda mycket positivt på åtgärder när nya vatten anlades eller rensades från vegetation och fisk. I detta område var förekomsten av övervintringsplatser goda och utgjordes av stengärdsgårdar, block och håligheter i marken (Amtkjær 1995).

Strandpadda

I Skåne har man grävt och restaurerat dammar för strandpadda samt satt ut yngel för att etablera nya populationer. Erfarenheter från detta bevarandearbete visar att stora populationer klarar sig bättre än små, om man gräver dammar som är anpassade till strandpadda (grunda, vegetationsfria och solexponerade) i lämplig landmiljö ökar populationen (men det tar ca 5-10 år för att se någon effekt) samt att det kan fungera att etablera nya populationer genom utsättning av uppfödda yngel (Ekologgruppen 2005, Figur 32).

Figur 32. Amplexuspar av strandpadda i Högaborgs naturreservat (70-187, Tomelilla kommun). Resultat av yngelutsättning.

I England har man arbetat väldigt intensivt med åtgärder för strandpaddan. Enligt Denton m.fl. (1997) genomfördes många projekt enligt följande modell:

1. Restaurering av landhabitatet på sanddyner och hedar. Strandpaddan trivs i öppna sandiga marker med endast låg vegetation, där den födosöker och gräver ner sig.
2. Bibehåller låg vegetation genom bete eller manuell röjning.
3. Undersökning av vattenkemi. Strandpaddan trivs i neutrala vatten (pH 6-8.5). Om sura vatten kalkas de.
4. Restaurering och nygrävning av dammar. Man vet att strandpaddan kräver många lekvatten.
5. Återintroduktion och förstärkning genom att sätta ut äggsträngar, vilka var hämtade i närmaste lokal för strandpadda. 14 av 20 återintroduktioner anses lyckade (fem av de misslyckade var de första försöken på 1970-talet, då man inte visste lika mycket om strandpaddans ekologi).

Lökgroda

Vid inventeringar under 1993-1996 fann man 55 lokaler för lökgroda (Berglund 1998). I Skåne har det under 2000-talet grävts eller restaurerats ca 40 vatten för lökgroda (Figur 33). Vid inventering år 2004 fanns 76 lokaler med lökgroda. Detta trots att det försvunnit lokaler i de mer exploaterade delarna av västra Skåne (Nyström 2006). Idag (2007) finns det uppskattningsvis 90 lokaler för lökgroda i Skåne. Restaureringsarbetena har lyckats framförallt i trafikfattiga områden som domineras av sandiga jordar. (Nyström och Stenberg, i tryck, Figur 33). I Frihultsområdet (Sjöbo kommun) fanns det 1993-1996 mellan 35-77 spelande hanar men efter omfattande restaureringar 1996-2002 (15 vatten restaurerades och fyra nya skapades) har det funnits minst 140 spelande hanar sedan 2004 (Nyström m.fl. 2007). Lökgrodan i Frihult var begränsad av tillgången på bra lekvatten.

Figur 33. Lyckad restaurering av igenväxt och beskuggat vatten i Frihult (65-037). Under perioden 1993-1996 hördes som mest 7 spelande lökgrodor, men ingen reproduktion kunde konstateras (Berglund 1998) (bilden till vänster tagen april 2001). Efter restaureringen år 2002 har man sedan 2004 hört 20-30 spelande lökgrodor och man har observerat yngel av lökgroda i dammen sedan 2005. Man har även sett reproduktion av lövgroda och större vattensalamander i vattnet Nyström m.fl. (2007) (bilden till höger tagen december 2007).

I Danmark har man grävt eller restaurerat 203 dammar för lökgroda. Fem år senare återfann man lökgrodan i 82 % av dammarna (Fog, 1997, Tabell 4). I dammar som inte restaurerats återfanns den bara i 32 % av dessa (Tabell 4).

Klockgroda

Klockgrodan ansågs som utdöd i Sverige efter 1960. Sedan 1982 har Naturvårdsverket och Världsnaturfonden finansierat en inplantering av klockgroda i Sverige, för att återintroducera klockgrodan inom dess tidigare utbredningsområde. Återintroduktioner av klockgroda har gjorts mellan åren 1983-2002 i Skåne (största insatserna gjordes mellan år 1987-1993). Totalt har man satt ut ca 19 000 klockgrodor (>95 % juveniler) i 36 olika dammar. Det fanns i mitten av juli 2007 uppskattningsvis 7 500 spelande hanar av klockgroda fördelade på minst 310 lokaler (Nyström och Stenberg, i tryck). Det har även restaurerats och grävts en del nya vatten för klockgroda, men den har även gynnats av de åtgärder som gjorts framförallt för lövgroda, eftersom den förekommer i samma typ av habitat.

I Danmark har man jobbat intensivt med bevarandearbete för klockgroda. Briggs (1997) beskriver fyra projekt som gjorts på Fyn i Danmark under åren 1986-1997. Man restaurerade eller grävde 69 dammar och återintroducerad klockgroda till dessa dammar. Man samlade in ägg som kläcktes och sedan sattes smågrodor ut. Populationen av klockgroda ökade från totalt 82 adulter under åren 1986-1988 till totalt 542 adulter under åren 1995-1997.

Långbensgroda

Vi har inte funnit någon dokumentation på bevarandearbete för långbensgroda i Sverige. Men i de fall då nya dammar har anlagts för bland annat lökgroda inom artens utbredningsområde på Österlen har långbensgrodan koloniserat de nya vattnen (Nyström och Stenberg, opublicerat).

I Danmark har man grävt eller restaurerat 95 dammar för långbensgroda. Fem år senare återfann man långbensgrodan i samtliga dammar (Fog 1997, Tabell 4). I dammar som inte restaurerats återfanns den bara i ca hälften av dammarna (Tabell 4).

Lövgroda

På 1960-talet fanns det ca 25 kända lokaler för lövgroda och på 1980-talet strax över 100 stycken i Sverige. Under 1990-talet grävdes eller restaurerats ca 100 småvatten för lövgroda i Sverige (Skåne) och under början på 2000-talet grävdes ytterligare ett tiotal vatten. Flertalet av dammarna grävdes och restaurerades i områden som i övrigt (t.ex. landmiljön) var lämplig för lövgrodan. Samtidigt har man arbetat mycket för att minska utsläppen av närsalter från bland annat jordbruk och avloppsreningsanläggningar. Lövgrodan har verkligen gynnats av alla åtgärder och fanns 2004 på nära 800 lokaler i Skåne och togs bort från rödlistan år 2005 (Nyström och Stenberg 2006).

I Danmark har man med början 1984 restaurerat dammar på och i närheten av en golfbana nära Århus. 1988 fanns det ca 20 dammar i området. Mellan åren 1985 och 1986 satte man ut ca 6 000 juvenila lövgrodor. Ett par år senare såg man lyckad reproduktion av lövgroda i flertalet av dammarna. Projektet gynnade även vanlig groda, vanlig padda och mindre vattensalamander (Skriver 1988).

I Litauen har man också satt ut juvenila lövgrodor i ett område som restaurerats särskilt för lövgroda. Mellan åren 1988 och 1992 satte man ut totalt 4 110 smågrodor. Redan efter två år hördes den första spelande hanen och efter tre år såg man yngel i vattnet. Efter fem år koloniserades ytterligare ett vatten och följande år fanns spelande hanar i sju närliggande vatten (Zvirgzds m.fl. 1995).

Större vattensalamander

I Sverige har man inte gjort några direkta åtgärder, som går att utvärdera, för större vattensalamander (Malmgren 2007). Den har dock gynnats av åtgärder gjorda för andra groddjur i Skåne, t.ex. lövgroda och klockgroda, eftersom den större vattensalamandern ofta återfinns i dessa vatten. Exempelvis koloniserade den större vattensalamandern 13 av 14 restaurerade eller nygrävda vatten för lökgroda inom Frihultsområdet (Sjöbo kommun, Nyström m.fl. 2007).

I England har man omplacerat flera populationer av större vattensalamander i samband med bebyggelse sedan 1990. I en studie har man utvärderat resultatet av omplaceringarna (Edgar m.fl. 2005). Man tittade på ansökningar och skickade ut en enkät till samtliga berörda. De fick svar från 72 av 153, varav 17 förflyttningar gjorda 1990-1997 och 55 gjorda 1998-2001. Antalet förflyttningar har ökat väldigt mycket (ca 10 per år i början på 1990-talet till ca 80 per år under 2000). Ca 27 % av habitaten har förstörts, men som kompensation har man till viss del skapat nya dammar. Ca 65 % av projekten följdes upp och under åren 1991-1995 var 92 % lyckade förflyttningar (åtminstone en salamander hade setts på den nya lokalen). Men det fanns inte direkt någon ordenlig uppföljning på populationens överlevnad på längre sikt.

Slutsatser och rekommendationer för bevarandearbetet

Generella slutsatser:

- Amfibier lever ofta i metapopulationer som kan variera naturligt i storlek mellan olika år. Däremot är det inget tvivel om att våra hotade groddjur har minskat till följd av människans aktiviteter. I Sverige kan vi idag inte knyta dessa minskningar till klimatförändringar eller nya sjukdomar, men till habitatförstöring, fragmentering (till följd av ökad trafik, odlad mark och intensivt skogsbruk) och i vissa fall även på grund av försämrad vattenkvalitet (eutrofiering eller försurning), vilket leder till utebliven reproduktion.

- Bevarandearbetet bör inriktas på att skapa samlingar av dammar i lämpliga landmiljöer. Men man måste identifiera baslokaler (vatten med stora populationer och god reproduktion), vilka är speciellt skyddsvärda. Stora vatten hyser ofta många vuxna djur och därmed har dessa goda förutsättningar att överleva på lång sikt.

- Om vi inte har ett annat underlag bör bevarandearbetet inriktas på att en metapopulation skall kunna hysa minst 500 vuxna individer, men aldrig mindre än 50. Detta kan bland annat uppskattas genom att utgå från vattenarean i ett område eftersom det finns ett positivt samband mellan vattenarea och antalet vuxna djur. Dessa vatten bör finnas inom spridningsavstånd för arten och en tumregel verkar vara max 500-1000 m mellan vattnen.

- Inavel kan vara ett problem för flera av våra arter (strandpadda, grönfläckig padda, lökgroda samt till viss del klockgroda) eftersom det finns flera populationer som är små och isolerade. Många av dessa har dessutom minskat kraftigt och sedan ökat igen utan inblandning av nytt genetiskt material (flaskhals). Utan genetiskt underlag är det därför inte möjligt att bedriva ett optimalt bevarandearbete. Metoder för att uppskatta genetisk variation hos amfibier finns, men i dagsläget inte för lökgroda och grönfläckig padda.

- Vid bevarandearbetet måste ökad hänsyn tas till landmiljön. Enbart skydd av dammar (biotopskydd) är inte tillräckligt eftersom arters försvinnande ofta beror på andra förändringar som är kopplade till brister i landmiljön. I landmiljön måste det finnas daguppehållsplatser, bra födotillgång, övervintringsmöjligheter och spridningsmöjligheter. Om man skall skapa övervintringsplatser skall dessa inte kunna översvämmas med vatten. Behoven varierar beroende på art, men de flesta arter gynnas i första hand av områden med naturbetesmarker, lövskog och i andra hand områden med ekologiskt jordbruk (minskad användning av bekämpningsmedel och större förekomst av föda i form av insekter). De flesta arterna missgynnas av intensivt odlade marker och barrskogsplanteringar. Det är inte meningsfullt att skapa nya eller restaurera befintliga vatten om landmiljön är direkt olämplig.

- I lämpliga landmiljöer är det främst yngelöverlevnaden i lekvattnen som påverkar storleken på den vuxna populationen och påverkar därmed hur olika metapopulationer varierar i storlek. Variationer i yngelöverlevnad verkar till stor del bero på predation och konkurrens men det är också möjligt att bekämpningsmedel och närsalter (kväveföreningar) också direkt eller indirekt kan påverka yngelöverlevnaden.

- Generellt verkar urbaniserade områden (trafikerade vägar i närområdet, ca 500 m) samt intensivt odlade marker i närområdet vara negativt för de flesta arterna. Dessa områden har inga bra förutsättningar för amfibier på lång sikt. Genom att minimera riskerna för negativa

effekter av närsalter och bekämpningsmedel i jordbruksområden, t.ex. genom att anlägga fungerande skyddszoner runt vattnen, kan man minska risken för att dessa populationer dör ut. Dessutom vet man oftast inte hur viktigt det genetiska materialet i dessa populationer är för artens överlevnad på sikt. Om man anser att det inte går att rädda populationen bör man överväga att flytta den för att bevara det genetiska materialet. Andra områden (som inte är exploaterade och som förväntas förbli så på lång sikt) bör prioriteras i första hand för mer omfattande bevarandearbete. Ett första steg i bedömningen av olika lekvattens isoleringsgrad och hot inom närmiljön (trafik och jordbruk) kan vara att göra analyser i GIS för att utvärdera närheten till närmsta lekvatten, hot i närmiljön och eventuella spridningshinder.

- I urbaniserade områden ökar risken för kräft- och fiskinplanteringar. Fisk är ett problem för många arter (strandpadda möjligen ett undantag), och fiskinplanteringar kan dessutom gynna amfibiearter, som har negativa effekter på de mer hänsynskrävande amfibiearterna, genom konkurrens och predation (som t.ex. vanlig padda och ätlig groda). Vid restaureringar i urbaniserade områden bör därför vatten som är mer uttorkningsbenägna skapas för att missgynna fisk och kräftor.

- Tidigare erfarenheter av bevarandearbete tyder på att restaurering av befintliga vatten- och landmiljöer ger bra resultat och att spridning till nya områden på naturlig väg (eller introduktioner) tar längre tid, men resultaten varierar mellan olika arter. Vid uppstart av nya lokaler finns exempel på lyckade utsättningar (samt misslyckade) med såväl ägg, larver, småpaddor som vuxna djur. Från litteraturen går det inte ge några rekommendationer om val av utsättningsmaterial. Eftersom juveniler verkar spridningsbenägna kan de utsättningar som skett i Sverige med sämre resultat (t. ex. grönfläckig padda) bero på att för få djur satts ut, olämplig landmiljö i närområdet eller att djuren inte har de naturliga anpassningar som krävs för god överlevnad. För grönfläckig padda och strandpadda kan det finnas genetiska skillnader mellan populationer när det gäller salttolerans och lekperiod (strandpadda), vilket bör tas hänsyn till både vid uppfödning och vid utsättning. Om man ska göra utsättningar på lokaler med bräckt vatten bör genetiskt material ingå från populationer som anpassat sig till dessa miljöer.

Vägledning för bevarandearbetet

Välj område med låg risk för framtida exploatering och gärna där det finns en befintlig population. För predationskänsliga och konkurrenssvaga arter (grönfläckig padda och strandpadda) bör arbetet även inriktas på att missgynna predatorer och konkurrenter genom att anpassa våtmarker och landmiljö. För isolerade populationer bör det finnas förutsättningar att skapa lekvatten som kan producera minst 500 vuxna djur.

Nedan följer några frågor som man ska tänka igenom innan man påbörjar bevarandearbetet. En viktig fråga är om arten funnits tidigare i området och om man i så fall vet varför den försvann. En annan är om den har minskat och vad det kan bero på. Det är också viktigt att man dokumenterar alla åtgärder man gör och tänker igenom hur de kan följas upp och utvärderas. Efter ”listan” följer kortfattad information om de olika arterna som varit aktuella i denna sammanställning. Saknas relevant information beror det på att vi inte kunnat finna den i den vetenskapliga litteraturen.

1. Lekvatten
Är vattenkvaliteten godtagbar för reproduktion? Finns andra vatten med reproduktion i närheten? Finns det tillräckligt med vattenyta för att hysa en stor population? Finns det spridningsmöjligheter till fler närliggande lekvatten?

2. Bevarande av lekvatten
Finns det risk för igenväxning på kort sikt? Kan det undvikas? Hur stor är risken för förorening av närsalter och spridning av bekämningsmedel till vattnet? Kan man minimera risken? Hur stor är risken för fisk- och/ eller kräftinplanteringar? Kan lekvattnet konstrureras så att fisk och/ eller kräftor inte kan kolonisera naturligt? Finns hot från konkurrerande arter? Kan det minimeras?

3. Landmiljön
Finns lämpliga uppehållsplatser i närheten av lekvattnet? Finns lämpliga födosöksområden i närheten av lekvattnet. Finns lämpliga övervintringsplatser i närheten av vattnet? Om inte... kan man göra förbättringar?

4. Bevarande av landmiljön
Hur ska landmiljön bevaras optimalt på sikt? Behövs bete? Behövs manuell röjning? Var? Hur ofta? Finns det hög predationsrisk? Kan den minimeras?

5. Genetiskt material
Har populationen varit isolerad? Kan man öka spridningen från andra populationer? Behöver man tillföra nytt genetiskt material? Finns det lokala genetiska anpassningar?

Artvisa krav att ta hänsyn till

Grönfläckig padda och Strandpadda

Dessa båda arter är konkurrenssvaga och predationskänsliga för vatteninsekter (grönfläckig padda är även känslig för fisk). Vanlig padda är en stark konkurrent i vissa miljöer. Vanlig padda kan missgynnas genom att man skapar uttorkningsbenägna vatten med en salinitet på 3-8 ‰. Även om reproduktionen helt kan slås ut i vissa vatten något år på grund av uttorkning spelar detta inte så stor roll, förutsatt att överlevnaden på land är god och att paddorna reproducerar sig under flera år. Bete som förhindrar vegetationsetablering i vattnen missgynnar vanlig padda och eventuellt även snoken, som kan vara en stark predator på strandpaddan. Vattnen skall vara solbelysta och inte med för små vattenvolymer när de ligger i betesmarker, för att förhindra förorening från kreaturen. pH bör inte understiga 6. Övervintringsplatser för grönfläckig padda kan vara under stenar (gärdsgårdar) och håligheter i marken. Strandpaddan kan gräva ner sig i sandiga marker. Arterna gynnas av god näringstillgång när vanlig padda saknas. Båda arterna kan sprida sig ganska väl, speciellt strandpaddan har visat sig kunde förflytta sig mer än två kilometer från lekvattnet om det behövs. Antalet äggläggande honor per 1000 m^2 vattenyta är för grönfläckig padda ca 20 (baserat på observationer i Limhamns kalkbrott, Figur 11).

Lökgroda

Kräver permanenta fiskfria vatten, men kan klara ett glest kräftbestånd. som ska vara solbelysta.

Landmiljön måste vara sandig eftersom den gräver ner sig och övervintrar i marken. Kan klara sig i jordbruksmiljö, men reproduktionen är dålig i näringsrika vatten och i vatten med pH under 6. Lökgrodan har relativt dålig spridningsförmåga och avståndet mellan vatten bör därför inte överstiga 500 m. Antal spelande hanar per 1000 m^2 vattenyta är ca 100 (baserat på observationer i Smedstorpsområdet, Figur 12).

Klockgroda och Lövgroda

Arterna förekommer i samma typ av vatten, speciellt i vissa delar av Skåne där de har överlappande utbredning (Figur 3, 16). De trivs i de flesta vegetationsrika vatten utan rovfisk och som inte torkar ut för tidigt. Vattnen skall vara solbelysta. Närmiljön bör för lövgrodan vara naturbetesmarker med inslag av buskar och fullskiktade lövskogsbryn, vilket även verkar fungera bra för klockgrodan. Övervintring hos lövgrodan kan ske i lövskogar. För klockgrodan saknas information om var de övervintrar. Lövgrodan är känslig för eutrofiering. Antalet spelande hanar för löv- respektive klockgroda per 1000 m^2 (baserat på observationer i Baldringeområdet med omnejd) är 125 respektive 60 (Figur 13, 14). Båda arterna har god spridningsförmåga.

Långbensgroda och Större vattensalamander

Har överlappande utbredning i östra delarna av Skåne (Figur 4). Båda arterna förekommer i fiskfria vatten som kan ligga i skogsmark eller betesmark, men förekommer inte i de mest temporära vattnen. Båda arterna är ganska försurningståliga, men pH bör vara över 5. Närheten till lövskogsområde är viktig för föda, skydd och övervintring. För större vattensalamander bör avståndet mellan lekvatten och närmsta skogsområde inte vara mer än 400 m. Långbensgrodan är däremot betydligt rörligare och kan vandra flera kilometer efter leken. I vatten på 1000 m^2 kan det finnas 500 vuxna salamandrar (Figur 15).

Brist på kunskap

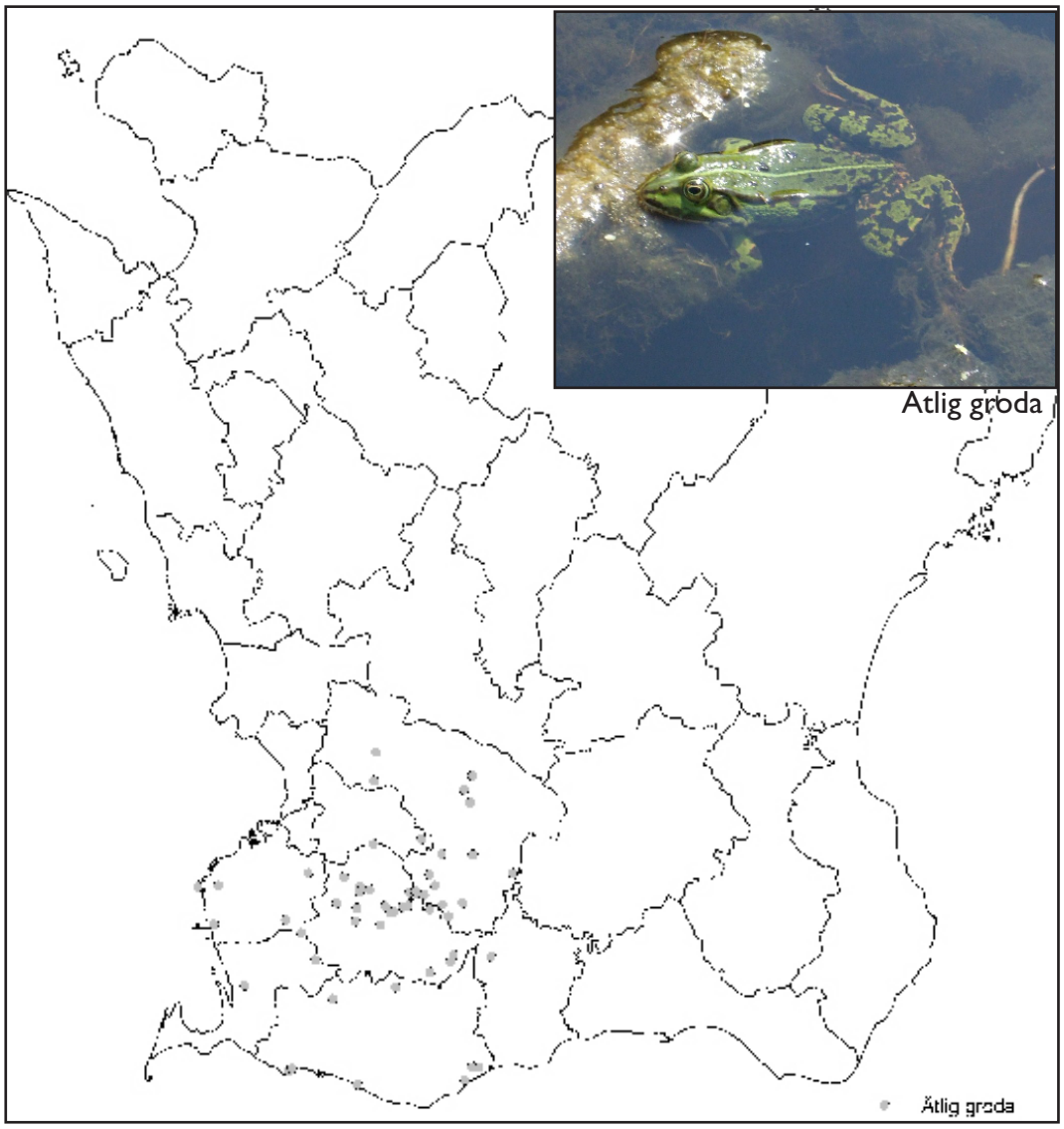
För att förbättra möjligheterna till ett lyckat bevarandearbete finns det behov av mer kunskaper inom flera områden. Generellt verkar kunskapsläget vara bra när det gäller strandpadda, men sämre för övriga hänsynskrävande groddjur i Skåne. För större vattensalamandern är dessutom kunskapen om utbredningen strakt begränsad utanför området där vi inte har några andra hänsynskrävande amfibier (norra Skåne, Figur 15). Nedan beskrivs några viktiga områden där det saknas kunskap. I de flesta fall kan de vara lämpliga som forskningsprojekt och examensarbeten, men kan också vissa falla inom ramen för åtgärdsprogram och vetenskapliga undersökningar.

Populationsdynamik

Förutom för grönfläckig padda i Limhamns kalkbrott och till viss del större vattensalamander (utanför Skåne) saknar vi den grundläggande kunskapen som behövs för att kunna göra väl underbyggda bedömningar om olika arters och populationers möjligheter att överleva på lång sikt, t.ex. genom VORTEX simuleringar. För detta krävs kunskaper om bland annat reproduktionsresultat, överlevnad per år under landlivet, ålder vid könsmognad, könsfördelning, immigration, emigration m.m. Denna typ av kunskap kan delvis fås genom att inhägna lekvatten och räkna och könsbestämma vuxna djur vid lekvandringen, att följa upp reproduktionsresultatet samt genom att märka/fotoidentifiera/följa metamorfer och andra stadier under landlivet.

Landmiljön

Vi har fortfarande dålig kunskap om var metamorfer och adulter tar vägen när de inte är i vattnet. Speciellt saknar vi information om övervintringsplaster och deras betydelse för överlevnaden. Det saknas även kunskap om var de vuxna djuren finner sin föda. Det finns idag metoder för att följa såväl mindre djur som adulter med sändare. Betydelsen av predation är också dåligt känd under landlivet. Det är angeläget att ta reda på den ätliga grodans påverkan på andra amfibier, både genom predation och även genom konkurrens under yngelstadiet. Den ätliga grodans utbredning är dåligt känd och det underlag som finns för närvarande stämmer inte överens med den verkliga utbredningen (Figur 34). Därför är det viktigt att även den ätliga grodans utbredning kartläggs samtidigt som andra arter inventeras. I nuläget bör vi se den ätliga grodan som ett potentiellt hot mot andra arter med tanke på att den verkar kunna anpassa sig till många miljöer, även i områden som är strakt påverkade av människan. Vi har också begränsad kunskap om vad som utgör definitiva och partiella spridningsbarriärer för olika arter. Därför är det svårt att sätta in rätt åtgärder för att öka spridningen mellan olika populationer eller lekområden. Genetiska analyser kan användas för att titta på spridningsmönster. Påverkan av konstgödsel och bekämpningsmedel på landlevande stadier är dåligt undersökta.



Figur 34. Känd utbredning av ätlig groda i Skåne. Arten har inte inventerats på senare år och därför är den riktiga utbredningen okänd. Data hämtad på Artdatabanken (2006-2007) samt från Länsstyrelsen i Skåne län.

Vattenmiljön

Vi saknar främst kunskap om betydelsen av olika närsalter (främst kväveföreningar) och bekämpningsmedel för överlevnaden under yngelstadierna, speciellt i kombination med andra hot, t.ex. predation. För övrigt känner vi inte till betydelsen av animalisk föda under yngelstadiet (förutom för större vattensalamander) och därmed även betydelsen av kannibalism för yngelöverlevnaden. Predation i vattenmiljön är väl undersökt, men vilken påverkan t.ex. större vattensalamander och ätlig groda har för överlevnaden för övriga amfibier är dåligt undersökt.

Genetik

Den genetiska variationen är känd för väldigt få populationer. Det finns några studier på strandpadda, men fler är på gång. Lite information finns även för klockgroda. I nuläget finns inga möjligheter att göra genetiska studier (avseende heterozygoti) på grönfläckig padda och lökgroda eftersom det inte finns några mikrosatteliter framtagna. Detta är problematiskt eftersom den grönfläckiga paddan är akut hotad och föremål för utsättningar med varierande resultat. Lökgrodan finns i flera fall i ganska små populationer, eller så har den återhämtat sig, med möjlig risk för låg genetisk variation. Först när vi vet den genetiska variationen hos olika populationer kan vi bedöma deras möjligheter att överleva på lång sikt (risk för inavelsproblem). För övriga arter finns mikrosatteliter framtagna och det vore lämpligt att undersöka den genetiska variationen hos olika populationer och koppla detta till t.ex. isoleringsgrad, anpassningar till att klara olika yttre faktorer såsom predationsrisk, ändrad vattenkvalitet och höjda temperaturer. Det är också vikigt att den genetiska variationen undersöks för populationer som används för utsättningar, främst strandpadda, men även grönfläckig padda när den möjligheten kommer. För klockgroda är det angeläget att studera den genetiska variationen vid spridningsfronten och se om detta kan kopplas till ursprungspopulationerna, dvs. Danmark eller de förmodade införda genetiska materialet från andra delarna av Europa.

Samordning, information och tillgänglighet

Tidigare erfarenheter av arbete med hotade groddjur visar att samordning, information och tillgänglighet är nyckelord för ett framgångsrikt bevarandearbete. Man kan undvika många problem och konflikter samtidigt som man ökar intresset hos allmänhet och privata markägare.

Därför bör all information vad gäller hotade groddjur samlas i *en* databas. Det gäller information om förekomst, åtgärder (både utförda och planerade), information om lekvattnet och omgivningen m.m. Denna information borde finnas tillgänglig på Länsstyrelsen i Skåne, men även vara tillgänglig för kommuner, vägverket, banverket samt för andra vars verksamheter kan beröra hotade groddjur. I Holland finns en databas med GIS-verktyg, där man kan gå in och titta på om det finns hotade arter eller skyddsvärda biotoper inom det område man är intresserad av (Maes och Neumann, 2004). Sökverktyget är tillgängligt för alla. Vid t.ex. upprättande av detaljplaner för ett område är det viktigt all information finns samlat på samma ställe, så att på man på ett tidigt planeringsstadium kan undvika att onödiga konflikter uppstår. Det hade varit väldigt bra om motsvarande sökverktyg hade funnits i Sverige.

För att få in information till en sådan databas bör man, i samband med inventeringar av olika

slag, även sammanställa information om annat än groddjursförekomst. Viktiga faktorer att samla in information om är t.ex. närmiljöns karaktär, övervintringsmöjligheter, skyddszoner osv. Informationen kan sedan lagras i en databas, så att man kan använda det i GIS på samma sätt som man gjort vid t.ex. ängs- och hagmarksinventeringarna. För att få in fler uppgifter om arternas förekomst borde man informera t.ex. universiteten om att observationer kan rapporteras på Artportalen.

Det är även viktigt att kommuner, markägare och allmänheten vet var de ska vända sig för att få information gällande hotade amfibiers utbredning och krav på livsmiljöer. Man bör uppmuntra markägare att anlägga dammar i områden där det finns hotade groddjur (Figur 35). Det är viktigt att dessa konstrueras så att fisk och kräftor inte kan komma in via breddavlopp eller tillopp. Det är också angeläget att informera allmänheten hur viktiga fisk- och kräftfria småvatten är för hotade groddjur och biologisk mångfald. Då kanske en del kräft- och fiskinplanteringar kan undvikas. Ett förslag är att ta fram en broschyr, eller åtminstone information på internet, i samarbete med t.ex. Lantbrukarnas Riksförbund. På så vis kan viktig information även nå privata markägare, vilka ofta har verksamheter som direkt berör de hotade groddjuren. I denna information ska dels finnas uppgifter om hur man kan gynna groddjur och dels information om var man ska vända sig för rådgivning t.ex. vid anläggning av småvatten.

Figur 35. Projektstödsdamm i jordbrukslandskap (Högestad, Ystad kommun). I dammen finns numera bland annat klockgroda, lövgroda, lökgroda och större vattensalamander.

Ett annat problem är de konflikter som verkar uppstå mellan skydd av hotade groddjurs livsmiljöer och regelverket för EU-stöd, även inom naturreservat. Det borde gå att samordna så att röjningar av buskage i betesmarker med vattensamlingar inte sker under de tider då groddjuren är aktiva. Röjningarna borde även kunna begränsas så att man kan lämna viktiga buskar och snår, som fungerar som uppehållsplatser för t.ex. lövgrodan (Figur 36).

Ett annat stort framtida problem kan vara spridning av svampsjukdomen Chytridiomycosis. Klogrodan kan vara bärare av chytridiomycosis. Denna art finns ofta att köpa i zooaffärer.

Det är därför viktigt att information om risken att sprida sjukdomar når fram till dem som handlar med och köper groddjur. Man bör även ta prover på groddjur som finns i laboratorier och zooaffärer för att kontrollera att inte sjukdomen kommit in i landet.

Figur 36. Bilden visar Boris Berglund intill ett slånbestånd där det tidigare fanns ett björnbärssnår (numera bara bruna rester) i Vitemölla naturreservat (Simrishamns kommun) den 1 september 2007. Området är viktigt för bl.a. lövgroda, som gärna använder björnbärsbuskar som uppehållsplatser (se Figur 9 från samma område).

Tack

Janne Pröjts och Mats Wirén för information om utbredningen av strandpadda och grönfläckig padda och kommentarer på rapporten. Anders Hallengren, Länsstyrelsen i Skåne län, för gott samarbete. Björn Rogell för hjälp med frågor rörande genetiken och Emelie Karlsson för en stor insats med att skriva in och sortera litteraturen. Vi vill också tacka grodgruppen i Skåne för ert engagemang.

Litteratur

Ahlén, I. (under bearbetning): Åtgärdsprogram för bevarandet av långbensgroda *Rana dalmatina*. Naturvårdsverket, remissversion

Alford, R. A., Bradfield, K. S. och Richards, S. J. (2007): Global warming and amphibian losses. Nature 447:3-4

Allendorf, F. W. och Luikart, G. (2007): Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing Ltd, Grafhicraft, Singapore

Allentoft, M. E. (2007): Populationsgenetisk analyse af strandtudsen *(Bufo calamita)* i Danmark – fokus på bevaring. Københavns Universitet

Amtkjaer, J. (1988): Monitoring populations of the Green toad (*Bufo viridis* Laur.) on the island of Samsø. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 64:129-132

Amtkjær, J. (1995): Increasing populations of the green toad (*Bufo viridis)* due to a pond project on the island of Samsö. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 71:77-81

Andersen, L. W., Fog, K. och Damgaard, C. (2004): Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea).* Proceedings of the Royal Society of London (series B) 271:1293-1302

Antczak, M., Hromada, M. och Tryjanowski, P. (2005): Frogs and toads in the food of the great grey shrike (*Lanius excubitor*): larders and skinning as two ways to consume dangerous prey. Animal Biology 55(3):227-233

Arens, P., Bugter, R., Van't Westende, W., Zollinger, R., Stronks, J., Vos, C. C. och Smulders, M. J. M. (2006): Microsatellite variation and population structure of a recovering tree frog (*Hyla arborea L.*) metapopulation. Conservation Genetica 7:825-834

Axelsson, E., Nyström, P., Sidenmark, J. och Brönmark, C. (1997): Crayfish predation on amphibian eggs and larvae. Amphibia-Reptilia 18:217-228

Bardsley, L. och Beebee, T. J. C. (2000): Competition between *Bufo* larvae in a eutrophic pond. Oecologia 124:33-39

Barinaga, M. (1990): Where have all the Froggies gone? Science 247:1033-1034

Beebee, T. J. C. (1985): Discriminant analysis of amphibian habitat determinants in South-East England. Amphibia-Reptilia 6:35-43

Beebee, T. J. C. (1997): Changes in dewpond numbers and amphibian diversity over 20 years on chalk downland in Sussex, England. Biological Conservation 81:215-219

Beebee, T. J. C. och Rowe, G. (2000): Microsatellite analysis of natterjack toad *Bufo calamita* Laurenti populations: consequences of dispersal from a Pleistocene refugium. Biological Journal of the Linnaean Society 69:367-381

Beebee, T. J. C. och Rowe, G. (2001): Application of genetic bottleneck testing to the investigation of amphibian declines: a case study with natterjack toads. Conservation Biology 15(1):266-270

Berglund, B. (1998): Projekt Lökgroda 1993-1996. Länsstyrelsen i Skåne Län, Miljöenheten, meddelande nr 98:9

Berset-Brändli, L., Jaquiéry, J., Dubey, S. och Perrin, N. (2006): A sex-specific marker reveals male heterogamety in European tree frogs. Molecular Biology and Evolution 23(6):1104-1106

Berven, K.A. och Gill, D. E. (1983): Interpreting Geographic Variation in Life-History Traits. American Zoologist 23(1):85-97

Birkedal, L. och Dahlberg, C. (1999): Lökgrodans *Pelobates fuscus* och lovgrodans *Hyla arborea* habitatval i Frihult. Examensarbete. Ekologiska institutionen, Zooekologiska avdelningen Lunds Universitet

Blaustein, A. R. och Johnson, P. TJ. (2003): The complexity of deformed amphibians. Frontiers in Ecology and the Environment 1(2):87-94

Blaustein, A. R., Romansic, J. M., Kiesecker, J. M. och Hatch, A. C. (2003): Ultraviolet radiation, toxic chemicals and amphibian population declines. Diversity and Distributions 9:123-140

Borkin, I. J., Litvinchuk, S. N., Rosanov, J. M. och Milto, K. D. (2001): Cryptic speciation in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae): evidence from DNA flow cytometry. Amphibia-Reptilia 22:387-396

Bosch, J. och Martinez-Solano, I. (2006): Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of salamandra *salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara natural park, Spain. Oryx 40(1):84-89

Bosch, J., Carrascal, L. M., Durán, L., Walker, S. och Fisher, M. C. (2007): Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a mountain area of central Spain; is there a link? Proceedings of the Royal Society B 274:253-260

Bosch, J., Martinez-Solano, I. och Garcia-Paris, M. (2001): Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricians*) in protected areas of central Spain. Biological Conservation 97:331-337

Briggs, L. (1995): Biologi og bevarelse af klokkefrø (*Bombina bombina*). I Bringsøe, H. och Graff, H. Bevarelse af Danmarks padder og krybdyr. Nordisk Herpetologisk Forening 38-45

Briggs, L. (1997): Recovery of *Bombina bombina* in Funen County, Denmark. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 73:101-104

Briggs, L. och Damm, N. (2004): Effects of pesticides on *Bombina bombina* in natural pond ecosystems. Pesticides Research No. 85. Miljøministeriet Danmark.

Broomhall, S. D. (2004): Egg temperature modifies predator avoidance and the effects of the insecticide endosulfan on tadpoles of an Australian frog. Journal of Applied Ecology 41:105-113

Broquet, T., Berset-Brändli, L., Emaresi, G. och Fumagalli, L. (2007): Buccal swabs allow efficient and reliable microsatellite genotyping in amphibians. Conservation Genetica 8:509-511

Brönmark, C. och Edenhamn, P. (1994): Does the presence of fish affect the distribution of tree frogs (*Hyla arborea)?* Conservation Biology 8(3):841-845

Brönmark, C., Rundle, S. D. och Erlandsson, A. (1991): Interactions between freshwater snails and tadpoles: competition and facilitation. Oecologia 87:8-18

Carlson, A. och Edenhamn, P. (2000): Extinction dynamics and the regional persistence of a tree frog metapopulation. Proceedings of the Royal Society of London (series B). 267:1311-1313

Christiansen, D. G., Fog, K., Pedersen, B. V. och Boomsma, J. J. (2005): Reproduction and hybrid load in all-hybrid populations of *Rana esculenta* water frogs in Denmark. Evolution 59(6):1348-1361

Cogđniceanu, D., Palmer, M. W. och Ciubuc, C. (2000): Feeding in anuran communities on islands in the Danube floodplain. Amphibia-Reptilia 22:1-19

Collins, J. P. och Storfer, A. (2003): Global amphibian declines: sorting the hypotheses. Diversity and Distribution 9:89-98

Compton, B. W., McGarigal, K., Cushman, S. A. och Gamble, L. R. (2007): A resistant-kernel model of connectivity for amphibians that breed in vernal pools. Conservation biology 21(3):788-799

Cowman, D. F. och Mazanti, L. E. (2000): Ecotoxicology of ”New generation” pesticides to amphibians. I: Ecotoxicology of amphibians and reptiles (Sparling, D. W., Linder, G och Bishop, C. A., editorer) Society of Environmental Toxicology and Chemistry, USA. pp 233-268

Crawshaw, G. J. (2000): Diseases and pathology of amphibians and reptiles. I: Ecotoxicology of amphibians and reptiles (Sparling, D. W., Linder, G och Bishop, C. A., editorer) Society of Environmental Toxicology and Chemistry, USA. pp 199-231

Crottini, A., Andreone, F., Kosuch, J., Borkin, L. J., Litvinchuk, S. N., Eggert, C. och Veith, M. (2007): Fossorial but widespread: the phylogeography of the common spadefoot toad *(Pelobates fuscus)*, and the role of the Po valley as a major source genetic variability. Molecular Ecology 16:2734-2754

Cruz, M. J., Pascoal, S., Tejedo, M. och Rebelo, R. (2006): Predation by an exotic crayfish, *Procambarus clarkia,* on natterjack toad, *Bufo calamita,* Embryos: Its role on the exclusion of this amphibian from its breeding ponds. Copeia (2):274-280

Cruz. M. J. (2006): Predation by an Exotic Crayfish, *Procambarus clarkia,* on natterjack toad, *Bufo calamita,* Embryos: its role on the exclusion of this amphibian from its breeding ponds. Copeia 2:247-280

Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., Russel, P. och Bennett, P. M. (2007b): Experimental transmission of a ranavirus disease of common toads (*Bufo bufo*) to common frogs *(Rana tamporaria*). Epidemiology and Infection 135:1213-1216

Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., Russell, P. och Bennett, P. M. (2007a): Emerging epidemic diseases of frogs in Britain are dependent on the source of ranavirus agent and the route of exposure. Epidemiology and Infection 135:1200-1212

Cushman, S. A. (2006): Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and

prospectus. Biological conservation 128:231-240

Dahlström, E. (2005): Factors affecting growth and survival in larvae of the endangered green toad (*Bufo viridis)*. Examensarbete i Naturvård, Ekologiska institutionen, Lunds universitet

Daszak, P., Cunningham, A. A. och Hyatt, A. D. (2003): Infectious disease and amphibian population declines. Diversity and Distributions 9:141-150

Daszak, P., Scott, D. E., Kilpatrick, A. M., Faggioni, C., Gibbons, J. W. och Porter, D. (2005): Amphibian population declines at Savannah River site are linked to climate, not chytridiomycosis. Ecology 86(12):3232-3237

Davidson, C. (2004): Declining downwind: amphibian population declines in California and historical pesticide use. Ecological Applications 14(6):1892-1902

Davidson, C. och Knapp, R. A. (2007): Multiple stressors and amphibian declines: Dual impacts of pesticides and fish on yellow-legged frogs. Ecological Applications 17(2):587-597

Davidson, E. W., Parris, M., Collins, J. P., Longcore, J. E., Pessier, A. P. och Brunner, J. (2003): Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in tiger salamanders (*Ambysto tigrinum*). Copeia 5:601-607

De Solla, S. R., Petit, K. E., Bishop, C. A., Cheng, K. M. och Elliott, J. E. (2002): Effects of agricultural runoff on native amphibians in the lower Fraser river valley, British Columbia, Canada. Environmental Toxicology and Chemistry 21(2):353-360

Denoël, M. och Ficetola, G. F. (2007): Landscape-Level thresholds and newt conservation. Ecological Applications 17(1):302-309

Denton, J. S. och Beebee, T J. C. (1993): Summer and winter refugia of natterjacks (*Bufo calamita*) and common toads (*Bufo bufo*) in Britain. Herpetological Journal 3:90-94

Denton, J. S. och Beebee, T. J. C. (1996): Habitat occupancy by juvenile natterjack toads *(Bufo calamita*) on grazed and ungrazed heathland. Herpetological Journal 6:49-52

Denton, J. S. och Beebee, T. J. C. (1997): Effects of predator interactions, prey palatability and habitat structure on survival of natterjack toad *Bufo calamita* larvae in replicated semi-natural ponds. Ecography 20:166-174

Denton, J. S., Hitchings, S. P., Beebee, T. J. och Gent, A. (1997): A recovery program for the natterjack toad (*Bufo calamita*) in Britain. Conservation Biology 11(6):1329-1338

Di Rosa, I., Simoncelli, F. Fagotti, A. och Pascolini, R. (2007): The proximate cause of frog declines? Nature 447:4-5

Diego-Rasilla, F. J. och Luengo, R. M. (2007): Acoustic orientation in the palmate newt, *Lissotrition helveticus.* Behavioural Ecology and Sociobiology 61:1329-1335

Edenhamn, P. (1996): Spatial dynamics of the European tree frog (*Hyla arborea* L.) in a heterogeneous landscape. Doktorsavhandling, SLU, Institutionen för viltekologi, rapport 31.

Eggert, C., Cogălniceanu, D., Veith, M., Duzukic, G. och Taberlet, P. (2006): The declining spadefoot toad, *Pelobates fuscus* (Pelobatidae): paleo and recent environmental changes as a major

influence on current population structure and status. Conservation Genetica 7:185-195

Eigenbrod, F., Hecnar, S. J. och Fahrig, L. (2008): The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. Biological Conservation 35-46

Ekologgruppen (2005): Strandpaddan i Skåne 1998-2005 Utvärdering av åtgärdsprogrammet. Länsstyrelsen i Skåne län

Elmberg, J. (1988): Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. Canadian Journal of Zoology 68:121-127

Fagotti, A., Morosi, L., Di Rosa, I., Clarioni, R., Simoncelli, F., Pascolini, R., Pellegrino, R., Guex, G.-D. och Hotz, H. (2005): Bioaccumulation of organochlorine pesticides in frogs of the *Rana esculenta* complex in central Italy. Amphibia-Reptilia 26:93-104

Fog, K. (1988): The causes of the decline of *Hyla arborea* on Bornholm. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 64:137-138

Fog, K. (1997): A survey of the results of pond projects for rare amphibians in Denmark. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 73:101-104

Fog, K. och Drews, H. (2007): Management von Rotbauchunken-populationen im Ostseeraum" "Management of fire-bellied toads in the Baltic region". Genetic report. LIFE04NAT/DE/00028, EU

Foster, J. P. och Beebee, T. J. C. (2004): Research as a tool to inform amphibian conservation policy in the UK. Herpetological Journal 14(4):209-214

Frankham, R. (2005): Genetics and extinction. Biological Conservation 126:131-140

Friedl, T. W. P. och Klump, G. M. (1997): Some aspects of population biology in the European tree frog, *Hyla arborea*. Herpetologica 53(3):321-330

Frisenvænge, J. (1995): Strandtudsen (*Bufo calamita*) vagabonden i vor hjemlige paddefauna. I Bringsøe, H. och Graff, H. Bevarelse af Danmarks padder og krybdyr. Nordisk herpetologisk forening 58-64

Garcia, T. S., Stacy, J. och Sih, A. (2004): Larval salamander response to UV radiation and predation risk: color change and microhabitat use. Ecological Applications 14(4):1055-1064

Garner, T. W. J., Walker, S., Bosch, J., Hyatt, A. D., Cunningham, A. A. och Fisher, M. C. (2005): Chytrid fungus in Europe. Emerging infectious diseases 11(10):1639-1641

Gibbons, M. M. och McCarthy T. K. (1986): The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age. Journal of Zoology 209:579-593

Goater, C. P., Semlitsch, R. D. och Bernasconi, M. V. (1993): Effects of body size and parasite infection on the locomotory performance of juvenile toads, *Bufo bufo*. Oikos 66:129-136

Gomes-Mestre, I. och Tejedo, M. (2004): Contrasting patterns of quantitative and neutral genetic variation in locally adapted populations of the natterjack toad, *Bufo calamita.* Evolution 58(10):2343-2352

Gomez-Mestre, I. och Tejedo, M. (2003): Local adaptation on an anuran amphibian to osmotically stressful environments. Evolution 57(8):1889-1899

Gomez-Mestre, I. och Tejedo, M. (2005): Adaptation or exaptation? An experimental test of hypotheses on the origin of salinity tolerance in *Bufo calamita.* Journal of Evolutionary Biology 18:847-855

Griffiths, R. A. (1991): Competition between common frog, *Rana temporaria* and natterjack toad, *Bufo Calamita*, tadpoles: The effect of competitor density and interaction level on tadpole development. Oikos 61:187-196

Griffiths, R. A. (2004): Mismatches between conservation science and practice. TRENDS in Ecology and Evolution 19(11):564-565

Griffiths, R. A., Denton, J. och Wong, A. L. C. (1993): The effect of food level on competition in tadpoles: interference mediated by protothecan algae? Journal of Animal Ecology 62:274-279

Griffiths. R. A. (1996): Newt and salamanders of Europe. T & AD Poyser LTD, London

Halley, J. M., Oldham, R. S. och Arntzen, J. W. (1996): Predicting the persistence of amphibian populations with the help of a spatial model. Journal of Applied Ecology 33:455-470

Hansen, B. (2002): Løgfrøens (*Pelobates fuscus*) forekomst og yngelsucces i 50 vandhuller på Norddjursland. Specialrapport ved Biologisk Institut, Botanisk Afdelning, Århus Universitet

Harp, E. M. och Petranka, J. W. (2006): Ranavirus in wood frogs (*Rana sylvatica*): Potential sources of transmission within and between ponds. Journal of Wildlife Diseases 42(2):307-318

Hartel, B., Nemes, S., Cogálniceanu, D., Öllerer, K., Schweiger, O., Moga, C.-I. och Demeter, L. (2007): the effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. Hydrobiologia 583:173-182

Hatch, A. C. och Blaustein, A. R. (2003): Combined effects of UV-B radiation and nitrate fertilizer on larval amphibians. Ecological applications 13(4):1083-193

Hauswaldt, J. S., Schröder, C. S. och Tiedemann, R. (2007): Nine new tetranucleotide microsatellite markers for the fire-bellied toad (*Bombina bombina*). Molecular Ecology Notes 7:49-52

Hels, T. (2002): Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus.* Ecography 25:303-313

Hels, T. och Nachman, G. (2002): Simulating viability of a spadefoot toad *Pelobates fuscus* Metapopulation in a landscape fragmented by a road. Ecography 25:730-744

Hesselsøe, M. (1997): The green toad *(Bufo viridis)* on Sprogø. Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica 73:109-110

Holenweg, A.-K. och Reyer, H.-U. (2000): Hibernation behavior of *Rana lessonae and R. esculenta* in their natural habitat. Oecologia 123:41-47

Horat, P. och Semlitsch, R. D. (1994): Effects of predation risk and hunger on the behaviour of two species of tadpoles. Behavioral Ecology and Sociobiology 34:393-401

Horner, H. A. och MacGregor, H. C. (1985): Normal development in newts (*Triturus)* and its arrest as a consequence of an unusual chromosomal situation. Journal of Herpetology 19(2):261-270

Husté, A., Clobert, J. och Miaud, C. (2006): The movements and breeding site fidelity of the natterjack toad (*Bufo calamita)* in an urban park near Paris (France) with management recommendations. Amphibia-Reptilia 27:561-568

Ildos, A. S. och Ancona, N. (1994): Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Po plain, northern Italy). Amphibia-Reptilia 15:307-316

Ireland, D. H., Wirsing, A. J. och Murray, D. L. (2007): Phenotypically plastic responses of green frog embryos to conflicting predation risk. Oecologia 152:162-168

Jansen, A. och Healey, M. (2003): Frog communities and wetland condition: relationships with grazing by domestic livestock along an Australian floodplain river. Biological conservation 109:207-219

Jehle, R., Burke, T. och Arntzen, J. W. (2005a): Delineating fine-scale genetic units in amphibians: probing the primacy of ponds. Conservation Genetica 6:227-234

Jehle, R., Hoedl, W. och Thonke, A. (1995): Structure and dynamics of central European amphibian populations: A comparison between *Triturus dobrogicus* (Amphibia, Urodela) and *Pelobates fuscus* (Amphibia, Anura). Australian Journal of Ecology 20(3):362-366

Jehle, R., och Arntzen, J. W. (2000): Post-breeding migrations of newts *(Triturus cristatus* and *T. marmoratus*) with contrasting ecological requirements. Journal of Zoology. London. 251:297-306

Jehle, R., Wilson, G. A., Arntzen, J. W. och Burke, T. (2005b): Contemporary gene flow and the spatio-temporal genetic structure of subdivided newt populations (*Triturus cristatus, T. marmoratus).* Journal of Evolutionary Biology 18:619-628

Joly, P. Miaud, C., Lehmann, A. och Grolet, O. (2001): Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. Conservation Biology 15(1): 239-248

Karlsson, T., Betzholtz, P.-E. och Malmgren, J. C. (2007): Estimating viability and sensitivity of the great crested newt *Triturus cristatus* at a regional scale. Web Ecology 7:63-76

Katz, U. (1973): Studies on the adaption of the toad *Bufo viridis* to high salinities: oxygen consumption, plasma concentration and water content of the tissues. Journal of Experimental Biology 58:785-796

Katzmann, S., Waringer Löschenkohl, A. och Waringer, J. A. (2003): Effects of inter-and intraspecific competition on growth and development of *Bufo viridis* and *Bufo bufo tadpoles.* Limnologica 33:122-130

Knopp, T., Cano, J. M., Crochet, P.-A. och Merilä, J. (2007): Contrasting Levels of variation in neutral and Quantitative genetic loci on Island population of moor frogs (*Rana arvalis*). Conservation Genetica 8:45-56

Knutson, M. G., Richardson, W. B., Reineke, D. M., Gray, B. R., Parmelee, J. R. och Weick, S. E. (2004): Agricultural ponds support amphibian populations. Ecological Applications 14(3):669-684

Kriger, K. M. och Hero, J.-M. (2006): Survivorship in wild frogs infected with chytridiomycosis. EcoHealth 3:171-177

Kriger, K. M. och Hero, J.-M. (2007): Large-scale seasonal variation in the prevalence and severity of chytridiomycosis. Journal of Zoology 217:352-359

Kruuk, L. E. B. och Gilchrist, J. S. (1997): Mechanisms maintaining species differentiation predator-mediated selection in a bombina hybrid zone. Proceedings: Biological Sciences 264(1378):105-110

Kruuk, L. E. B., Gilchrist, J. S. och Barton, N. H. (1999): Hybrid dysfunction in fire-bellied toads (*Bombina)*. Evolution 53(5):1611-1616

Kurzava, L. M. och Morin, P. J. (1998): Tests of functional equivalence: complementary roles of salamanders and fish in community organization. Ecology 79(2):471-489

Langhelle, A., Lindell, M. och Nyström, P. (1999): Effects of ultraviolet radiation on amphibian embryonic and larval development. Journal of Herpetology 33(3):449-456

Langton, T., C. Beckett, and J. Foster. 2001. Great Crested Newt Conservation Handbook. Froglife, Halesworth, UK

Lardner, B. (2000): Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. Oikos 88:169-180

Lardner, B. (2000): Phenotypic plasticity and local adaptation in tadpoles. Akademisk doktorsavhandling Lunds Universitet

Lardner, B. och Loman, J. (1995): Predation on *Rana* and *Bufo* tadpoles: predator species and tadpole size effects. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 71:149

Larsen, J., Sørensen, I. och Gustavson, K. (2004): The effects of selected pyrethroids on embryos of *Bombina bombina* during different culture and semi-field conditions – Ministry of Environment, Danish Environmental Protection Agency, Pesticides Research

Lesbarrères, D., Primmer, C. R. och Merilä, J. (2006): The effects of 20 years of highway presence on the genetic structure of *Rana dalmatina* populations. EcoScience 13(4):531-538

Lindell, L. E. och Forsman, A. (1996): Density effects and snake predation: prey limitation and reduced growth rate of adders at high density of conspecifics. Canadian Journal of Zoology 74:1000-1007

Lips, K. R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J. D., Alford, R. A., Voyles, J., Carey, C., Livo, L., Pessier, A. P. och Collins, J. P. (2006): Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a neotropical amphibian community. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103(9):3165-3170

Lodé, T. (2000): Functional response and area-restricted search in a predator: seasonal exploitation of anurans by the European polecat, *Mustela putorius.* Austral Ecology 25:223-231

Lodé, T., Holveck, M.-J. och Lesbarrères, D. (2005): Asynchronous arrival pattern, operational sex ratio and occurrence of multiple paternities in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina.* The Linnaean Society of London, Biological Journal of the Linnaean Society 86:191-200

Lodé, T., Holveck, M.-J., Lesbarrères, D. och Pagano, A. (2004): Sex-biased predation by polecats influences the mating system of frogs. Proceedings of the Royal Society in London. B (suppl.) 271:399-401

Loman, J. (1979): Food, Feeding rates and prey-size selection in juvenile and adult frogs, *Rana arvalis* Nilss. And R. Temporaria L. Ekologia polska 27(4):581-601

Loman, J. (1994): Site tenacity, within and between summers, of *Rana arvalis* and *Rana temporaria.* Alytes 12(1):15-29

Loman, J. (2001): Effects of tadpole grazing on periphytic algae in ponds. Wetland Ecology and Management. 9:135-139

Loman, J. (2002): Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. Journal of Zoology 258:115-129

Lund, E. (2004): Större vattensalamandern, *Triturus cristatus;* habitatkrav och reproduktionsframgång. Examensarbete i Naturvård, Ekologiska Institutionen, Lunds Universitet

Länsstyrelsen i Skåne län (under bearbetning): Projekt klockgroda - historik och status fram till 2005. Länsstyrelsen i Skåne län

MacGregor, H. C. och Horner, H. (1980): Heteromorphism for chromosome 1, a requirement for normal development in crested newts. Chromosoma (Berlin) 76:111-122

Maletzky, A., Kyek, M. och Goldschmid, A. (2007): Monitoring status, habitat features and amphibian species richness of crested newt (*Triturus cristatus* superspecies) ponds at the edge of the species range (Salzburg, Austria). Annales de Limnologie 43(2):107-115

Malmgren, J. (2001): Evolutionary ecology of newts. Akademisk Doktorsavhandling, Örebro Universitet

Malmgren, J. (2007): Åtgärdsprogram för bevarandet av större vattensalamander (*Triturus cristatus*) och dess livsmiljöer. Naturvårdsverket

Marco, A. och Balustein, A. R. (1999): The effects of nitrite on behavior and metamorphosis in cascades frogs (*Rana cascadae).* Environmental Toxicology and Chemistry 18(5):946-949

Marsh, D. M. och Trenham, P. C. (2001): Metapopulation dynamics and amphibian conservation. Conservation Biology 15(1):40-49

Mazgajska, J. (1996): Distribution of amphibians in urban water bodies (Warsaw agglomeration, Poland.) Ekologia polska 44(3-4):245-257

McCallum, H. och Dobson, A. (1995): Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. Trends in Ecology and Evolution 10(5):190-194

McCollum, S. A. och Leimberger, J. D. (1997): Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. Oecologia 109:615-621

Mendelson III, J. R., Lips, K. R., Gagliardo, R. W. m.fl. (2006): Confronting amphibian declines and extinctions. Science 313:48-48

Merilä, J. och Sterner, M. (2002): Medicinal leeches (*Hirudo medicinalis)* attacking and killing adult amphibians. Annales Zoologici Fennici 39:343-346

Meyer, A. H., Schmidt, B. R. och Grossenbacher, K. (1998): Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. Proceedings of the Royal Society of London (series B) 256:523-528

Miaud, C., Sanuy, D. och Avrillier, J.-N. (2000): Terrestrial movements of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia, Anura) in a semi-arid, agricultural landscape. Amphibia-Reptilia 21: 357-369

Middleton, E. M., Herman, J. R., Celarier, E. A., Wilkinson, J. W., Carey, C. och Rusin, R. J. (2001): Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America. Conservation Biology 15(4):914-929

Mikulîčk, P. och Piálek, J. (2003): Molecular identification of three crested newt species (*Triturus cristatus* superspecies) by RAPD markers. Amphibia-Reptilia 24:201-207

Munk Nielsen, S. och Dige, T. (1995): A one season study of the common spadefoot, *Pelobates fuscus*. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 71:106-108

Murray, D. L., Roth, J. D. och Wirsing, A. J. (2004): Predation risk avoidance by terrestrial amphibians: the role of prey experience and vulnerability to native and exotic predators. Ethology 110:635-647

Nevo, E. och Beiles, A. (1991): Genetic diversity and ecological heterogeneity in amphibian evolution. Copeia 1991(3):565-592

Nicieza, A. G. (2000): Interacting effects of predation risk and food availability on larval anuran behaviour and development. Oecologia 123:497-505

Noël, S., Quellet, M., Galois, P. och Lapointe, F.-J. (2007): Impact of urban fragmentation on the genetic structure of the eastern red-backed salamander. Conservation Genetica 8:599-606

Nyström, P. (1999): Ecological impact of introduced and native crayfish on freshwater communities: European perspectives. I: Crayfish in Europe as alien species: how to make the best of a bad situation (Gherardi, F. och Holdich, D. M., editorer). AA Balkema, Rotterdam, pp 63-85

Nyström, P. (2006): Utvärdering av åtgärdsprogram för bevarande av lökgroda (*Pelobates fuscus*). Länsstyrelsen i Skåne

Nyström, P. Hansson, J., Månsson, J., Sundstedt, M., Reslow, C. och Broström A. (2007): A sdocumented amphibian decline over 40 years: possible causes and implications for species recovery. Biological Conservation 138:399-411

Nyström, P. och Stenberg, M. (2007): Utvärdering av åtgärdsprogram för bevarande av lövgroda (*Hyla aborea*). Länsstyrelsen i Skåne

Nyström, P. och Stenberg, M. (i tryck): Utvärdering av åtgärdsprogram för bevarande av klockgroda (*Bombina bombina*). Länsstyrelsen i Skåne

Nyström, P. och Stenberg, M. (i tryck): Åtgärdsprogram för bevarandet av lökgroda (*Pelobates fuscus*) och dess livsmiljöer. Naturvårdsverket

Nyström, P. och Åbjörnsson, K. (2000): Effects of fish chemical cues on the interactions between tadpoles and crayfish. Oikos 88:181-190

Nyström, P., Birkedal, L. Dahlberg, C. och Brönmark, C. (2002): The declining spadefoot toad *Pelobates fuscus*: calling site choice and conservation. Ecography 25:488-498

Nyström, P., Brönmark, C. och Graneli, W. (1999): Influence of an exotic and a native crayfish species on a littoral benthic community. Oikos 85(3):545-553

Nyström, P., Svensson, O., Lardner, B., Brönmark, C. och Graneli, W. (2001): The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. Ecology 82(4):1023-1039

Odierna, G., Aprea, G., Capriglione, T., Castellano, S. och Balletto, E. (2004): Evidence for chromosome and Pst I DNA family evolutionary stasis in the *Bufo viridis* group (Amphibia, Anura). Chromosome Research 12:671-681

Oldham, R. S., Latham, D. M., Hilton-Brown, D., Towns, M., Cooke, A. S. och Burn, A. (1997): The effect of ammonium nitrate fertiliser on frog (*Rana temporaria)* survival. Agriculture, Ecosystems and Environment 61:69-74

Ortiz, M. E., Marco, A., Saiz, N. och Lizana, M. (2004): Impact of ammonium nitrate on growth and survival of six European amphibians. Archives of Environmental Contamination and Toxicology 47:234-239

Ortiz-Santaliestra, M. E., Marco, A., Fernandez, M. J. och Lizana, M. (2006): Influence of developmental stage on sensitivity to ammonium nitrate of aquatic stages of amphibians. Environmental Toxicology and Chemistry 25(1):105-111

Pahkala, M., Laurila, A., Bjorn, L.-O. och Merilä, J. (2001): Effects of ultraviolet-B radiation and pH on early development. Journal of Applied Ecology 38(3):628-636

Pavignano, I., Giacoma, C. och Castellano, S. (1990): A multivariate analysis of amphibian habitat determinants in north western Italy. Amphibia-Reptilia 11:311-324

Peacor, S. D. och Werner, E. E. (1997): Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. Ecology 78(4):1146-1156

Peay, S., Hiley, P. D., Collen, P. och Martin, I. (2006): Biocide treatment of ponds in Scotland to eradicate signal crayfish. Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture 380(81):1363-1379

Pechman, J. H. K. och Wilbur, H. M. (1994): Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. Herpetological 50(1):65-84

Pellet, J., Fleishman, E., Dobkin, D. S., Gander, A. och Murphy, D. D. (2007): An empirical evaluation of the area and isolation paradigm of metapopulation dynamics. Biological Conservation 136:483-495

Pellet, J., Guisan, A. Perrin, N. (2004): A concentric analysis of the impact of urbanization on the threatened European tree frog in an agricultural landscape. Conservation Biology 18(6):1599-1606

Pellet, J., Maze, G. och Perrin, N. (2006a): The contribution of patch topology and demographic parameters to population viability analysis predictions: the case of the European tree frog. Population Ecology 48:353-361

Pellet, J., Rechsteiner, L., Skrivervik, A. K., Zürcher, J.-F. och Perrin, N. (2006b): Use of the harmonic direction finder to study the terrestrial habitats of the European tree frogs (*Hyla arborea*). Amphibia-Reptilia 27:138-142

Petranka, J. W. och Kennedy, C. A. (1999): Pond tadpoles with generalized morphology: is it time to reconsider their functional roles in aquatic communities? Oecologia 120:621-631

Petranka, J. W., Harp, E. M., Holbrook, C. T. och Hamel, J. A. (2007): Long-term persistence of amphibian populations in a restored wetland complex. Biological Conservation 138:371-380

Pierce, B. A. (1993): The effects of acid precipitation on amphibians. Ecotoxicology 2:65-77

Pope, S. E., Fahrig, L. och Merriam, H. G. (2000): Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. Ecology, 81(9):2498-2508.

Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A. m.fl. (2006): Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. Nature 439(7073):161-167

Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A. m.fl. (2007): Pounds et al. reply. Nature 447:5-6

Qin, Z.-F., Qin, X.-F., Yang, L., Han-Ting, L., Zhao, X.-R. och Xu, X.-B. (2007): Feminizing/demasculinizing effects of polychlorinated biphenyls on the secondary sexual development of *Xenopus laevis*. Aquatic Toxicology 84:321-327

Quellet, M. (2000): Amphibian deformities: current state of knowledge. I: Ecotoxicology of amphibians and reptiles (Sparling, D. W., Linder, G och Bishop, C. A., editorer) Society of Environmental Toxicology and Chemistry, USA. pp 617-646

Raffel, T. R., Rohr, J. R., Kiesecker, J. M. och Hudson, P. J. (2006): Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. Functional Ecology 20:819-828

Reading, C. J. (2007): Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body and survivorship. Oecologia 151:125-131

Reading, C. J. och Clarke, R. T. (1999): Impacts of climate and density on the duration of the tadpole stage of the common toad *Bufo bufo.* Oecologia 121:310-315

Reading, C. J. och Davies, J. L. (1996): Predation by grass snakes (*Natrix natrix*) at a site in southern England. Journal of Zoology 239:73-82

Relyea, R. A. (2000): Trait-Mediated indirect effects in larval anurans: reversing competition with the threat of predation. Ecology 81(8):2278-2289

Relyea, R. A. (2001a): Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. Ecology 82(2):523-240

Relyea, R. A. (2001b): The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. Ecology 82(2):541-554

Relyea, R. A. (2004): Synergistic impacts of malathion and predatory stress on six species of north American tadpoles. Environmental Toxicology and Chemistry 23(4):1080-1084

Relyea, R. A. (2005): The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities. Ecological Applications 15(2):618-627

Reshetnikov, R. N. (2003): The introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish). Hydrobiologia 510:83-90

Rich, I. (1995): A field study of marked populations of the green toad, *Bufo viridis.* Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 71:118-119

Richter-Boix, A., Llorente, G. A. och Montori, A. (2007): Structure and dynamics of an amphibian metacommunity in two regions. Journal of Animal Ecology 76:607-618

Riis, N. (1995): Springfrøen (*Rana dalmatina*), vor sydlige forårsbebuder.). I Bringsøe, H. och Graff, H. Bevarelse af Danmarks padder og krybdyr. Nordisk herpetologisk forening 91-99

Riley, S. P. D., Busteed, G. T., Kats, L. B., Vandergon, T. L., Lee, L. E. S., Dagit, R. G., Kerby, J. I., Fisher, R. N. och Suvajoi, R. M. (2005): Effects of urbanization and abundance of amphibians and invasive species in southern California streams. Conservation biology 16(6):1894-1907

Rist. L., Semlitsch, R. D., Hotz, H. och Reyer, H.-U. (1997): Feeding behaviour, food consumption, and growth efficiency of hemiclonal and parental tadpoles of the *Rana esculenta* complex. Functional Ecology 11:735-742

Rogell, B. (2005): Microsatellite variation in the Natterjack toad on the Swedish West coast. Examensarbete i biologi, Avdelningen för populationsbiologi, Institutionen för ekologi och evolution, Uppsala universitet

Rogell, B., Gyllenstrand, N. och Höglund, J. (2005): Six polymorphic microsatellite loci in the Natterjack toad, *Bufo calamita.* Molecular Ecology Notes 5:639-640

Rohr, J. R., Elskus, A. A., Shepherd, B. S. m.fl. (2004): Multiple stressors and salamanders: effects of an herbicide, food limitation, and hydroperiod. Ecological Applications 14(4):1028-1040

Rouse, J. D., Bishop, C. A. och Struger, J. (1999): Nitrogen pollution: an assessment of its threat to amphibian survival. Environmental Health Perspectives 107(10):799-803

Rowe, G. och Beebee, T. J. C. (2003): Population on the verge of a mutational meltdown? Fitness costs of genetic load for an amphibian in the wild. Evolution 57(1):177-181

Rowe, G. och Beebee, T. J. C. (2005): Intraspecific competition disadvantages inbred natterjack toad (*Bufo calamita)* genotypes over outbred ones in a shared pond environment. Journal of Animal Ecology 74:71-76

Rowe, G. och Beebee, T. J. C. (2007): Defining population boundaries: use of three Bayesian approaches with microsatellite data from British natterjack toads (*Bufo calamita*). Molecular Ecology 16:785-796

Rowe, G., Beebee, T. J. C. och Burke, T. (1998): Phylogeography of the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain: genetic differentiation of native and translocated populations. Molecular Ecology 7:751-760

Rowe, G., Beebee, T. J. C. och Burke, T. (1999): Microsatellite heterozygosity, fitness and demography in natterjack toads *Bufo calamita*. Animal Conservation 2:85-92

Rowe, G., Harris, D. J. och Beebee, T. J. C. (2006): Lusitania revisited: A phylogeographic analysis of the natterjack toad *Bufo calamita* across its entire biogeographical range. Molecular phylogenetics and evolution 39:335-346

Räsänen, K. och Kruuk, L. E. B. (2007): Maternal effects and evolution at ecological time-scales. Functional Ecology 21:408-421

Schiesari, L., Grillitsch, B. och Grillitsch, H. (2007): Biogeographic Biases in research and their consequences for linking amphibian declines to pollution. Conservation Biology 21(2):465-471

Schloegel, L. M., Hero, J.-M., Berger, L., Speare, R., McDonald, K. och Daszak, P. (2006): The decline of the sharp-snouted day frog (*Taudactylus acutirostris)*: the first documented case of extinction by infection in a free-ranging wildlife species? EcoHealth 3:35-40

Schlyter, F., Höglund, J. och Strömberg, G. (1991). Hybridization and low numbers in isolated populations of the natterjack, *Bufo calamita*, and the green toad, *B. viridis*, in southern Sweden: possible conservation problems. Amphibia-Reptilia 12(3):267-281

Schmidt, B, R. och Pellet, J. (2005): Relative importance of population processes and habitat characteristics in determining site occupancy of two anurans. Journal of Wildlife Management 63(3):884-893

Schmidt, B. R. och Van Buskirk, J. (2005): A comparative analysis of predator-induced plasticity in larval triturus newts. Journal of Evolutionary Ecology 18:415-425

Secor, S. M., Wooten, J. A. och Cox, C. L. (2007): Effects of meal size, meal type, and body temperature on the specific dynamic action of anurans. Journal of Comparative Physiology B 177:165-182

Semlitsch, R. D. (1993): Effects of different predators on the survival and development of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. Oikos 67:40-46

Semlitsch, R. D. och Gavasso S. (1992): Behavioural response of *Bufo bufo and Bufo calamita* tadpoles to chemical cues of vertebrate and invertebrate predators. Ethology Ecology & Evolution 4:165-173

Shine, R. (2002): Do dietary habits predict scale counts in snakes? Journal of Herpetology 36(2):268-272

Shinn, C., Marco, A. och Serrano, L. (2007): Influence of water salinity and altitude on the tolerance of amphibian early life stages to nitrite. Comparative Biochemistry and Physiology 146:171-188

Silverin, B. och Andrén, C. (1992): The ovarian cycle in the natterjack toad, *Bufo calamita*, and its relation to breeding behaviour. Amphibia-Reptilia 13: 177-192

Simoncelli, F., Fagotti, A., Dall'Olio, R., Vagnetti, D., Pascolini, R. och Di Rosa, I. (2005): Evidence of *Batrachochytrium dendrobatidis* infection in water frogs of the *Rana esculenta* complex in central Italy. EcoHealth 2:307-312

Sinsch, U. (1988): Seasonal changes in the migratory behavior of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. Oecologia 76:390-398

Sinsch, U. (1997): Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a *Bufo calamita* metapopulation. Oecologia 112:42-47

Skei, J. K., Dolmen, D., Rønning, L. och Ringby, T. H. (2006): Habitat use during the aquatic phase of the newts *triturus vulgaris* (L.) and *T. cristatus* (Laurenti) in central Norway: proposition for a conservation and monitoring area. Amphibia-Reptilia 27:309-324

Skelly, D. K. (1992): field evidence for a cost of behavioral antipredator response in larval amphibian. Ecology 73(2):704-708

Skelly, D. K., Freidenburg, L. K. och Kiesecker, J. M. (2002): Forest canopy and the performance of larval amphibians. Ecology 83(4):983-992

Skelly, D. K., Werner, E. E. och Cortwrigth, S. A. (1999): Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. Ecology 80(7):2326-2337

Skeratt, L. F., Berger, L., Speare, R., Cashins, S., McDonald, K. R., Phillott, A. D., Hines, H. B. och Kenyon, N. (2007): Spread of chytridiomycosis has caused the rapid global decline and extinction of frogs. EcoHealth 4:125-134

Skriver, P. (1988): A pond restoration project and a tree-frog (*Hyla arborea*) project in the municipality of Aarhus. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 64:146-147

Smith, D. C. (1987): Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. Ecology 68(2):344-350

Smith, M. A. och Green, D. M. (2005): Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? Ecography 28:110-128

Soulé, M. E. (1980): Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. I: Conservation biology, an evolutionary-ecological perspective (Soulé, M. E. och Wilcox, B. A., editorer). Sinauer Associates, inc. Sunderland, Massachusetts pp 151-169

Sparling, D. W., Fellers, G. M., och McConnell, L. L. (2001): Pesticides and amphibian population declines in California, USA. Environmental Toxicology and Chemistry 20(7):1591-1595

Stav, G., Kotler, B. P. och Blaustein, L. (2007): Direct and indirect effects of dragonfly (*Anax imperator*) nymphs on green toad (*Bufo viridis)* tadpoles. Hydrobiologia 579:85-93

Stenberg, M. och Nyström, P. (2007): Större vattensalamander (*Triturus cristatus*) i Kronobergs län 2007. Länsstyrelsen i Kronobergs län

Stevens, V. M., Leboulenge, E., Wesselingh, R. A. och Baguette, M. (2006): Quantifying functional connectivity: experimental assessment of boundary permeability for the natterjack toad (*Bufo calamita)*. Oecologia 150:161-171

Strijbosch, H. (1979): Habitat selection of amphibians during their aquatic phase. Oikos 33:363-372

Strofer, A. (2003): Amphibian declines: future directions. Diversity and Distributions 9:151-163

Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N.A., Yoyng, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. och Waller, R. W. (2004): Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. Science 306:1783-1785

Stuckas, H. och Tiedemann R. (2006): Eight new microsatellite loci for the critically endangered fire-bellied toad *Bombina* and their cross-species applicability among anurans. Molecular Ecology Notes 6:150-152

Stöck, M., Mortiz, C., Hickerson, M., Frynta, D., Dujsebayeva, T., Eremchenko, V., Macey, J. R., Papenfuss, T. J. och Wake, D. B. (2006): Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity. Molecular Phylogenetics and evolution 41:663-689

Sutherland, W. J., Pullin, A. S., Dolman, P. M. och Knight, T. M. (2004): response to Griffiths. Mismatches between conservation science and practice. Trends in Ecology and Evolution 19(11):565-566

Szymura, J. M. (1993): Hybrid zones and the Evolutionary process. I: Hybrid zones and the evolutionary process (Harrison, R. G., editor). Oxford University Press, New York, Oxford pp 261-289

Söderman, F. (2006): Comparative population ecology in moor frogs with particular reference to acidity. Akademisk Doktorsavhandling, Uppsala Universitet

Teplitsky, C., Piha, H., Laurila, A. och Merilä, J. (2005c): Common pesticide increases costs of antipredator defences in *Rana tamporaria* tadpoles. Environmental Science and Technology 39:6079-6085

Teplitsky, C., Plenet, S. och Joly, P. (2003): Tadpoles responses to risk of fish introduction.

Oecologia 134:270-277

Teplitsky, C., Plenet, S. och Joly, P. (2004): Hierarchical responses of tadpoles to multiple predators. Ecology 85(10):2888-2894

Teplitsky, C., Plenet, S. och Joly, P. (2005a): Costs and limits of dosage response to predation risk: to what extent can tadpoles invest in anti-predator morphology? Oecologia 145:364-370

Teplitsky, C., Plenet, S., Léna, J.-P., Mermet, M., Malet, E. och Joly, P. (2005b): Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. Journal of Evolutionary Ecology 18:180-190

Ter Schure, A. F. H., Larsson, P., Merilä, J. och Jönsson, I. (2002): Latitudinal fractionation of polybrominated diphenyl ethers and polychlorinated biphenyls in frogs (*Rana temporaria).* Environmental Science and Technology 36:5057-5061

Traill, L. W., Bradshaw, C. J. A. och Brook, B. W. (2007): Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. Biological conservation 139:159-166

Trombulak, S. C. och Frissell, C. A. (2000): Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. Conservation Biology 14(1):18-30

Vahl, J. (1995): Den grønne frø (*Rana esculenta*). Naturhistorie og vilkår under marginale klimatiske forhold.). I Bringsøe, H. och Graff, H. Bevarelse af Danmarks padder og krybdyr. Nordisk Herpetologisk Forening 104-110

Wake, D. B. (2007): Climate change implicated in amphibian and lizard declines. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104(20):8201-8202

Van Buskirk, J. (2000): The costs of an inducible defence in anuran larvae. Ecology 81(10):2813-2821

Van Buskirk, J. (2007): Body size, competitive interactions, and the local distribution of *Triturus* newts. Journal of Animal Ecology 76:559-567

Van Buskirk, J. och Arioli, M. (2002): Dosage response of an induced defense: how sensitive are tadpoles to predation risk? Ecology 83(6):1580-1585

Weldon, C., Du Preez, L. H., Hyatt, A. D., Muller, R. och Speare, R. (2004): Origin of the amphibian chytrid fungus. Emerging Infectious Diseases 10(12):2100-2104

Wellborn, G. A., Skelly, D. K. och Werner, E. E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. Annual Review of Ecology and Systematics 27:337-63

Werner, E. E. och Glennemeier, K. S. (1999): Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. Copeia 1:1-12

Whitfield, S. M., Bell, K. E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F., Chaves, G., Savage, J. M. och Donnelly, M. A. (2007): Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104(20):8352-8356

Viertel, B. (1990): Suspension feeding of anuran larvae at low concentrations of *Chlorella* algae (Amphibia, Anura). Oecologia 85:167-177

Viertel, B. (1999): Salt tolerance of *Rana temporaria*: spawning site selection and survival during embryonic development (Amphibia, Anura). Amphibia-Reptilia 20:161-171

Vignoli, L., Bologna, M. A. och Luiselli, L. (2007): Seasonal patterns of activity and community structure in an amphibian assemblage at a pond network with variable hydrology. Acta Oecologica 31:185-192

Vines, T. H., Köhler, S. C., Thiel, M., Ghira, I., Sands, T. R., MacCallum, C. J., Barton, N. H. och Nürnberger, B. (2003): The maintenance of reproductive isolation in a mosaic hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. Variegata*. Evolution 57(8):1876-1888

Wirén, M. (2006): Utvärdering av åtgärdsprogram för bevarande av grönfläckig padda *(Bufo viridis).* Länsstyrelsen i Skåne läns

Wirén, M. (i tryck): Grönfläckig padda (*Bufo viridis variabilis*) i Limhamns kalkbrott, 2003-2007. Länsstyrelsen i Skåne län

Wirén, M. (under bearbetning): Åtgärdsprogram för bevarandet av grönfläckig padda *Bufo viridis*. Naturvårdsverket, remissversion

Woodhams, D. C., Ardipradja, K., Alford, R. A., Marantelli, G., Reinert, L. K. och Rollins-Smith, L. A. (2007a): Resistance to chytridiomycosis varies among amphibian species and is correlated with skin peptide defenses. Animal Conservation 10:409-417

Woodhams, D. C., Rollins-Smith, L. A., Alford, R. A., Simon, M. A. och Harris, R. N. (2007b): Innate immune defences of amphibian skin: antimicrobial peptides and more. Animal Conservation 10:425-428

Vorndran, I. C., Reichwaldt, E. och Nürnberger, B. (2002): Does differential susceptibility to predation in tadpoles stabilize the *bombina* hybrid zone? Ecology 83(6):1648-1659

Vos, C. C. och Stumpel, A. H. P. (1995): Comparison of habitat-isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hyla arborea*). Landscape Ecology 11(4): 203-214

Vos, C.C. och Chardon, J.P. (1998): Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. Journal of Applied Ecology 35:44-56

Vörös, J., Alcobendas, M., Martinez-Salno, I., och Garcia-Paris, M. (2006): Evolution of *Bombina* and *Bombina variegate* (Anura: Discoglossidae) in the Carpathian Basin: A history of repeated mt-DNA introgression across species. Molecular Phylogenetics and Evolution 38:705-718

Yanchukov, A., Hofman, S., Szymura, J. M., Mezhzherin, S. V., Morozov-Leonov, S. Y., Barton, N. H. och Nürnberger, B. (2006): Hyrbridization of *Bombina bombina* and *B. Variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and over time. Evolution 60(3):583-600

Zvirgzds, J. Stašuls, M. och Vilnítis, V. (1995): Reintroduction of the European Tree Frog (*Hyla arborea*) in Latvia. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 71:139-142

www.m.lst.se

LÄNSSTYRELSEN
I SKÅNE LÄN

Östra Boulevarden 62A, 291 86 Kristianstad
Kungsgatan 13, 205 15 Malmö
Tel 044/040-25 20 00, Fax 044/040-25 2 110
E-post lansstyrelsen@m.lst.se
www.m.lst.se