

DET KGL. NORSKE VIDENSKABERS SELSKAB, MUSEET

rapport

ZOOLOGISK SERIE 1976-6



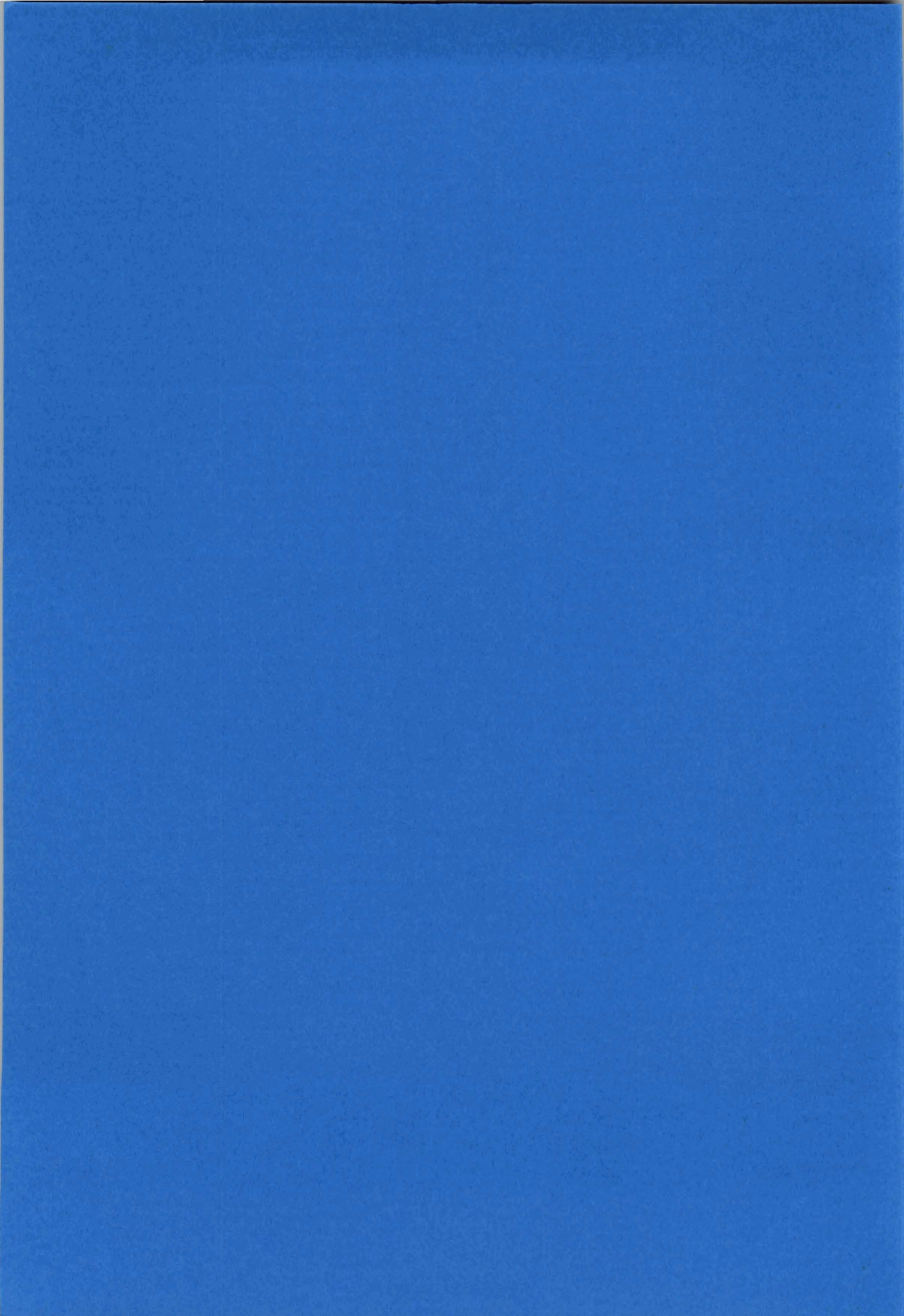
ANERKJENDT
AVDELING

Biologi og utbredelse hos
Triturus vulgaris (L.), liten salamander,
og T. cristatus (Laurenti), stor salamander,
i Norge, med hovedvekt på
Trøndelagsområdet.

Dag Dolmen



Universitetet i Trondheim



BIOLOGI OG UTBREDELSE HOS TRITURUS VULGARIS (L.),
LITEN SALAMANDER, OG T. CRISTATUS (LAURENTI),
STOR SALAMANDER, I NORGE, MED HOVEDVEKT PÅ TRØNDELAGSOMRÅDET.
Døgnaktivitet og vandringer, vekst, habitat og zoogeografi

av

Dag Dolmen

Hovedfagsoppgave i zoologi ved Universitetet i Trondheim
Våren 1976

Universitetet i Trondheim
Det Kgl. Norske Videnskabers Selskab, Museet

Trondheim, mai 1976

FORORD

Gjennom interesse for ferskvannsfaunaen kom jeg under ekskursjoner til tjern og dammer allerede i guttedagene over nye finnesteder for salamander i Trøndelag. Idéen til en hovedfagsoppgave om biologi og utbredelse hos salamanderartene kom etter en samtale med professor Hans Kauri høsten 1966. Ved sitt arbeid over salamandere i Sverige (Kauri 1959) samt ved personlige råd og vink har professor Kauri vært meg til stor hjelp og inspirasjon i dette arbeidet.

I ei tid da miljøforstyrrelser og forandringer av naturen stadig griper om seg, og amfibiefaunaen, i alle fall i våre naboland, er på sterk retur, ville det være av interesse å kartlegge den nåværende utbredelse av disse dyra, og samtidig prøve å klargjøre noen av salamandernes miljøkrav og forhold som gjør at utbredelsen er slik vi finner den i dag. Professor Kauri hadde spesielt pekt på innvandringsproblematikken for Triturus vulgaris i Trøndelag og dessuten på den merkelige, tilsynelatende isolerte forekomsten av T. cristatus i Stjørna på Fosenhalvøya, 230 km fra nærmeste kjente norske finnested.

Feltarbeid med innsamling av materiale og data har hovedsakelig vært utført i årene 1971-74, aktivitetsundersøkelsene og vannanalysene i 1974-75. En del av feltarbeidet har vært støttet økonomisk fra Nord-Trøndelag og Møre og Romsdal fylker.

Førstekonservator John O. Solem har vært min vegleder under denne oppgaven og lånt meg fellene til rytmikkundersøkelsene. Professor Erling Sivertsen og professor Svein Haftorn har stilt DKNVS, Museets amfibiesamling til min disposisjon, samt en god arbeidsplass under studiet.

Laboratoriet for ferskvannsøkologi og innlandsfiske ved Zoologisk avdeling har dessuten skaffet tilveie utstyr for vannanalyser, og Norges Almenvitenskapelige Forskningsråd har lånt ut lysmåler og termohygrograf til aktivitetsstudiene.

Ved sida av egne samlinger og materialet fra DKNVS, Museet er også benyttet materiale fra Zoologisk Museum i Oslo og Tromsø Museum, samt en del dyr samlet av dosent Jan Økland og cand.real. Tore Halse.

Cand.mag. Ragnar Berg har hjulpet meg med datakjøring av materialet til vekstundersøkelser, og sivilarbeiderne Roald Arctander, Eivind Kobberød og Bjarne Svanøe har stått for det meste av tegnearbeidet.

Til alle disse personer og institusjoner vil jeg rette min hjerteligste takk.

Jeg vil også takke cand.real. Kaare H. Aagaard for verdifulle råd og diskusjoner under arbeidet, fotograf Per E. Fredriksen som har tatt en del av fotografiene, kontorassistent Åse Vanvik for timene bak skrivemaskina og min hustru Eli som har hjulpet meg med renskriving av primærtabeller og korrekturlesing.

Til slutt vil jeg spesielt få takke kjøpmann Ola Løseth, Rindal, og ellers alle naturinteresserte personer som har bidratt med opplysninger om salamandernes utbredelse av levevis i Norge.

INNHOLD

	side
1. INNLEDNING	7
2. DØGNAKTIVITET OG VANDRINGER	10
2.1. Generelt om døgnrytmikk	10
2.1.1. Innføring i døgnrytmikk, grunnleggende begreper	10
2.1.2. Aktivitetsundersøkelser med amfibier	11
2.2. Lokalitetsbeskrivelse	13
2.3. Metodikk	16
2.3.1. Fellene	16
2.3.2. Feltarbeidet	18
2.3.3. Akvariene og observasjoner i naturen	20
2.3.4. Drøfting av metodikken	20
2.3.5. Vandringene	22
2.3.6. Presentasjonsmåten	23
2.4. Resultat	24
2.4.1. De fysiske faktorer	24
2.4.2. Akvatiske <u>T. vulgaris</u>	24
2.4.3. Terrestriske <u>T. vulgaris</u>	30
2.4.4. Larvene av <u>T. vulgaris</u>	34
2.4.5. <u>T. cristatus</u>	34
2.4.6. Akvariene	37
2.4.7. Observasjoner av aktivitetstyper i naturen	37
2.4.8. Vandringene	38
2.5. Diskusjon	46
2.5.1. Sammenlikning av Himstedts laboratorieforsøk med resultatene fra Trøndelag. Lysets virkning	46
2.5.2. Temperaturen og fuktighetens innflytelse	48
2.5.3. Cirkadiane regler	50
2.5.4. Ulikheter i kjønnes og artenes aktivitetsmønster	51
2.5.5. Døgnrytmen hos salamandernes potensielle næringsdyr og fiender	54
2.5.6. Vandringer - filopatri	54
3. VEKST	57
3.1. Materiale og metodikk	57

	side
3.1.1. Materialet	57
3.1.2. Konservering og lengdemåling	57
3.1.3. Aldersbestemmelse	58
3.1.4. Eggleggingsdato	64
3.1.5. Matematikk	64
3.2. Resultat	67
3.2.1. Larvenes vekstfunksjoner	67
3.2.2. <u>T. vulgaris</u> -larvenes vekst	67
3.2.3. Veksten av juvenile <u>T. vulgaris</u>	70
3.2.4. <u>T. cristatus</u> -larvenes vekst	72
3.2.4. Veksten av juvenile <u>T. cristatus</u>	75
3.2.6. Voksne <u>T. vulgaris</u>	77
3.2.7. Voksne <u>T. cristatus</u>	83
3.3. Diskusjon	85
3.3.1. <u>T. vulgaris</u>	85
3.3.2. <u>T. cristatus</u>	92
4. HABITAT	94
4.1. Den vanlige oppfatning av <u>Triturus</u> -artenes habitat ...	94
4.2. Metodikk	95
4.2.1. Hydrografi	95
4.2.2. Lokalitetstyper	96
4.2.3. Presentasjonsmåten	100
4.3. Resultat	100
4.3.1. Hydrografien	100
4.3.2. Lokalitetstypene	105
4.4. Diskusjon	108
4.4.1. Habitat og miljøets begrensende faktorer	108
4.4.2. Habitat - tilpasning	110
4.4.3. Uløste problemer med hensyn til habitatets beskaffenhet	112
4.4.4. Det terrestriske miljø	113
4.4.5. Byttedyr	113
5. UTBREDELSE, ZOOGEOGRAFI	116
5.1. Historikk	116
5.2. Metodikk	118
5.2.1. Kartleggingsarbeidet	118

	side
5.3. Resultat	120
5.3.1. <u>T. vulgaris</u> i Trøndelagsområdet	120
5.3.2. <u>T. vulgaris</u> på Østlandet/Sørlandet	122
5.3.3. <u>T. cristatus</u> i Trøndelagsområdet	124
5.3.4. <u>T. cristatus</u> på Østlandet og Vestlandet	124
5.4. Diskusjon	127
5.4.1. Innvandringa til Den skandinaviske halvøy	127
5.4.2. Småvannene i Meråkerfjella	128
5.4.3. Spredningen innen Trøndelagsområdet	130
5.4.4. Innvandring til Vestlandet	132
5.4.5. Begrensende faktorer for utbredelsen på Vestlandet	133
5.4.6. Klimaets betydning for utbredelsen på Den skandinaviske halvøy	134
5.4.7. Berggrunnens betydning	135
5.4.8. Fiskens betydning for utbredelsen av salamander	136
5.4.9. De neotene salamanderne ved Stensele	139
5.4.10. Salamanderartenes spredningskapasitet i Trøndelagsområdet	142
5.4.11. Menneskets innflytelse på amfibiefaunaen	143
5.4.12. Herpetofaunaen på Den skandinaviske halvøy	145
6. SAMMENDRAG	147
7. LITTERATUR	150
BILAG 1-20	I-LXX

1. INNLEDNING

Triturus vulgaris (LINNÉ 1758), liten salamander, har i følge Støp-Bowitz (1950) og Kauri (1970) i Norge vært kjent fra områdene langs kysten fra svenskegrensa til Stavanger, dessuten fra Østlandet hvor den i Gudbrandsdalen er funnet så langt opp som til Ringebu, og i Østerdalen til Solør, om en ser bort fra et enkelt funn ved Ytre Rendal. I tillegg er arten tatt på noen få lokaliteter i Trøndelag fra Trondheims omegn i sør til Grong i nord.

Triturus cristatus (LAURENTI 1768), stor salamander, har vært kjent fra strøket rundt Oslofjorden, på vestsida sørover til Skien, og nordover til Helgøya ved Hamar og i Løten, samt ved Ytre Rendal. På Vestlandet er arten funnet flere steder mellom Haugesund og Bergen, og i Trøndelag ble den i 1932 oppdaget på Fosenhalvøya.

I tillegg til denne oversikten kommer et funn av T. vulgaris fra Vefsn (Soot-Ryen 1952), som er blitt oversett av seinere forfattere, og dessuten nyere publiserte observasjoner fra Trøndelagsområdet for både T. vulgaris og T. cristatus (Dolmen 1972, Dolmen, Sæther & Aagaard 1975). Med uttrykket "Trøndelagsområdet" i dette arbeidet er det ment Sør- og Nord-Trøndelag, Nordmøre og den sørligste del av Nordland fylke.

I Skandinavia er det spesielt S. Johnsen (1935) og Kauri (1959, 1970) som har trukket inn zoogeografiske aspekter i deres arbeid over utbredelsen av salamanderartene; de har bl.a. antatt at Trøndelagspopulasjonen av T. vulgaris opprinnelig kunne ha innvandret fra Jämtland.

I arbeidet med kartleggelsen av T. vulgaris og T. cristatus og undersøkelsene over mulige innvandringsveger til Trøndelag ville det være av interesse å vite hvordan aktivitetsmønsteret hos salamanderartene er i ytterkanten av artenes utbredelsesområde mot nord. Ville de lange dagene og tildels mangelen på egentlig natt hindre noe av aktivitetsutfoldelsen for de nattaktive dyra? En kunne i så fall tenke seg at dette hadde betydning for salamandernes spredningskapasitet i Trøndelagsområdet. En ønsket også av samme årsak å vite i hvilken grad Triturus-artene vandret omkring i vannet og på land.

Døgnrytmikk-studier av T. vulgaris og T. cristatus er utført av Himstedt (1971) i laboratorium, men jeg kjenner ikke til tilsvarende undersøkelser av disse dyra foretatt i naturen. Himstedt fant tydelig forskjell på artenes døgnrytmikk under laboratoriebetingelser. Selv om begge artene

var aktive i den mørkere del av døgnet foretrakk T. vulgaris tussmørket i høyere grad enn T. cristatus. Larvene viste imidlertid et mer arytmsk aktivitetsmønster med tendens til dagaktivitet i alle fall hos T. vulgaris.

Bare Cummings (1912) har i sine "homing"-forsøk vært litt inne på Triturus-artenes vandringer eller forflytninger fra uke til uke eller fra dag til dag. Han påviser bl.a. en viss grad av orienteringsevne hos disse dyra. Hardin, Schafer & Barbour (1969) foretok studier av en amerikansk salamanderarts forflytninger gjennom lengre tid, men her var **døgnrytmikken det essensielle**. Nevnes må imidlertid amerikanderen Twittys (1959, 1966) langtidsstudier av lotiske/terrestriske salamandere av slekta Taricha, som er nærbeslektet med de europeiske Triturus. Han fant en svært sterk "homing ability" hos salamanderne og i alle fall med hensyn til yngleplassen utpreget filopatri.

Kauris (1959) undersøkelser over T. vulgaris i Sverige og Dreyer Olsens (1974) variasjonsstudier hos samme art bygger for en stor del på biometriske målinger. Ellers er det arbeidet lite med størrelsesrelasjoner hos Triturus-artene i Norden. Kauri (1959) beskriver på grunnlag av målinger utført på museumsmateriale en ny underart, T. vulgaris borealis, med hovedutbredelse i Jämtland og Ångermanland, Dreyer Olsen (1974) stiller seg noe skeptisk med hensyn til denne oppsplittingen i to underarter. Kauri (1959) antar visstnok at det terrestriske juvenile stadium hos T. vulgaris varer i ett år, mens Dreyer Olsen, i overensstemmelse med Smith (1964) og Steward (1969), viser ut fra målinger at det tar to år, og at dette er tilfellet både for Sør- og Mellom-Sverige.

Jeg skal her ikke komme nærmere inn på rasespørsmålet for T. vulgaris i Jämtland eller i Trøndelag, eller biometriske variasjoner en kan finne fra sør til nord i landet. Av interesse ville det likevel være å se på lengdeveksten hos salamanderne ved ulike lokaliteter for på denne måten å kunne danne seg et bilde av hvilke deler av landet som klimatisk passer dyra best.

Når det gjelder habitatvalg hos Triturus-artene har flere forfattere pekt på at T. cristatus er mer stenøk enn T. vulgaris. T. cristatus skulle således unngå surt vann (Kauri 1964, Hagström 1972, 1975) og helst holde seg til kalk- eller leirområder (se f.eks. Smith 1964), mens T. vulgaris skulle finnes i et rikere utvalg av vanntyper. Også habitatvalget skulle ha stor betydning for spredningen av salamanderne. En beskrivelse og sammenlikning av lokalitetene for T. vulgaris og T. cristatus var således nødvendig for å forstå artenes utbredelsesmønster. Spesielt

syntes det viktig med en kontroll på om T. cristatus virkelig unngikk de sure og myrlendte områdene i høyere grad enn T. vulgaris gjorde det; i Trøndelag så forholdet nemlig ut til å være det motsatte. Opplysninger om dyras habitat skulle dessuten være til stor hjelp i arbeidet for bevarelse av amfibie-artene, et arbeid som er i full gang i andre europeiske land.

2. DØGNAKTIVITET OG VANDRINGER

2.1. Generelt om døgnrytmikk

2.1.1. Innføring i døgnrytmikk, grunnleggende begreper

De ulike organismer har alle aktivitets- og hvileperioder lagt til spesielle tider av døgnet. Synkronisering av aktiviteten til bestemte deler av dagen eller natta er styrt av indre (endogene) mekanismer, men kontrollert av ytre (eksogene) signaler, synkronisatorer eller tidsangivere (Zeitgebers) (Aschoff 1954, 1958, 1964, Cloudsley-Thompson 1961, K. Müller 1972, Ward 1972). Den mest innflytelsesrike Zeitgeber er forandringer i lysintensiteten gjennom døgnet (Bünning 1963, 1972, Lofts 1970). Spesielt rundt høst- og vårjevndøgn synes lysforholdene å bety mye i denne sammenheng. Også andre faktorer, i første rekke temperaturen, kan virke som Zeitgeber (Hoffmann 1969) eller evt. maskere virkningen av hovedsynkronisatoren (Wilkins 1965). Bünning (1963, 1972) gir en innføring i de ulike måter lyset og temperaturen kan virke synkroniserende på dyrs døgnaktivitet (se også Fry 1947, 1967 om miljøets betydning for aktiviteten).

Ved tallrike laboratorieforsøk de senere år har en holdt faktorer som lys og temperatur konstantegjennom flere uker, og hos en rekke arter har en likevel funnet opprettholdelse av en rytmisk adferd (dvs. regelmessige gjentakelser av bestemte funksjoner, se Ward 1972). Disse rytmene stemmer i regelen ikke nøyaktig med et døgn på 24 timer, og de varierer også noe fra individ til individ; de kalles derfor cirkadiane rytmer eller "free running" rytmer og gjenspeiler dyras endogene rytme. En omtaler naturlig også de endogene mekanismene som det "fysiologiske ur" eller "circadiane"- eller "biologiske klokke" (se f.eks. Bünning 1963, Aschoff 1965, Johnsson 1972). I et naturlig miljø, ved påvirkning av en Zeitgeber, vil de endogene rytmene bli synkronisert med det naturlige 24 timers døgn. Det er kjent at enkelte arter både av fisk og pattedyr til visse tider av året kan skifte fra dagaktivitet til nattaktivitet eller omvendt (Erkinaro 1969 a, b, 1972 a, b, K. Müller 1970 a, b, 1972, Andreasson 1972, Eriksson 1973, Solem 1973 a, b, 1974). En slik faseveksling er gjerne knyttet til årtidsvariasjonene eller har sammenheng med skifte i habitat. Det er f.eks. kjent at ei rekke dagaktive trekkfugler legger trekkene til nattes tid (Gwinner 1967, Lofts 1970). Den nattaktive Sicista betulina (bjørkemus) viser streng dagaktivitet gjennom ei ukes tid før den går i dvale på høsten (Erkinaro 1972 b), og noen flaggermus, som

vanligvis er nattaktive, blir dagaktive i et par uker både før og etter vinterdvalen (Nyholm 1965). Blant evertebratene har K. Müller & Thomas (1972) for en art av Plecoptera og Solem (1973 b) for et par arter av Ephemeroptera, vist at nymfene skifter fra nattaktivitet til dagaktivitet like før de klekker om våren.

Av spesiell interesse på høye breddegrader har vært dyrs rytmiske adferd under midtsommerstider når nettene blir ekstremt lyse. Det har da vist seg at dyr ofte helt har mistet kontakten med Zeitgeber og fulgt sin egen endogene rytme; populasjonen har da fått et arytmsk aktivitetsmønster (Swade & Pittendrigh 1967, K. Müller 1968, 1970 b, 1972, Erkinaro 1969 a, Eriksson 1972, Solem 1973 a, Koksvik 1975).

For å definere dagaktive og nattaktive dyr må en ha en klart definert verdi til å skille mellom "lys" og "mørke". I rytmikkforskninga har en gjerne brukt 5-lux-grensa til dette. Lave lysintensiteter på 1-10 lux viser seg å ha en synkroniserende og faseskiftende effekt på dyr og planter (Bünning 1972). Organismene oppfatter altså disse lysverdiene som overgang mellom dag og natt. Selv om lysintensiteten en dag er avhengig av skydekket, varierer tidspunktet for lysstyrker så lave som 1-10 lux lite om det er skyet eller klart vær (Bünning 1969, 1972).

2.1.2. Aktivitetsundersøkelser med amfibier

Hos amfibier, og i særdeles grad urodeler, har døgnaktiviteten vært lite undersøkt, men en har antatt at i alle fall terrestriske amfibier skulle være nattaktive, da et slikt levesett ikke utsetter de tynnhudete dyra for dehydrering (Noble 1954). Walls (1942) hevder at forekomsten av gule oljedråper i froskeøyne forklarer froskens arytmske aktivitetsmønster, mens det at padder og salamandere mangler oljedråper peker på et nattlig eller skjult levesett. Higginbotham (1939) var en av de første til systematisk å analysere amfibiers døgnaktivitet. Han fant for to amerikanske paddearter (Bufo spp.) tydelige aktivitetsmaksima morgen og kveld. Denne rytmen holdt seg i flere uker i kontinuerlig mørke og må betraktes som endogen. Temperaturendringer kunne forandre aktivitetsmaksimums høyde, men ikke forskyve tidspunktet for dette maksimum. Iakttakelser gjort for andre arter av springpadder har gitt liknende

resultat (se f.eks. Park, Barden & Williams 1940).

Kalmus (1940) undersøkte ved hjelp av en enkel aktograf salamandere han benevnte "axolotler", men som ifølge Cloudsley-Thompson (1961) var Triturus sp. Han fant hos larvene nattaktivitet, mens de metamorfoserte individene viste et arytmask aktivitetsmønster.

Hardin, Schafer & Barbour (1969) studerte ett enkelt terrestrisk individ av salamanderen Desmognathus monticola i Kentucky, der dyret ble merket ved tåklipping og en radioaktiv koboltlegering og lokalisert med fem timers intervall i to måneder. Dyret viste utpreget kvelds- og morgenaktivitet.

Av akvatiske salamandere ble Taricha granulosa og Ambystoma gracile i British Columbia bare om natta observert jaktende, og på denne tida var de også hyppigst å finne fanget i fiskeruser (Efford & Mathias 1969). Aktivitetsperioden til den nattaktive Ambystoma tigrinum ble funnet å være styrt av lyset, i alle fall i sommerhalvåret når temperaturen ikke virket begrensende (Whitford & Massey 1970).

Også Anderson & Williamson (1974) og Kenney & Rose (1974) fant hos henholdsvis larver av Ambystoma talpoideum og voksne akvatiske A. tigrinum at dyra om dagen lå i ro, skjult blant planterester på botn, men svømte livlig omkring om natta.

Hva våre hjemlige salamandere angår skriver Collett (1918) at akvatiske Triturus vulgaris søker føde særlig under den mørke tid av døgnet, og at de om dagen helst nyter solas stråler eller er beskjeftiget med parringsleken.

Persson (1946), som brukte salamandertellinger som utgangspunkt for sine uttalelser, antar at T. vulgaris legger egg under solrike dager, mens Mertens (1947) sier at T. cristatus visstnok for det meste legger egg om natta.

Smith (1964) sin erfaring er at akvatiske T. vulgaris vandrer omkring på bankene eller på grunt vann ved land spesielt om natta, og at de om dagen gjemmer seg på land eller i vannet.

Høst (1967) hevder at salamanderne under tilværelsen i vannet er aktive om dagen og liker å sole seg oppe i vannflata, mens de på land derimot blir skumrings- og nattdyr, og de holder seg skjult i døgnetts lyse timer.

Om det har vært uenighet om salamandernes aktivitetsperiode i deres akvatiske liv, så råder det enighet om at artene på land er nattaktive eller tusstmørkeaktive (Frevtag 1954, Knight 1962, Smith 1964).

Allerede Schreiber (1875) forteller at en kan påtreffe vandrende T. vulgaris spesielt om morgenen og kvelden når de er ute av skjulestedene sine, og Wolterstorff (1921) sier at jakt spesielt foregår morgen og kveld, og at salamanderne om dagen bare kommer fram ved regn.

Himstedt (1971) undersøkte ved hjelp av en ny kapasitiv aktograf (tysk: kapazitiv Aktograph) (Machan & Himstedt 1970) døgnaktiviteten til bl.a. T. vulgaris og T. cristatus i laboratorium hvor lyset var eneste varierende miljøfaktor. Han fant for begge artene i den akvatiske fasen et totoppet aktivitetsforløp med maksima morgen og kveld; T. cristatus sin aktivitet var imidlertid tydelig mer knyttet til mørket enn tilfellet var for T. vulgaris. På land hadde dyra et liknende aktivitetsforløp som i vann, mens larvene hadde et mer arytmsk aktivitetsmønster med noe høyere aktivitet om dagen for T. vulgaris og om natta for T. cristatus.

2.2. Lokalitetsbeskrivelse

Til undersøkelsesområder aktivitetsstudier av salamandere ble valgt noen dreneringsgrøfter på Vasseljemoen ved Jonsvatnet, Trondheim (UTM 32V NR 815293) 170 m o.h. og en dam i et skiferbrudd ved Hastad, Skjælstadmarka, Stjørdal (UTM 32V PR 044466) 230 m o.h. (Fig. 1).

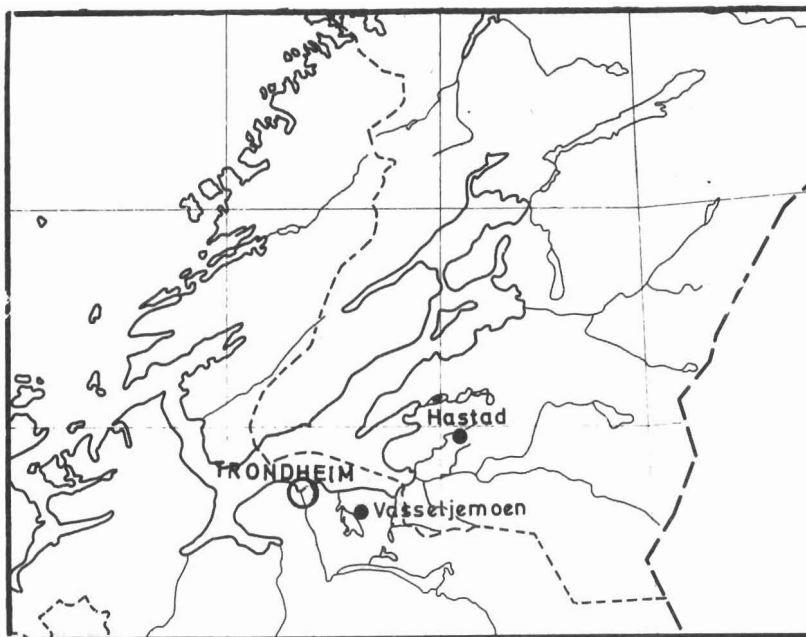


Fig. 1. Beliggenheten av Vasseljemoen og Hastad.

Disse lokalitetene har en nokså stor bestand av T. vulgaris, og ved Vasseljemoen fins i tillegg T. cristatus. Begge områdene ligger i tilknytning til granskog med innslag av løvtrær, Alnus incana (gråor), Betula verrucosa (bjørk) og Salix caprea (selje). Dreneringsgrøftene ved Vasseljemoen ble utgravd i 1960-åra med tanke på skogplantning (Picea abies, gran) på et myrlendt område (Fig. 2 a, Fig. 11). Her lå tidligere en dam som inneholdt både T. vulgaris og T. cristatus (Jan V. Skogmo, Oddmund Aune 1971 pers. med.).

Da beplantninga for en del har mislykkes, ligger grøftene i dag i et temmelig åpent område, delvis med beitemark for sauer og kyr. Vannstanden i grøftene varierer noe mellom 20 og 30 cm, men de kan ut på sommeren tørke fullstendig ut, noe som skjedde i 1972, 1974 og 1975. I 1971 og 1973 var det hele sommeren noe vann i grøftene, og larvene av T. vulgaris og T. cristatus levde opp og metamorfoserte på høsten.

Grøftesystemet ved Vasseljemoen består av to 50-60 m lange hovedgrøfter som løper i ca. øst-vestlig retning og med tre sørvest-nord-østlig rettete bigrøfter munnende i den sørligste hovedgrøfta. Hovedgrøftene drenerer til en samlekanal i øst der vannet er sakteflytende. Resten av vannsystemet er stillestående.

For å holde en viss vannstand i grøftene og samtidig forhindre eller forsinke uttørking av grøftene i tørre sommere ble det for disse salamanderundersøkelsene bygd tre demninger og dessuten en dam sentralt i grøftesystemet.

Myrområdet der grøftene ligger utgjør ei "gryte" mellom berg og bakker. Langs grøftene og ellers på myra ligger steiner, stokker og morkne stubber, som er yndete tilholdssteder for terrestriske salamandere.

Fordi en har både sakte rennende og stagnert vann i grøftene, vil vannkvaliteten variere noe. Tabell 1 viser resultatene fra vannprøver tatt i juni 1974.

Tabell 1. Hydrografiske data fra dreneringsgrøftene på Vasseljemoen. Vannprøver fra juni 1974. Tallene til venstre gjelder stagnert vann, tallet til høyre sakte rennende vann

KMnO ₄ - forbruk mg/l	pH	Tot.hardh. mg/l	CaO-hardh. mg/l	Cl- mg/l	K ₁₈ microsiemens
78,7-22,8	6,6-6,7	14,0-28,0	9,5-19,5	3,5-6,0	60-110

Makrovegetasjonen i grøftene består vesentlig av Carex spp. (starr) og terrestriske moser.

Skiferbruddet ved Hastad ble tatt i bruk ca. i 1935 (Severin Haugen, Helge Hastadkleiv pers.med.), og salamanderne innfant seg "med det samme" i den ca. 80 m² store dammen som ble dannet i berget (Fig. 2 b).



Fig. 2 a. Grøft ved Vasseljemoen.



Fig. 2 b. Skiferbruddet ved Hastad.

Det er omlag fire hundre meter (øst) til nærmeste kjente salamander-lokalitet. Dammen i skiferbruddet har en største dybde på ca. 2 m, og botn er dekt av løse skiferheller og Alnus-blad. På nordsida skråner bergveggen nokså bratt ned mot vannet, mens en sør for dammen har et lavere parti. Dybden på sørsida er bare 20-50 cm, og her er de flate skiferne utmerket å plassere aktivitetsfeller på. Av makrovegetasjon i dammen fins bare noen få Nymphaea candida (kantnøkkerose). Tabell 2 viser de hydrografiske data.

Tabell 2. Hydrografiske data fra skiferbruddet ved Hastad (vannprøve tatt i juni 1974)

KMnO ₄ - forbruk mg/l	pH	Tot.hardh. mg/l	CaO-hardh. mg/l	Cl- mg/l	K ₁₈ microsiemens
26,9	7,4	47,0	33,0	4,5	146

2.3. Metodikk

2.3.1. Fellene

Ved DKNVS, Museet, Trondheim, har en for døgnaktivitetsstudier av ferskvannsorganismer tatt i bruk en type pleksiglassfeller først konstruert og beskrevet av Breder (1960) og siden anbefalt av Lagler (1971). Slike feller ble opprinnelig konstruert for fangst av yngel og småfisk, men har vist seg effektiv også for andre dyregrupper f.eks. evertebrater. Ved DKNVS, Museet er fellene tidligere brukt til aktivitetsstudier av bl.a. Lota lota (lake) (Solem 1973 a, 1974), Ephemeroptera-nymfer (Solem 1973 b) og littorale cladocerer (Koksvik 1975).

For forståelsen av virkemåten tas her med en kort beskrivelse av felletypen. Fella (Fig. 3) består i sin helhet av gjennomsiktig pleksiglass og er sammensatt av fire rektangulære vegger og ei kvadratisk endeplate som er limt sammen. I den åpne enden av fella settes inn i spor to ledevinger som i forhold til hverandre utgjør en vinkel på vel 50 grader. Mellom vingene dannes det en spalte hvor dyr slipper inn i selve fella. I endeplata er det gjort en del hull som er dekket av messingduk med maskevidde på 0,5 mm. Innvendige mål på fella er 15,5 x 15,5 x 29 cm, og tykkelsen av pleksiglasset 6 mm. Vingene blir holdt på plass av

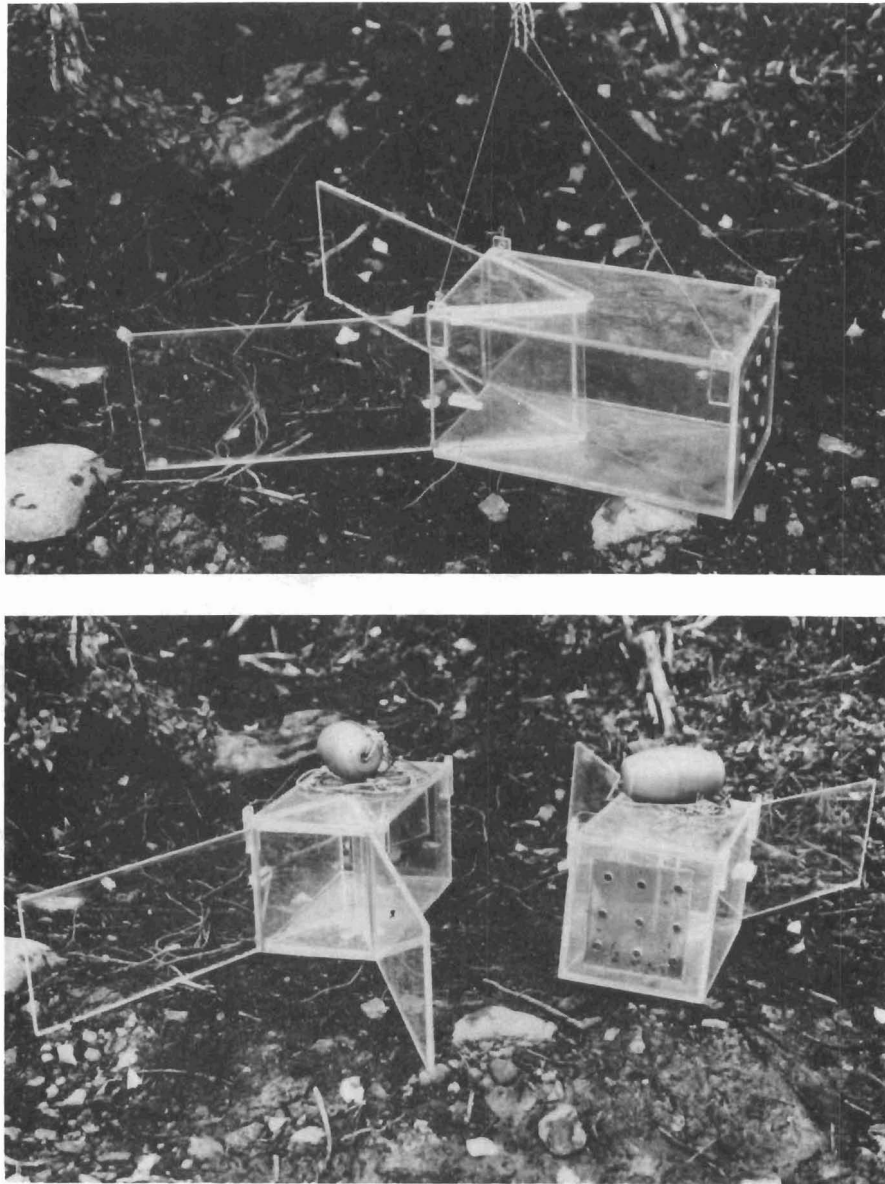


Fig. 3. Fellene brukt til aktivitetsundersøkelsene.
Foto: P.E. Fredriksen.

sterke gummistrikk og plassert slik at spalteåpningen inn i fella får den ønskete bredde; ca. én cm passer for fangst av salamander. Hver av vingenes lengde utafor fella blir da omkring 30 cm.

Hullene i botn skal motvirke vannstagnasjon i fella mens den er i bruk. I tillegg kan fella fylles med vann gjennom messingduken, og en unngår derved å få inn uønskete dyr under utsettinga. Avsiling og tømning av fella skjer dessuten lettere med en slik filtreringsmekanisme.

I det følgende er disse fellene omtalt som "aktivitetsfeller"

da de først og fremst har vært brukt til aktivitetsundersøkelser og dessuten i stillestående vann utelukkende fanger dyr i aktiv bevegelse.

2.3.2. Feltarbeidet

Aktivitetsundersøkelsene av akvatiske salamandere ble gjort ved hjelp av seks aktivitetsfeller både i dreneringsgrøftene på Vasseljemoen og i skiferbruddet ved Hastad. Ved Vasseljemoen sto fellene på 20-30 cm dyp, som tilsvarer den gjennomsnittlige vannstanden i grøftene (Fig. 4).



Fig. 4. Aktivitetsfelle plassert på botn i grøft ved Vasseljemoen. Til høyre sees en mørken stokk som terrestriske salamandere kunne finnes gjemt under.

Ved Hastad ble de plassert på botn i dybde på 20-50 cm. En måtte påse at fellenes fremst kant og vingene i sin helhet lå tett an mot botnsubstratet, slik at krypende dyr i samme grad som svømmende dyr ble fanget inn.

Forsiktighet ved utsetting og tømming av fellene var påkrevd, da både de voksne salamanderne og larvene i de fleste tilfelle lett lar seg skremme bort og således for ei stund endrer den naturlige tettheten av dyr rundt fellene.

Tre feller ble satt med åpningen mot øst og tre mot vest, dette for å eliminere mulige feilkilder ved resultatet på grunn av en evt. fototaxis.

Fellene ble tømt med tre timers intervall gjennom et døgn, og for hver tømning ble antall dyr av hvert kjønn notert og dyra deretter sluppet. For å unngå en for stor konsentrasjon av utsatte dyr, noe som kunne virke inn på det påfølgende fangsresultatet, ble dyra satt ut på forskjellige steder innenfor det området fellene ble antatt å fange i. Vekslingene i antall dyr fra hvert tidsintervall gjennom et døgn ble antatt tilsammen å gi et bilde av aktivitetsforløpet gjennom døgnet.

Ved utsetting og hver tømning av aktivitetsfellene ble lysstyrken målt ved vannflata og temperaturen målt i vannet på de dyp fellene var plassert. Da lysintensiteten ikke ble målt kontinuerlig gjennom døgnet, blir lyskurven bare vegledende. I tillegg ble det søkt å fastslå tidspunktet morgen og kveld når lysstyrken var 5 lux.

Tretimers-intervallene ble lagt slik at middagstid - i Trondheim ca. kl. 12.20 om sommeren (Almanakk for Norge 1974, 1975) - ble liggende omtrent midt inne i et slikt intervall. Intervallet fra kl. 11 til 02 skulle således representere døgnets lyseste periode, og de andre intervallene blir liggende symmetrisk om dette tidsrommet.

Samtidig med undersøkelsene av akvatiske salamandere og også seinere på sommeren ble det gjort aktivitetsundersøkelser av terrestriske salamandere ved Vasseljemoen. På land beveger salamanderne seg til visse tider av døgnet utafor de vanlige skjulestedene for å gå på jakt. Med de samme tretimers-intervall som beskrevet for de akvatiske fellefangstene, ble det lett under stokker og steiner i området, som er de terrestriske salamandernes naturlige skjulesteder (se fig. 4). Nyankomne salamandere på disse stedene må nettopp ha vært i aktivitet, og antallet av disse gjennom døgnet ble brukt som et mål for aktiviteten på land, i et forsøk på å beskrive aktivitetsforløpet hos terrestriske salamandere. En kontinuerlig skriver registrerte lufttemperatur og fuktighet. Lyset ble målt tilsvarende som for de akvatiske undersøkelsene.

Aktivitetsfellene ble brukt over tilsammen 17 døgn: i 1974 3 døgn for voksne dyr og 3 døgn for larver, i 1975 10 døgn for voksne og 1 for larver. Aktivitetsundersøkelsene for de voksne akvatiske salamanderne ble utført med omkring ei ukes mellomrom, og fangstdøgna ble fordelt på de to undersøkelsesområdene slik at hvert område ble besøkt én gang annenhver uke. For larvene ble undersøkelsene gjort med ca. fire ukers mellomrom i de aktuelle månedene. I noen tilfelle ble feltarbeidet satt i gang til andre tider enn det vanlige, for å finne ut om resultatet kunne påvirkes av tidspunktet for utsettinga av fellene, f.eks. at

fellene fanget best i begynnelsen av et fangstdøgn. Det så imidlertid ikke ut til at tidspunktet spilte nevneverdig rolle i så måte (se bilag 1, 3 og 4). De terrestriske undersøkelsene ble utført mindre regelmessig, da det enkelte døgn, særlig etter kraftig regn, var få eller ingen terrestriske individer å finne verken om dagen eller om natta. Utover ettersommeren og høsten avtok de terrestriske salamanderne også i antall. Fire døgn i 1974 og ett døgn i 1975 ble disse undersøkelsene gjort.

2.3.3. Akvariene og observasjoner i naturen

Både T. vulgaris og T. cristatus er holdt i fangenskap i akvarium for observasjon av forplantning og jakt. Akvarieforsøkene pågikk både under kunstig betinget dag og natt i stueakvarium med uregelmessig daglengde og under naturlig døgn i akvarium satt inntil vinduet og med dagslyset som eneste lyskilde. Cladocerer, Ephemeroptera-nymfer, Culicidae-larver og rumpetroll av Rana temporaria ble på samme tid holdt i akvariene som bytte for salamanderne. Observasjon av aktiviteten i akvariene, telling av egg m.m. ble gjort morgen, ettermiddag og kveld, samt mer eller mindre regelmessig om natta.

Observasjoner av salamanderne s aktivitet under fangstdøgna ble også gjort ved direkte iakttagelser. Lek, egglegging, jakt o.a. ble notert i hvert tilfelle. Det ble dessuten hver tredje time ved Hastad gjort forsøk på å telle antall luftsnappende individer innen et valgt tidsintervall på 10 min. En kunne tenke seg at økt aktivitet i populasjonen ville medføre økt frekvens av luftsnapping.

Iakttakelsene fra akvariene og i naturen hadde den ulempen at de ikke kunne gjøres kontinuerlig døgnet rundt. De positive observasjonene som framkom skulle likevel gi vegledende og verdifulle opplysninger om hva dyra kan foreta seg til døgnets ulike tider.

2.3.4. Drøfting av metodikken

Persons (1946) salamandertellinger gir neppe noe sikkert bilde av dyras aktivitet, men bare deres tilstedeværelse. Hardin, Schafer og Barbour (1969) sin metode med å følge ett enkelt individs bevegelser, gir et bilde av det aktuelle individets aktivitetsmønster, mens sier heller

ikke nødvendigvis noe om populasjonens aktivitet. Ikke alle individer har nøyaktig den samme rytmen.

Den metodikk som Himstedt (1971) har fulgt med dyr i laboratorium og en registrerende aktograf har vist seg effektiv og skulle gi et godt bilde både av enkeltindivider og populasjonen under kunstige forhold, men som også Terentev & Chernov (1965) påpeker, er det nødvendig og ønskelig å sammenholde data oppnådd for dyr i laboratorium med de resultat en får i naturen, ikke minst for amfibier.

Metodikken denne undersøkelsen er basert på, skulle kunne gi et bilde av populasjonens aktivitet under naturlig forhold. Den registrerer ikke de hvilende dyra i populasjonen, men bygger på summen av de lokomotorisk aktive individene på stedet.

Oppholdet i fellene skulle neppe innvirke på dyras oppførsel når de blir satt fri igjen, da Czopec (1963) har vist at T. vulgaris i godt oksygenrikt vann, uten skade kan tåle flere måneder fullstendig neddykket i vannet uten å bruke lungene og med normal oppførsel ellers.

I skiferbruddet på Hastad kunne en tenke seg forflytninger av populasjonen mot dypere vann ei viss tid av døgnet. Slike forflytninger er beskrevet av Whitford & Massey (1970) for salamanderen Ambystoma tigrinum under vintermånedene når gruntvannsområdene om dagen varmes opp, men om natta blir kaldere enn dammen forøvrig. En kunne også tenke seg at f.eks. dyr med et nattlig levesett ville trekke ut på dypet om dagen og inn mot land på nattes tid (sml. Smith 1964). I grøftesystemet ved Vasseljemoen er vandring mot dypere vann imidlertid ikke mulig, så dette stedet er en kontroll på dammen ved Hastad.

På den annen side er grøftene ved Vasseljemoen utsatt for relativt store temperatursvingninger gjennom døgnet, som kanskje kunne være årsak til eller modifisere salamandernes aktivitetsmønster. Ved Hastad er imidlertid temperaturen i vannet nokså konstant, i alle fall i det aktuelle dyp, og en vil her stort sett kunne se bort fra temperaturen som rytmiskskapende faktor.

Tretimers intervall mellom hver tømning ble antatt å være nødvendig og tilstrekkelig for å samle en viss mengde salamandere. Dyr som evt. blir skremt bort under utsettinga av fellene vil også få tid til å roe seg og oppføre seg normalt.

Følsomheten på aktivitetskurven blir mindre på denne måten enn om en hadde valgt kortere tidsintervall: Det nøyaktige tidspunktet for den høyeste aktiviteten samt mindre svingninger i aktivitetsforløpet

kommer ikke så tydelig fram. På den annen side ville en med kortere intervall ikke fått så høye individtall og dermed ikke så markerte topper gjennom døgnet i framstillinga av aktiviteten.

En ulempe ved aktivitetsfellemetoden er at et fanget individ av og til kan påvirke oppførselen til individer utafor aktivitetsfella. I ei av fellene ved Hastad gikk det ved et tilfelle inn en salamander med en halvvegs svelget mark i munnen. Denne fella hadde ved tømning 11 salamandere som sloss om marken, mens to dyr sto utafor og ville inn. De resterende fem fellene ga som resultat én salamander til sammen. En kan ikke utelukke at slikt kan ha skjedd også ved andre anledninger. De gjennomsiktige og vannsirkulerbare aktivitetsfellene gjør at salamanderne utafor både kan se og lukte de fangete dyra. Jeg har imidlertid gjennom lange perioder iaktatt fellene og dyras oppførsel rundt og i fellene, og bortsett fra ovenfornevnte episode er aldri dyra blitt sett å skremmes bort eller tiltrekkes av fangete artsfeller. Fellene skulle alt i alt være velegnet til aktivitetsundersøkelser av salamanderpopulasjoner i naturen.

For de terrestriske undersøkelsene ble salamanderne merket ved tåklipping etter et liknende system som det beskrevet hos Davis (1962) for smånagere og av Twitty (1966) for amerikanske salamandere. Noen merkbar innflytelse på oppførselen hos dyra så tåklippingen ikke ut til å ha.

2.3.5. Vandringerne

I forbindelse med aktivitetsundersøkelsene ved Vasseljemoen og den omtalte merking av individer skulle en ved å notere finnested for hver enkelt salamander kunne få et bilde av dyras forflytninger både på land og i vann fra gang til gang. Også noen dager utenom de egentlige fangstdøgna ble slike eksperiment gjort. Da regenerasjonsevnen hos Triturus-artene er stor, skulle en vente at tåklippingsmetoden var uegnet for slike dyr. Forsøk på forhånd viste imidlertid at det tok uker før tærne vokste ut igjen, og dette ville være tilstrekkelig til å følge populasjonen over i det minste en del av sommeren. Det viste seg seinere at enkelte individer av T. vulgaris året etter merkinga ennå tydelig viste hvilke tær som var blitt klippet. T. cristatus kunne en imidlertid bare følge over relativt korte perioder.

2.3.6. Presentasjonsmåten

Framstillingsmåten bygger på den antakelse at antall dyr fanget pr. tidsintervall innafor et døgn øker med den lokomotoriske aktiviteten i populasjonen - eller for de terrestriske undersøkelsene: Antall nye dyr som blir oppdaget på gitte steder reflekterer graden av aktivitet i perioden forut.

Når ordet "aktivitet" er brukt i det følgende er det all registrert lokomotorisk aktivitet som omtales og som inkluderer vandringer, jakt, lek m.m.

Tallene som aktivitetskurven bygger på, er summen av samtlige seks fellers fangst innafor et tretimers-intervall; for det terrestriske miljø: summen av antall nyoppdagete dyr pr. intervall.

I en naturlig populasjon vil ikke alle individer oppføre seg likt; av nattaktive dyr vil en ofte treffe individer som beveger som omkring også om dagen.

Aktivitetsperioder er her, i samsvar med Koksvik (1975), definert som perioder av døgnet da det ble fanget et (relativt) større antall dyr enn gjennomsnittsfangsten for tretimerintervallene.

Grovt sett faller dette sammen med den tid da aktivitetskurven ligger over gjennomsnittsverdien (Solems 1973 a, b grafiske definisjon av aktivitetsperiode).

Fig. 5, 7, 9 og 10 viser antall hanner, hunner og juvenile dyr eller larver, samt det totale antall individer av T. vulgaris og T. cristatus fanget pr. tretimers-intervall gjennom et døgn. Fig. 6 og 8 viser summen av flere døgns fangst av akvatisk og terrestrisk T. vulgaris. Gjennomsnittsverdien for tretimers-intervallene er i de fleste tilfellene avmerket til høyre for kurvene.

Midnatt, evt. middag er angitt med en trekant, henholdsvis svart eller hvit, øverst eller nederst på diagrammet.

I tillegg til fangstkurvene er det vist forandringer i fysiske faktorer som kunne tenkes å virke inn på dyras adferdsmønster: lysintensitet, temperatur og evt. luftfuktighet. Horisontale mørke søyler angir den del av døgnet da lysintensiteten var lavere enn 5 lux.

2.4. Resultat

2.4.1. De fysiske faktorer

Forandringer i lysintensitet, temperatur og luftfuktighet under fangstdøgna er vist til høyre i fig. 5, 7 og 9 (se også bilag 1, 2 og 3).

Den høyeste målte lysintensiteten gjennom døgnet finner en som regel kl. 11 eller 14. Været kunne være så skiftende at lyskurven langt fra alltid er symmetrisk om midnatt. Tidsrommet for en lysstyrke under 5 lux er likevel alltid symmetrisk om kl. 00.20. Natta blir jevnt stadig kortere utover våren, og gjennom hele juni og begynnelsen av juli kommer lysstyrken aldri under 5 lux.

Forandringene i lufttemperaturen følger hovedsakelig lyskurven, men med tida for minimum noe varierende gjennom natta. Temperaturen svinger mye under de terrestriske undersøkelsene, særlig i mai da to døgner har nattefrost og ellers differenser mellom dag og natt på opptil 24°C.

Den relative luftfuktigheten endres også med lys og temperaturforandringene og når alltid 100% RH omkring midnatt eller tidligere. Etter regnvær kan luftfuktigheten komme opp i 100% RH også om dagen, f.eks. 24.-25. juni og 25.-26. juli 1974.

I midten av mai 1974 ligger vanntemperaturen om dagen på 12-17°C ved Vasseljemoen, men om natta går den ned mot 5-6°C. Ved Hastad holder temperaturen i slutten av mai nokså jevnt 11-12°C. I 1975 målte en 10°C (H) først i midten av mai. På grunn av værforandring i denne tida sank temperaturen i vannet ved begge undersøkelsesområdene, og først i begynnelsen av juni på dagtid ble det igjen notert temperaturer over 10°C (V). Deretter holdt temperaturen seg gjennom fangstdøgna i juni og juli stort sett over 10°C døgna igjennom. Ved fangstdøgna i juli og august lå temperaturen på omkring 12°C, i september på 9°C. Ved Hastad er vanntemperaturen mer stabil enn ved Vasseljemoen, der den lave vannstanden medfører rask avkjøling og oppvarming av vannet. Den målte minimumstemperaturen fins gjerne rundt kl. 05 og maksimumstemperaturen kl. 17.

2.4.2. Akvatiske *T. vulgaris*

Resultatene for rytmikkundersøkelsene av akvatisk *T. vulgaris* er vist på fig. 5 a, b, c (se også bilag 1).

Våren 1974 var ualminnelig varm og solrik, og vannet i grøftene

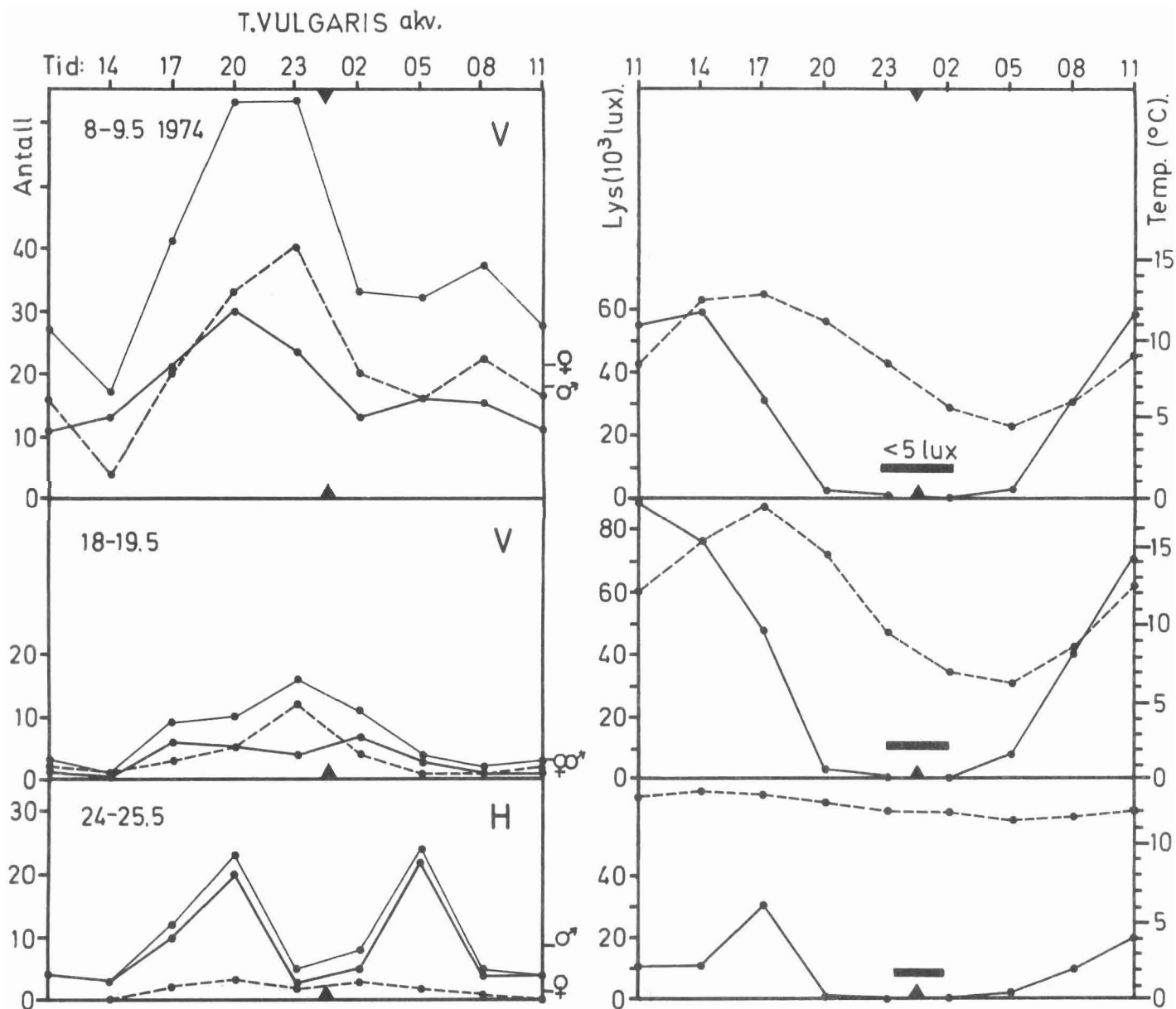


FIG. 5 a. Døgnaktivitet hos alvatiske *T. vulgaris*. Kurvene til venstre angir hanner ———, hunner - - - - - og totalt antall individer — · — · — fanget pr. tretimersintervall. Aktivitetsperioder er definert som perioder hvor fangsten er større enn middelverdien for intervallene (middelverdiene er angitt til høyre). Svart trekant viser midnatt. V = Vasseljemoen, H = Hastad. Kurvene til høyre angir lysstyrke ——— og vanntemperatur - - - - -, horisontale svarte søyler tidsrom med lysstyrke lavere enn 5 lux.

T.VULGARIS akv.

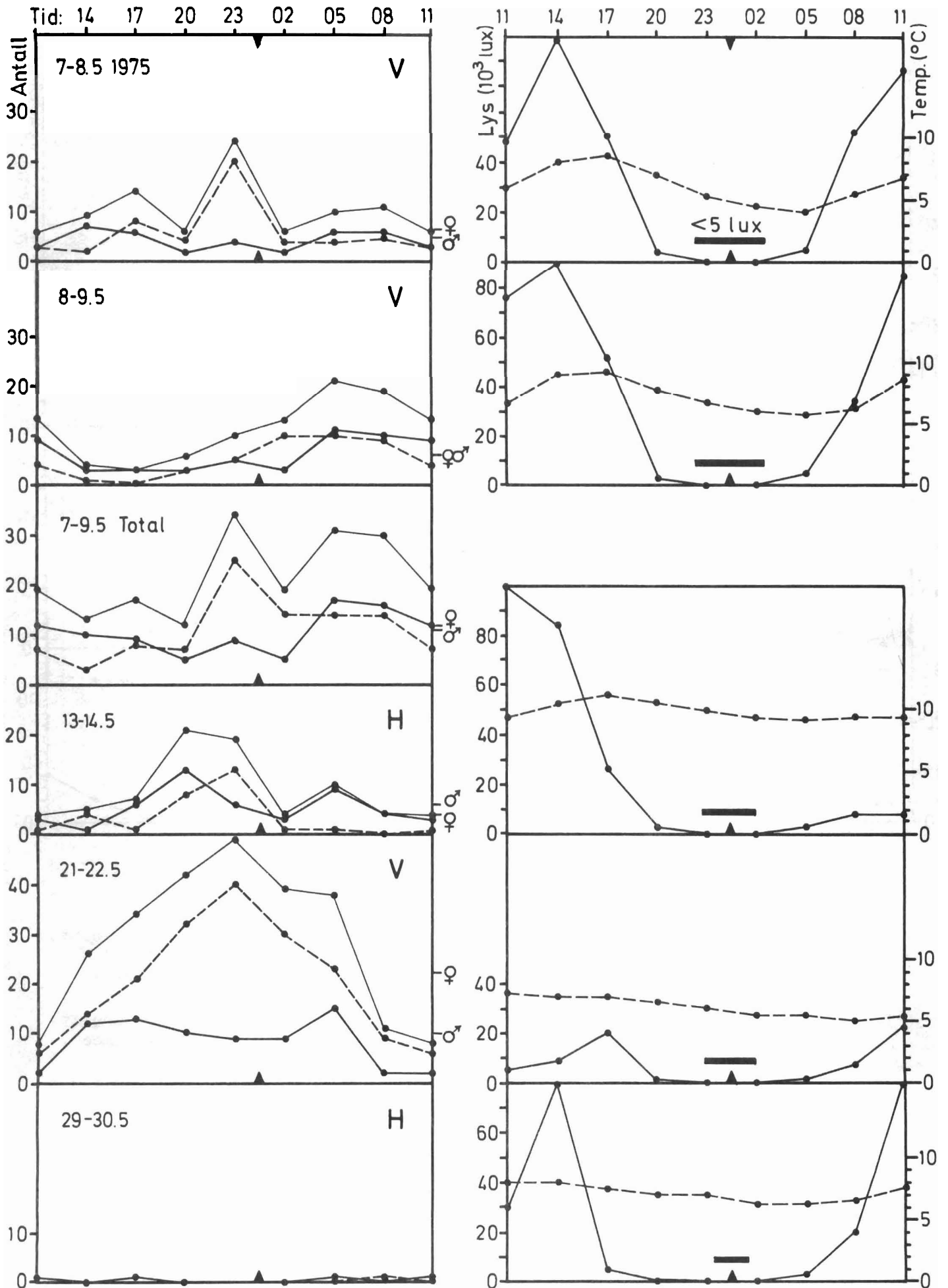


Fig. 5 b. Beregnelser som i fig. 5 a.

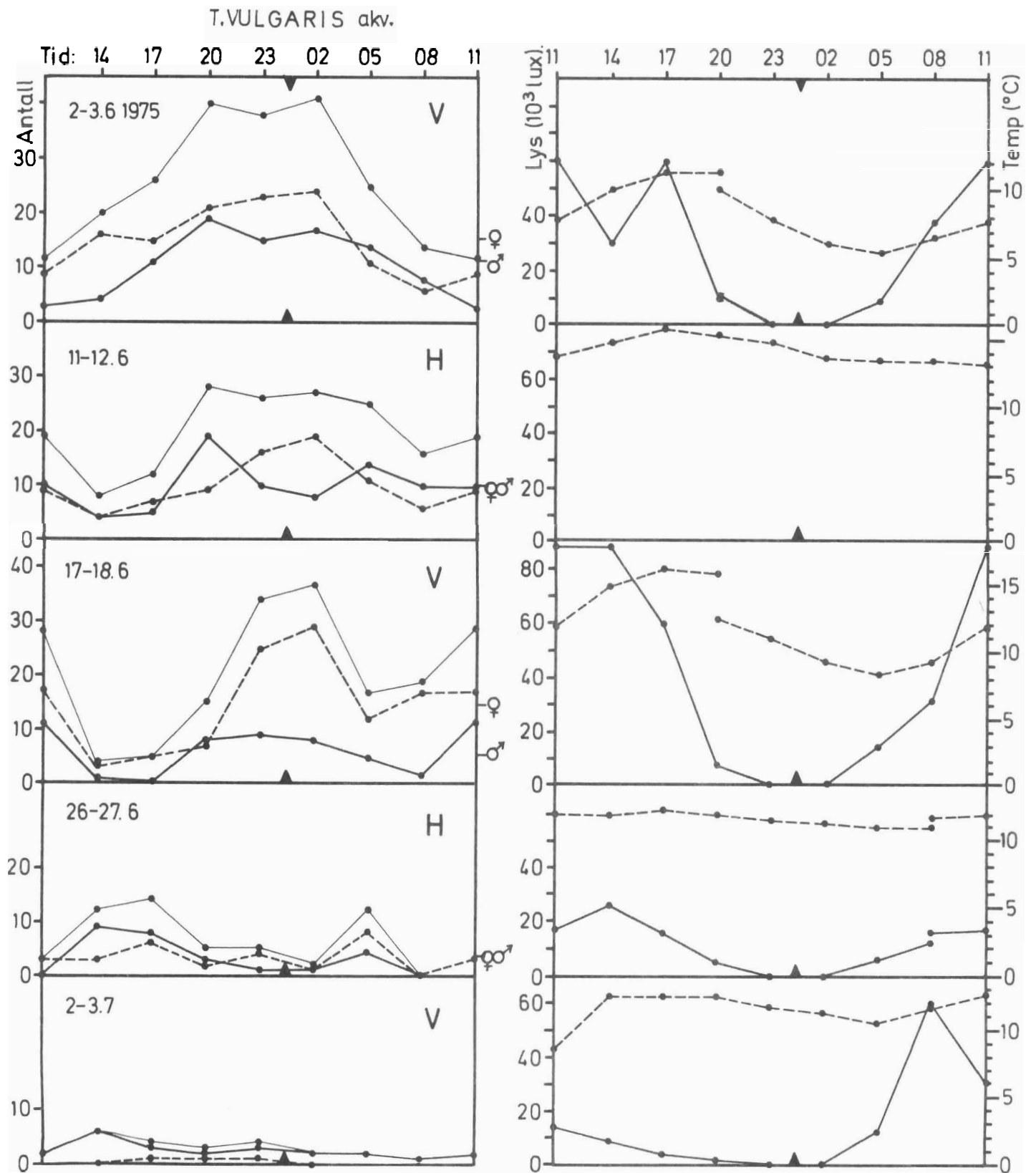


Fig. 5 c. Betegnelser som i fig. 5 a.

på Vasseljemoen var forholdsvis varmt.

I begynnelsen av mai ved Vasseljemoen (V) ser en at hunnens seinkveldsperiode klart trer fram, men også et tilløp til en morgenperiode i aktiviteten. Hannene har i tillegg til kveldsperioden tilsynelatende en liten økning i aktiviteten på morgenen. Dette er tidlig i sesongen. De første salamanderne innfant seg i grøftene den 28. april, og de første eggene ble oppdaget 8. mai, men hovedtyngden av salamandere var kommet seinere. I midten av mai (V) har hunnene én klar periode med maksimum før midnatt. Hannene har på dette tidspunkt ingen klare maksima ved Vasseljemoen. På grunn av den varme og nedbørsfattige våren var vannstanden i grøftene (V) svært lav på denne tid, og ei uke seinere var vannet tørket inn og salamanderne krøpet på land. Uka etter, i slutten av mai, finner en imidlertid ved Hastad (H) hannens kvelds- og morgenperioder med klart avtegnete maksima, mens hunnene ikke oppviser noe klart mønster.

Våren 1975 var i likhet med 1974 tidlig i Trøndelag, men etter ei tid med bra vær kom en kjøligere værtype som holdt seg resten av våren.

Dette året var det salamander i grøftene ved Vasseljemoen den 27. april. Bare ei uke tidligere hadde dreneringssystemet vært fylt med snø. To påfølgende døgns undersøkelser i begynnelsen av mai (V) viste forskjellige aktivitetsmønstre hos dyra. Sammenholder en resultatene ser en imidlertid at hunnens aktivitetsperiode har et maksimum før midnatt, men at perioden også strekker seg ut over morgentimene. Dette stemmer godt overens med det en fant til samme tid i 1974. Hannens morgenperiode trer nokså klart fram, men noen kveldsperiode fins tilsynelatende ikke.

I midten av mai, ca. ei uke etter at isen gikk ved Hastad, har vi det typiske aktivitetsmønsteret med hunnens ene seinkveldsperiode, og hannens kvelds- og morgenperioder, hvorav den første er noe lengre enn den andre. Med mindre avvik fortsetter dette mønsteret i mai og første halvdel av juni (V, H). Når lysintensiteten i juni ikke i noe døgn kommer under 5 lux blir hunnens aktivitetsmaksimum forskøvet til omkring midnatt (kl. 23-02) samtidig som at aktivitetsperioden snevres litt inn (jmf. Solems grafiske definisjon side 23). Hannens aktivitetsmønster syns imidlertid å forbli relativt uforandret. Lek ble iaktatt helt til midten av juni.

Den 29.-30. mai (H) snødde det mer eller mindre gjennom hele fangstdøgnet. Om natta var snødybden på marka 10 cm. Lysforholdene var, bortsett fra den gjennomgående lavere intensiteten, så vidt en kunne bedømme det, normal. Vanntemperaturen var noe lav, men ikke lavere enn

f.eks. 21.-22. mai (V). Under hele døgnet lå salamanderpopulasjonens aktivitet svært lavt. Av og til ble noen dyr observert enten på grunt eller på dypt vann, men tilsammen gikk bare fire i fellene. Det ble antatt at dyra hadde tilhold under skiferstykkene som dekker botn av dammen. Aktivitetsundersøkelser siden på forsommeren viste igjen normale forhold.

I midten av juni når salamanderne har vært i vannet mellom 1½ og 2 mnd. begynner aktivitetsmønsteret å forandres (V). Begge kjønn blir stadig mer dagaktive. Bildet av fangstdøgnet 26.-27. juni viser i virkeligheten en for høy morgenaktivitet, da det mellom kl. 02 og 05, som tidligere omtalt, gikk 11 salamandere i ei av fellene, hvorav 10 tydeligvis hadde blitt lokket dit av en mark den ene hadde hengende ut av munnen. Den maksimale aktiviteten hos både hunn og hann ligger i denne tida rundt middagstider eller umiddelbart etter. Den 10. juli var vannet i grøftene ved Vasseljemoen tørket bort.

Jevnt over viser altså T. vulgaris under vannoppholdet et nattlig eller tussmørkepreget levesett med en klar forskjell på kjønnenes aktivitetsmønster. Hunnene har gjennomgående en aktivitetsperiode seint på kvelden eller henimot midnatt, med et maksimum mellom kl. 20 og 23 i mai; i juni, når lysstyrken aldri kommer under 5 lux, blir maksimum liggende rundt midtnatt (kl. 23-02). Mot midten av måneden snevres hunnens aktivitetsperiode inn.

Hannens aktivitetsmønster er delt i to perioder med tilhørende maksima om kvelden (kl. 17-20) og tidlig om morgenen (kl. 02-05). Den første perioden er noe lengre enn den andre.

Hunnens aktivitetstopp er oftest nesten symmetrisk om kurvens høyeste punkt, som representerer intervallet kl. 20-23. Hannens aktivitetstopper ligger med en viss symmetri på hver sin side av dette. Disse mønstrene holder seg nokså stabile gjennom mesteparten av det akvatiske oppholdet, men viser avvik i begynnelsen og slutten. Resultatene fra samtlige fangstdøgn i 1974 og 1975 sammenslått er vist i fig. 6.

Student's t-test ble benyttet på resultatene fra hver enkelt felle, for innenfor hvert døgn å finne signifikansnivået av aktivitetstopperne i forhold til foregående og etterfølgende verdier. Et tilfredsstillende signifikansnivå ble bare funnet i de tilfellene materialet var størst, men da kurvenes aktivitetstopper i det overveiende antall tilfelle ligger i de samme tidsintervall gjennom hele forplantningssesongen (unntak hunner i juni), må en rekne med at toppene gjenspeiler reelle forhold i populasjonen.

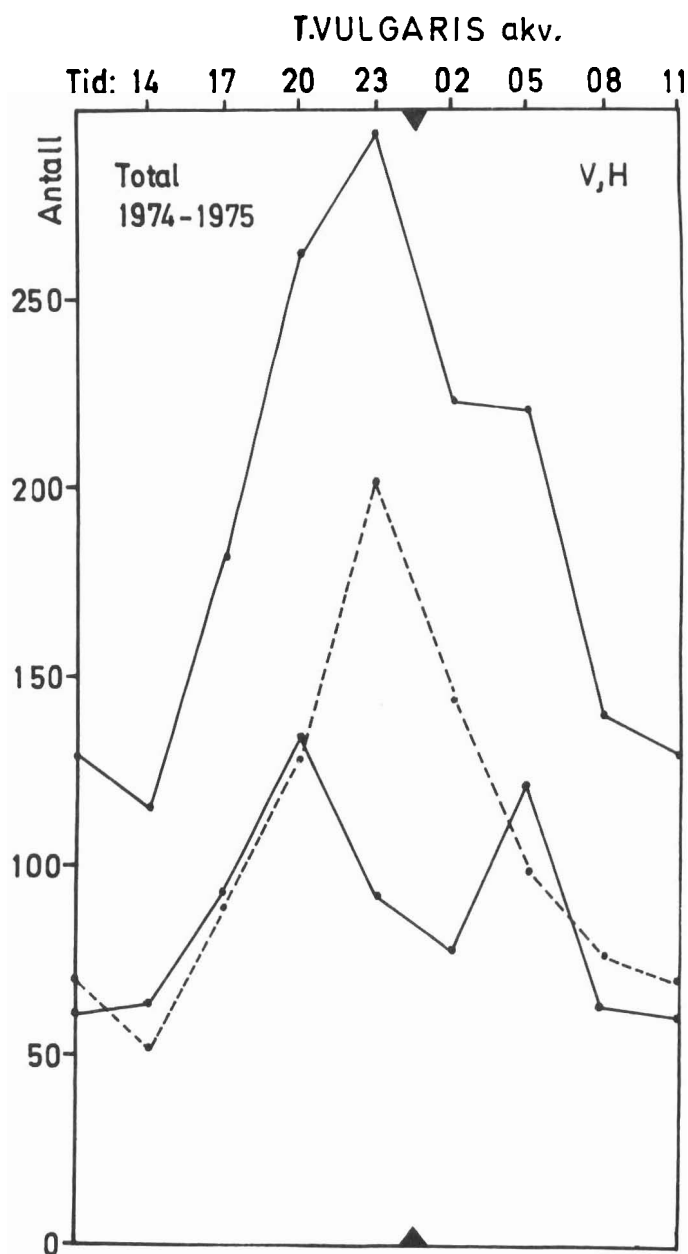
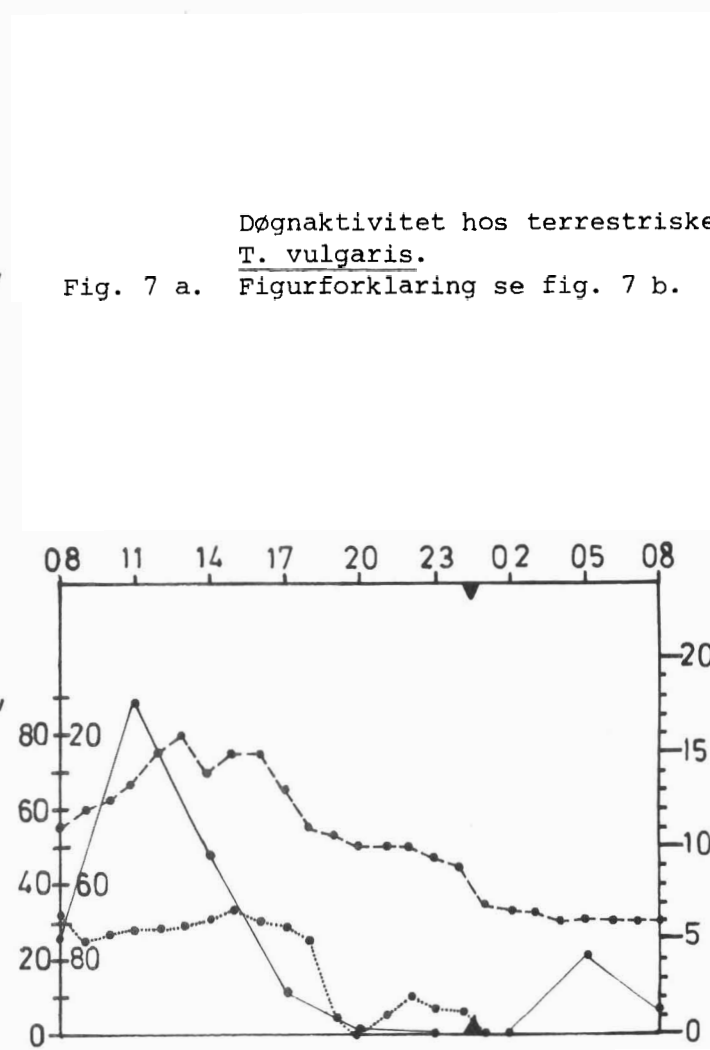
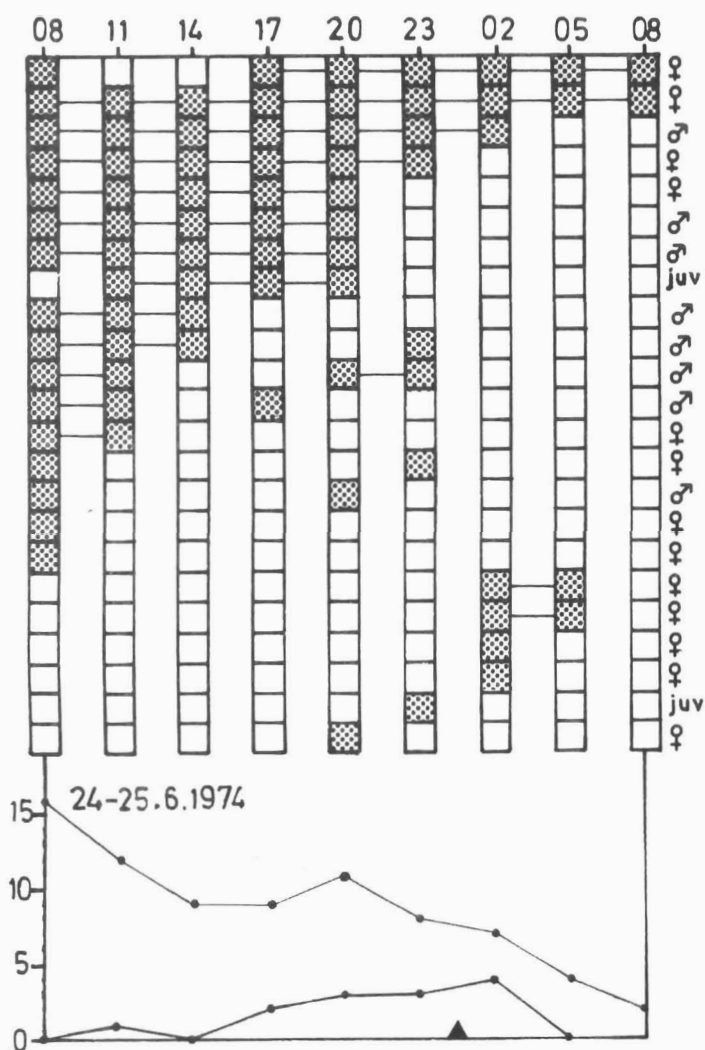
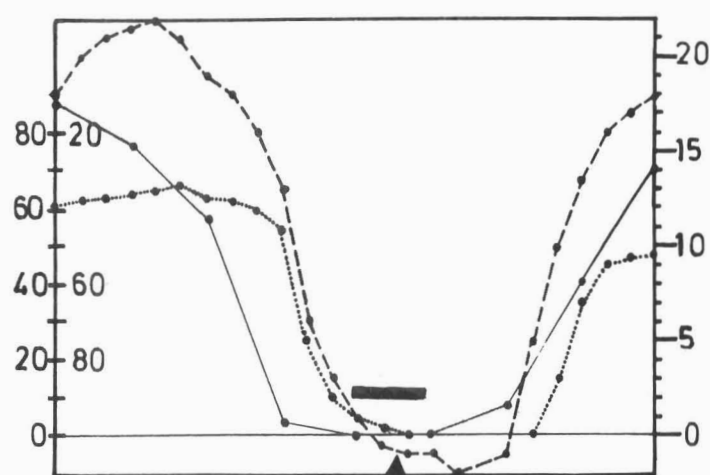
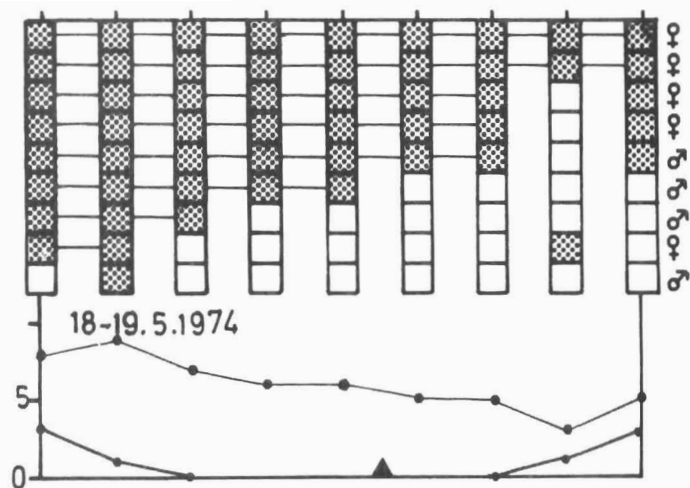
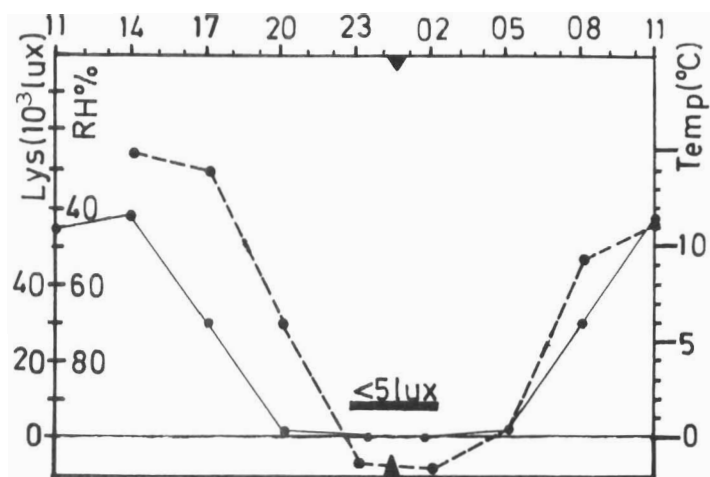
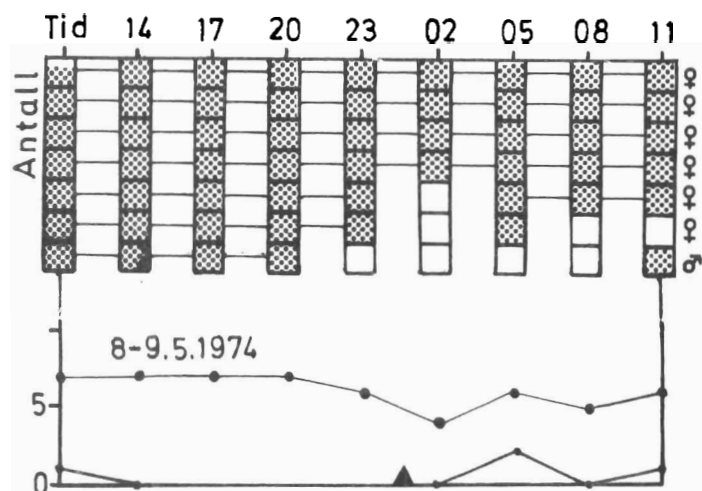


Fig. 6. Totalkurve for fangst av akvatisk T. vulgaris 1974-75.
Betegnelser som i fig. 5.

2.4.3. Terrestriske T. vulgaris

Resultatene fra salamandernes landliv bygger på et mindre materiale enn de akvatiske undersøkelsene (fig. 7 a, b). (For de fysiske parametre se også bilag 2.) To døgn i mai gikk temperaturen om natta ned under 0°C og ytterligere ett døgn (juli) var den under 2°C . Disse døgn viste lav aktivitet om natta og høyere aktivitet om dagen, spesielt om morgenen og formiddagen. Materialet er imidlertid for lite til å fastslå noen avgjort aktivitetsperiode i disse tilfelle. To døgn

T.VULGARIS terr,



Døgnaktivitet hos terrestriske
T. vulgaris.

Fig. 7 a. Figurforklaring se fig. 7 b.

T.VULGARIS terr.

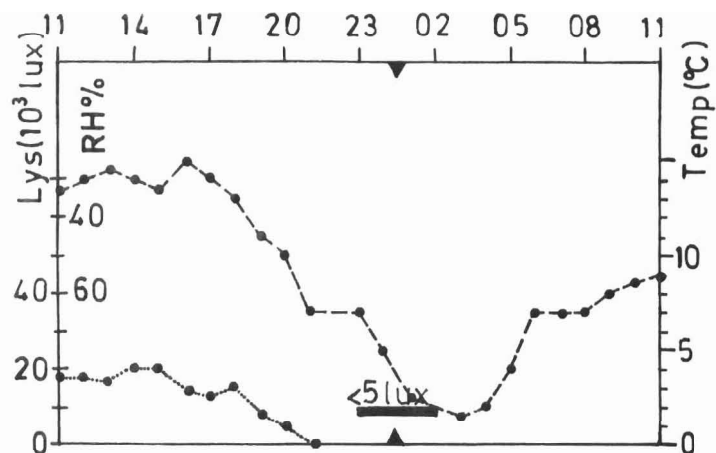
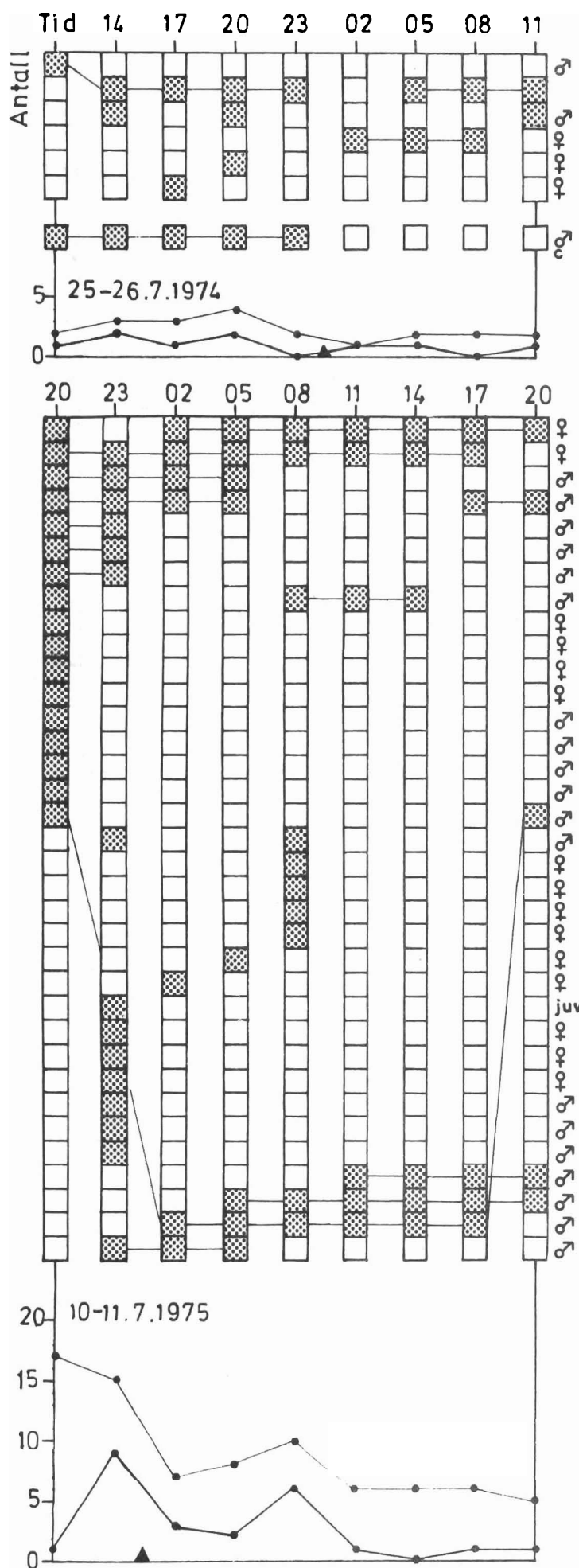
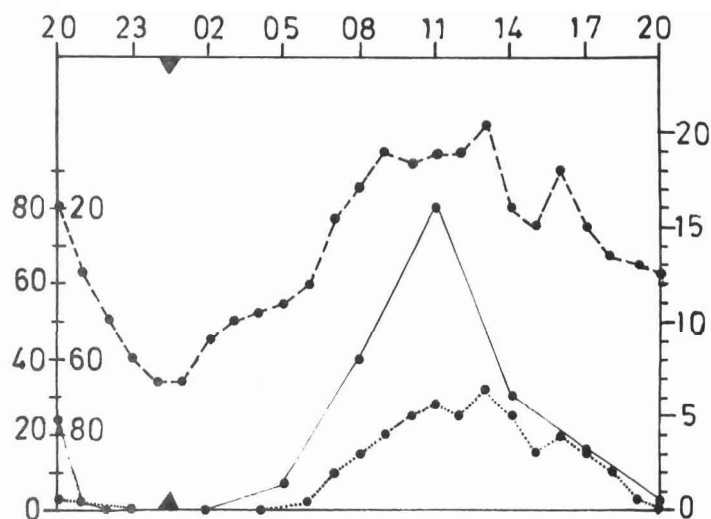


Fig. 7 b. Døgnaktivitet hos terrestriske *T. vulgaris*. Søylene til venstre angir tilstedeværelse (skravert) eller fravær av dyr på bestemte skjulesteder. Kurvene under angir antall dyr tilstede (øverst), og antall nyankomne dyr (nederst). Kurvene til høyre viser lysstyrke —, lufttemperatur - - - og relativ fuktighet.



i juni og juli viste imidlertid aktiviteten hos relativt mange individer. Temperaturen var da ikke så lav, minimum 6-7°C, og salamanderne hadde relativt høy aktivitet i den mørkere del av døgnet og med liten merkbar aktivitet om dagen. Selv om materialet heller ikke her er svært stort, gir det, sett sammen, et sannsynlig bilde av aktivitetsforløpet hos T. vulgaris under naturlige forhold (fig. 8). Hunnen har to aktivitetsperioder med ett maksimum ved midnatt (kl. 23-02) og ett om morgenen

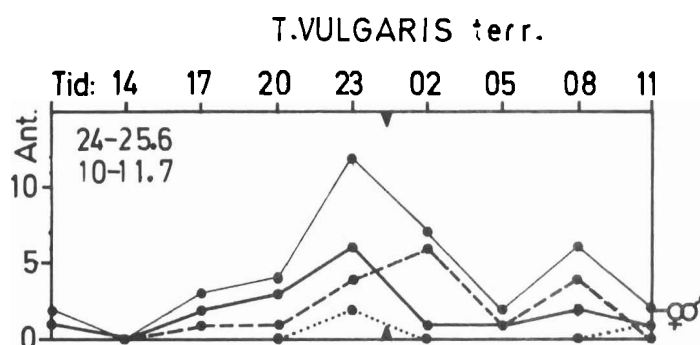


Fig. 8. Aktiviteten hos terrestriske T. vulgaris i døgnet med minimumstemperatur over 5°C. viser juvenile dyr. Betegnelsen ellers som i fig. 5 a.

(kl. 05-08). Dette likner de akvatiske hunners aktivitetsmønster tidlig i mai, bare med den forskjell at det første maksimum hos de terrestriske dyra ligger rundt midnatt og ikke seint på kvelden. En forflytning av aktivitetsmaksimum fra kl. 20-23 til kl. 23-02 fant imidlertid sted også hos de akvatiske salamanderne ved overgangen til juni da lysstyrken døgna igjennom alltid lå over 5 lux.

Hannene har en aktivitetsperiode med maksimum seint på kvelden, helt tilsvarende som i vann, men noen morgenperiode kommer ikke fram på de to døgna. Også tre juvenile, ettårige dyr ble funnet under undersøkelserne. Hos to av disse ble aktivitet notert seint på kvelden, mens den tredje forflyttet seg på formiddagen.

Aktiviteten hos terrestriske T. vulgaris ser ut til å være knyttet til den mørkere, fuktigere og kjøligere del av døgnet med hovedaktivitet før midnatt og om morgenen. Når det er kulde i den egentlige aktivitetsperioden, begrenses aktiviteten på denne tida. Dyra kompenserer muligens for dette ved å forskyve aktiviteten til morgentimene når

temperaturen ikke er begrensende og luftfuktigheten fortsatt er høy.

Aktiviteten hos salamanderne kan også til en viss grad leses av kurven for antall tilstedeværende dyr. Den største forandring i dette antallet finner sted om morgenen og kvelden. Om dagen er forandringene forholdsvis små.

2.4.4. Larvene av *T. vulgaris*

Larvene av *T. vulgaris* er dagaktive hele den undersøkte del av sesongen, dvs. fra midten av juli, da de gjennomsnittlig hadde 11 mm kroppslengde (total lengde 21 mm) til slutten av september, da lengden var på 16 mm (31 mm) (fig. 9; bilag 3). Stort sett er aktivitetsperiodens verdier symmetrisk om middag (kl. 11-14). Fangstene fra juli og september viser et middagsmaksimum, mens de fra slutten av august, med lengder på 14 (29) mm i 1974 og 17 (34) mm i 1975 viser en viss reduksjon av aktiviteten midt på dagen. I august 1974 holdt larvene også et visst aktivitetsnivå om natta, mens dette ikke ble observert de andre fangstdøgna. Når lysstyrken kom ned mot 5 lux, dvs. natt, ble det vanligvis overhodet ikke registrert aktivitet i populasjonen. En undersøkelse over larvene ved Vasseljemoen høsten 1973 ga et liknende resultat.

2.4.5. *T. cristatus*

Under de akvatiske undersøkelsene i grøftene ved Vasseljemoen gikk også noen *T. cristatus* i fellene. Resultatene fra de to fangstdøgna i 1974 er slått sammen, likeledes fangstdøgna fra mai 1975 (fig. 10; bilag 4). Materialet av denne arten er såvidt lite at en vanskelig kan trekke vidtgående konklusjoner bare på dette. Det mønster en får for aktiviteten stemmer imidlertid godt med det Himstedt (1971) fikk fra Tyskland; dessuten er det framkomne aktivitetsmønsteret med bare små variasjoner det samme gjennom hele forplantningssesongen.

Hunnene ser liksom hos *T. vulgaris* å ha sin høyeste aktivitet i intervallet kl. 20-23, og dette gjelder for både mai og juni. Aktivitetsperioden er videre utdratt mot morgenen. I hannens aktivitetsperiode kan en ane et to-toppet forløp, med et maksimum i samme intervall som hunnene har det. Himstedts (1971) resultat viser hos arten et markert to-toppet aktivitetsforløp. Aktivitetsperiodene hos både hunnene og hannene syns mer knyttet til mørke enn tilfellet er for *T. vulgaris*.

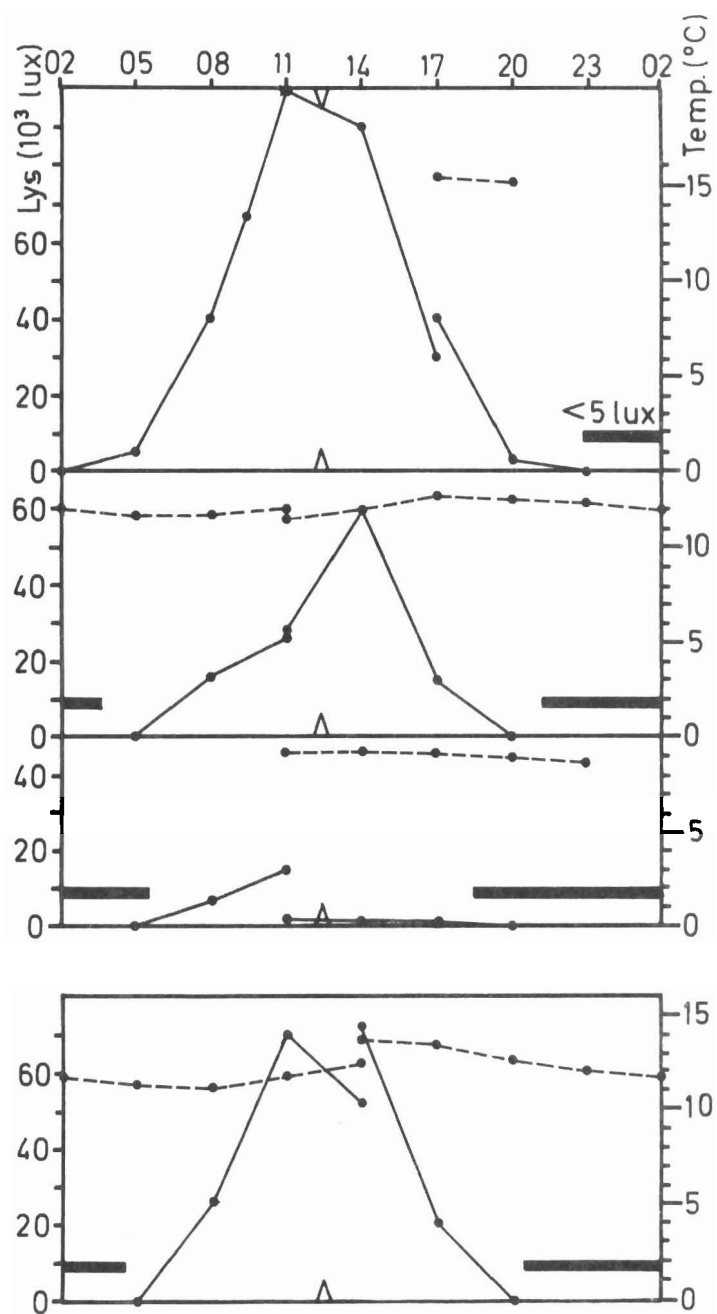
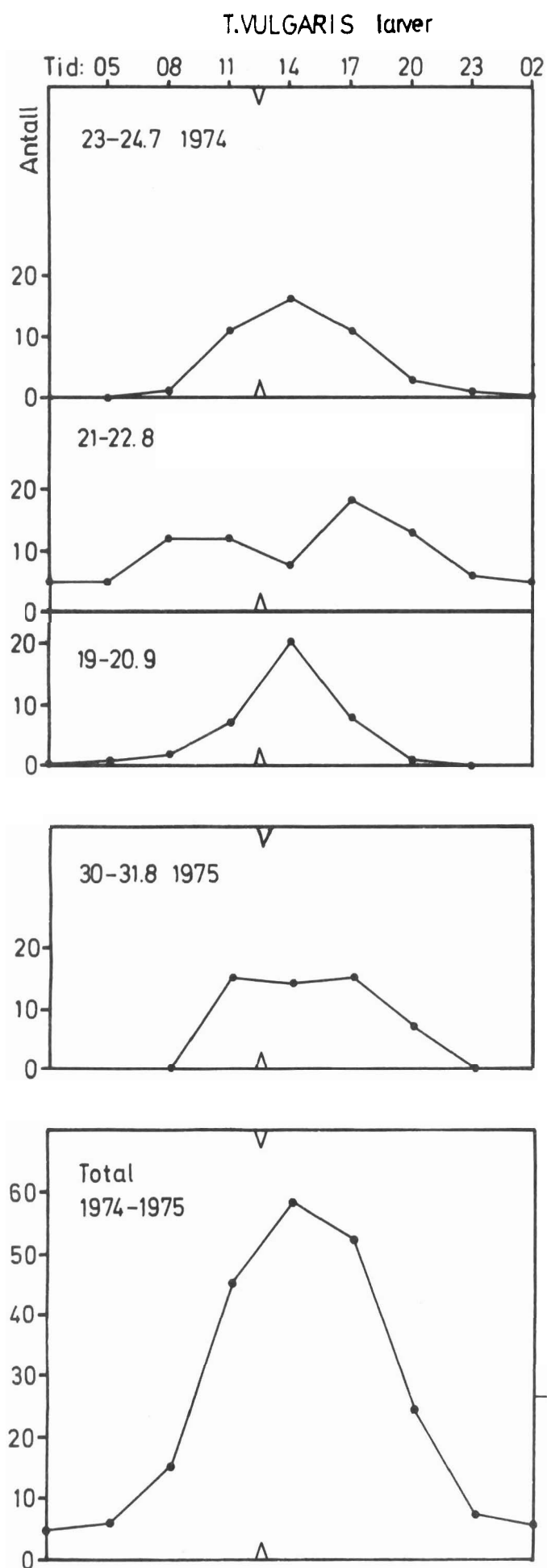


Fig. 2. Døgnaktivitet hos *T. vulgaris*-larver. Hvit trekant viser middag. Betegnelser ellers som fig. 5a.

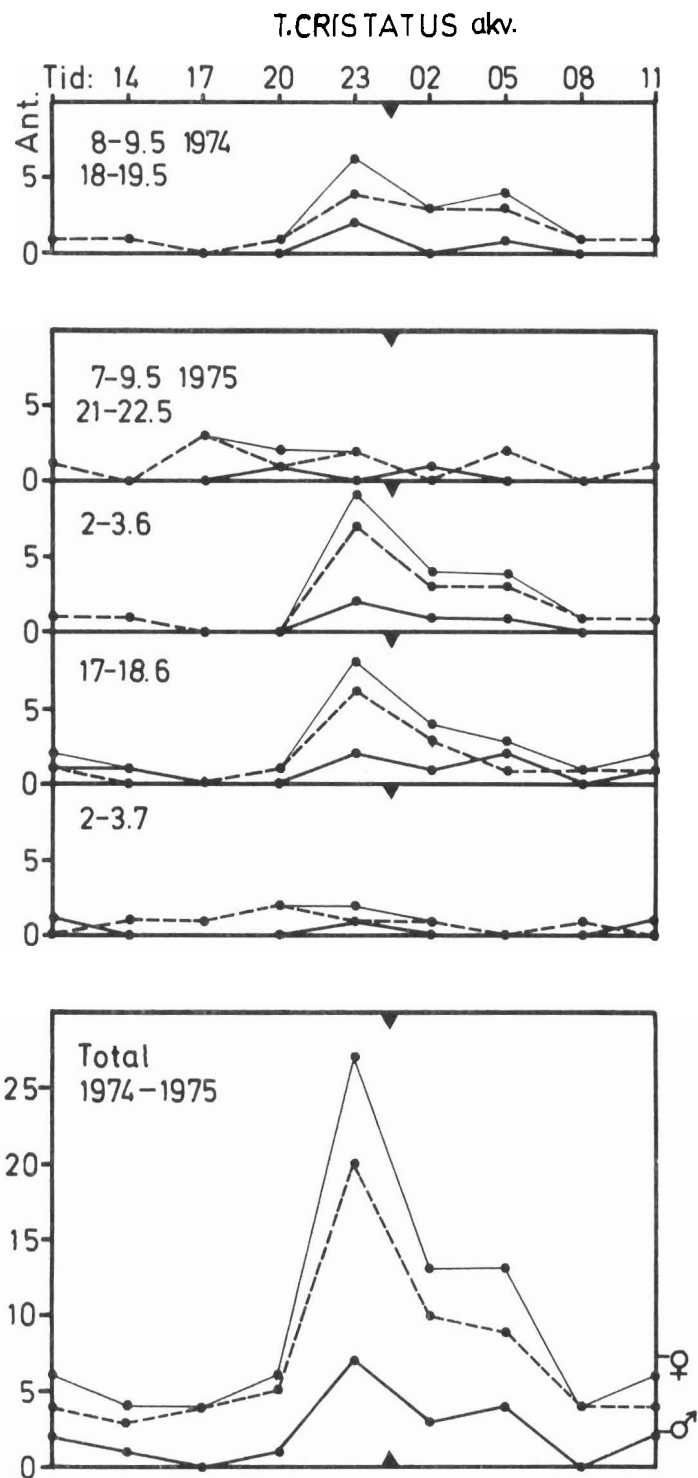


Fig. 10. Døgnaktivitet hos T. cristatus. Betegnelser som i fig. 5.
For lysstyrke og vanntemperatur se fig. 5 a.

I begynnelsen og slutten av vannoppholdet ser T. cristatus-populasjonen ut til å være mindre bundet til det omtalte mønster og er tilsynelatende arytisk i sin aktivitet.

2.4.6. Akvariene

Akvarieobservasjonene viste, både i tilfelle med den kunstige og naturlige daglengden, at nesten all observert egglegging hos T. vulgaris foregikk i den mørkere del av døgnet. Noen få ganger ble egg iaktatt lagt også om ettermiddagen og kvelden. Salamanderne spiste en god del døgnet rundt, men de så ikke ut til å drive egentlig jakt om dagen; om natta kunne de imidlertid iakttas stadig å jakte etter bytte. Hadde det vært lite mat i akvariet ei tid, jaktet de straks en slapp passende bytte oppi akvariet, enten det var natt eller dag. Lek ble hyppigst sett om kvelden, men også om morgenen. En erfaring fra salamanderakvariene var også at så godt som alle rømminger foregikk under den mørke del av døgnet.

2.4.7. Observasjoner av aktivitetstyper i naturen

I naturen har jeg iaktatt egglegging hos T. vulgaris kl. 23 og 02. En T. cristatus er også sett legge egg midt på dagen under sol og skiftende skydekke.

Lek har mer eller mindre foregått til alle døgnetts tider, men med hovedtyngden om kvelden og om morgenen.

Jeg fant ved telling ingen døgnforskjeller på antall luftsnappende individ pr. 10 min. Luftsnapplingsfrekvensen skulle således være mokså uavhengig av andre aktiviteter i populasjonen.

En karakteristisk oppførsel som T. vulgaris viste fra midten av juni gjaldt først og fremst hunnene. De svømte dovent omkring i overflata eller hang ganske rolig like under denne; av og til gjorde de ved hjelp av halen et karakteristisk rykk framover, for så igjen å sveve rolig i vannmassene. Dette ser ut til å være salamandernes jaktteknikk på cladocerer og andre fittsvømmende smådyr. En liknende framgangsmåte på botn er iaktatt i akvarium under jakt på Ephemeroptera-nymfer. Den karakteristiske jakten i de fri vannmasser finner sted til alle døgnetts tider, men aldri før ei stund utpå sommeren. På samme tid begynner også T. vulgaris å sole seg flytende i overflata eller hengende på kvister,

starr eller hva som måtte finnes i nærheten.

Ved Vasseljemoen var det relativt vanlig å observere T. cristatus om natta, mens de om dagen svært sjelden ble sett. Ved Hastad ble larver av T. vulgaris bare observert svømmende omkring om dagen.

Terrestrisk vandring hos T. vulgaris er iakttatt etter regnvær litt etter middagstid i slutten av juli (Nevermotj. 1973) 20 m fra yngledammen. (Også i veksthuset ved Norges Lærerhøgskole er T. vulgaris sett vandre omkring midt på dagen etter dusjing av vegetasjonen.) Ola Løseth, Rindal (pers. med.) fant i mai (1964) i skumringen kl. 22 et eksemplar av T. cristatus på veg mot yngledammen 100 m unna. T. cristatus er også funnet i fuktig vær å vandre på dagtid over land (1965, Oskar Slette, Bjugn pers.med.). Metamorfoserte larver av T. cristatus ser dessuten ut til å krype på land under den varme og lyse del av døgnet (Jan Seland pers. med.).

2.4.8. Vandringene

Fig. 11-16 viser dreneringsgrøftene ved Vasseljemoen og gjenfangst av T. vulgaris og T. cristatus i 1974 og 1975 (se også bilag 5, 6 og 7).

På land oppviser både hanner og hunner av T. vulgaris en utpreget filopatri. Samtlige individer som ble gjenfanget minst én gang ble tatt i det samme området de tidligere var funnet, og bortsett fra fire individer ble alle terrestriske T. vulgaris funnet på nøyaktig det samme skjulestedet som tidligere. To dyr (I og Q) så ut til regelmessig å veksle mellom to faste oppholdssteder, og dette kan ha vært tilfelle med flere. Enkelte datoer ble nemlig ikke alle dyra funnet, spesielt i fuktig vær, men de kom stadig tilbake til utgangspunktet. Ofte lå flere individer under samme stokk eller stein.

Akvatiske T. vulgaris forflytter seg tildels over nokså store avstander i grøftene. De fleste gjenfangete akvatiske dyr ble tatt på et annet sted enn der de ble merket. Noen er også gjenfanget flere ganger og i forskjellige områder. Da undersøkelserne ikke har vært kontinuerlige, må avstandene for de registrerte forflytningene betraktes som minimumsverdier.

Vandringene i grøftene ser ut til å pågå så lenge dyra er i vannet, og en liten forskjell på kjønnenes oppførsel kan anes. Hunnene

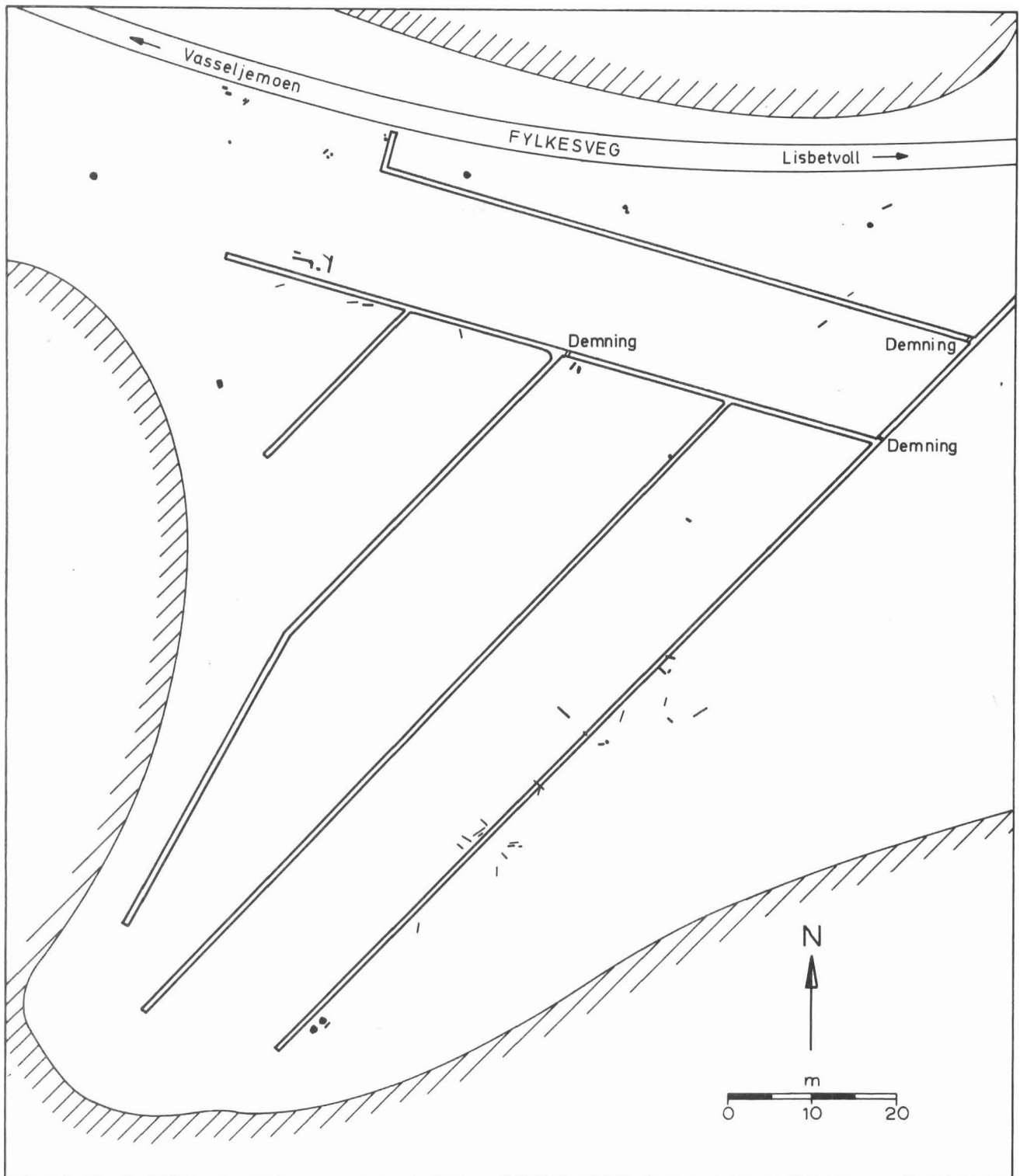


Fig. 11. Dreneringsgrøftene ved Vasseljemoen. Oppholdssted for terrestriske salamandere (stokker og steiner) er inntegnet i riktig målestokk. Skraverte felt viser overgangen fra myrområdet med grøftene til bakke og skog.

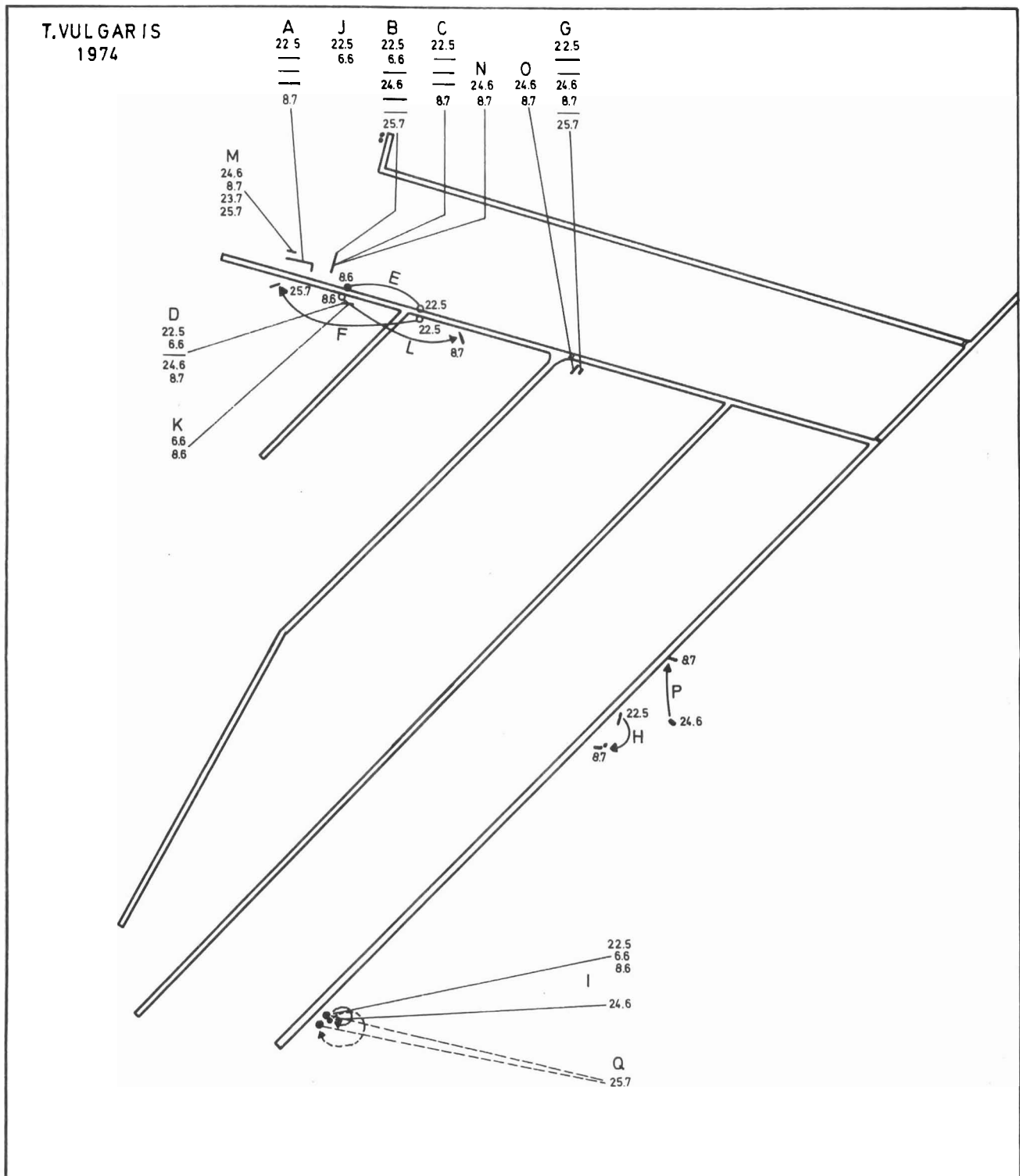


Fig. 12. Gjenfangst av T. vulgaris 1974.

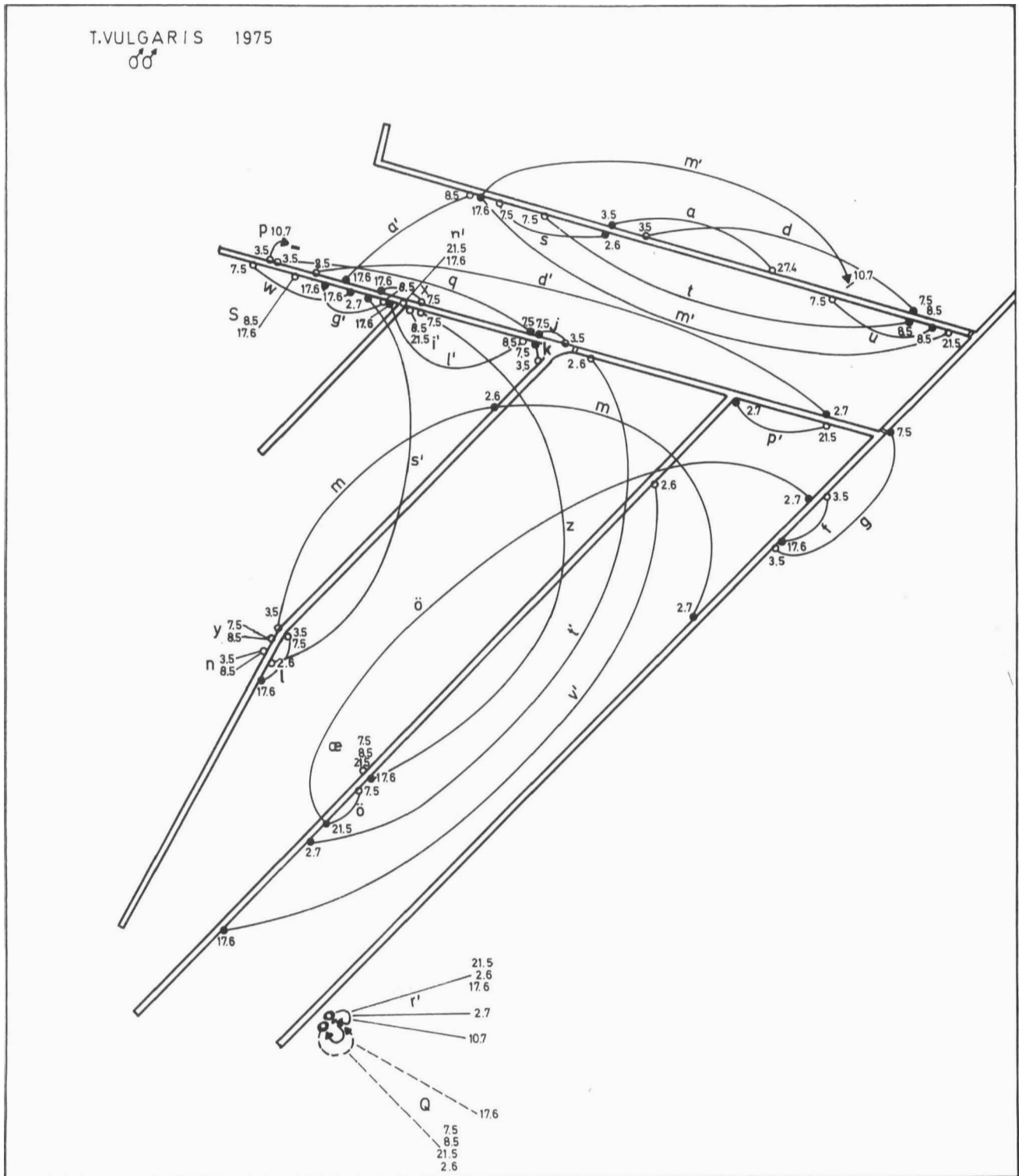


Fig. 13. Gjenfangst av T. vulgaris hanner 1975.

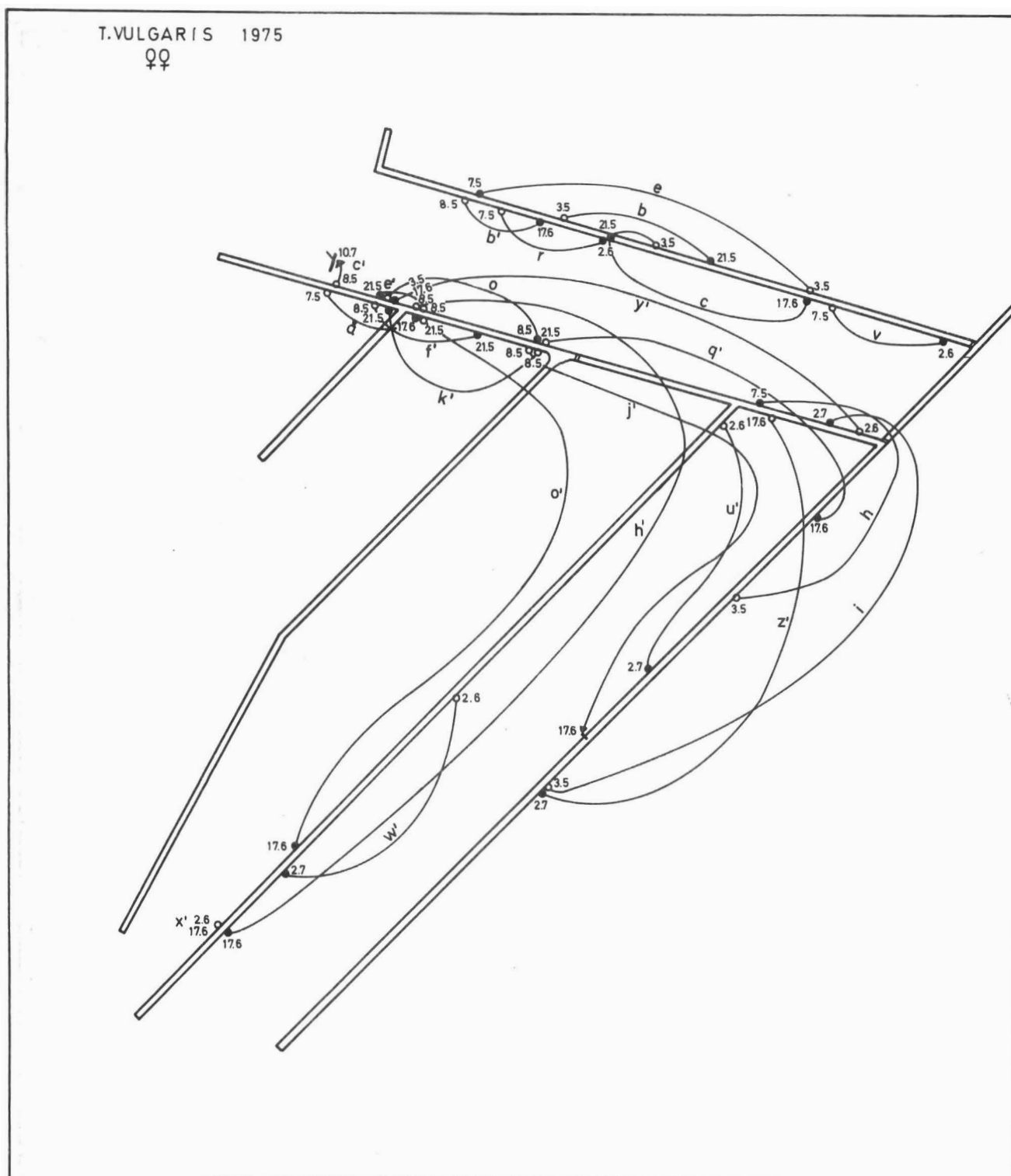


Fig. 14. Gjenfangst av T. vulgaris hunner 1975.

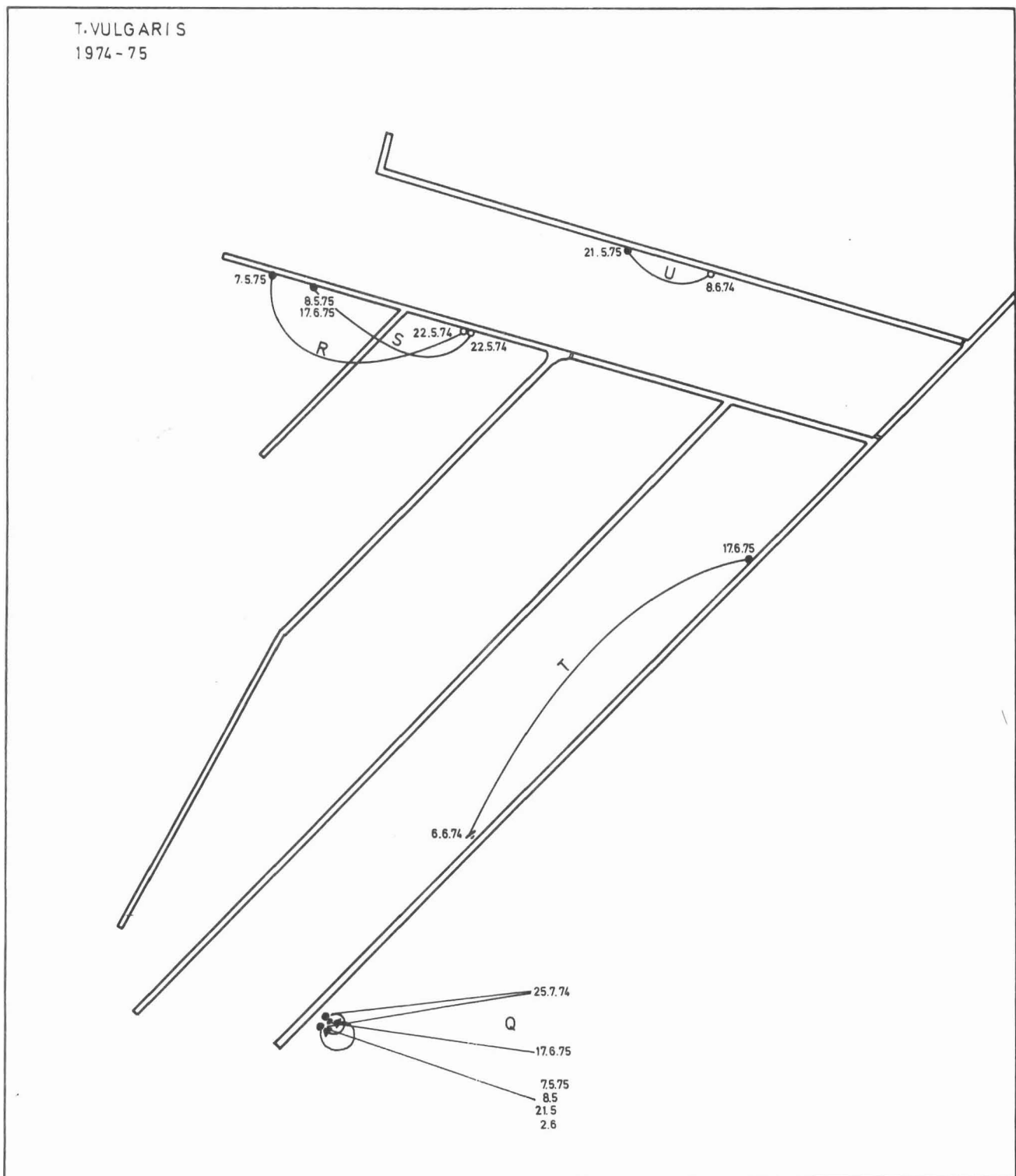


Fig. 15. Gjenfangst av T. vulgaris etter et år, 1974-75.

T. CRISTATUS 1975

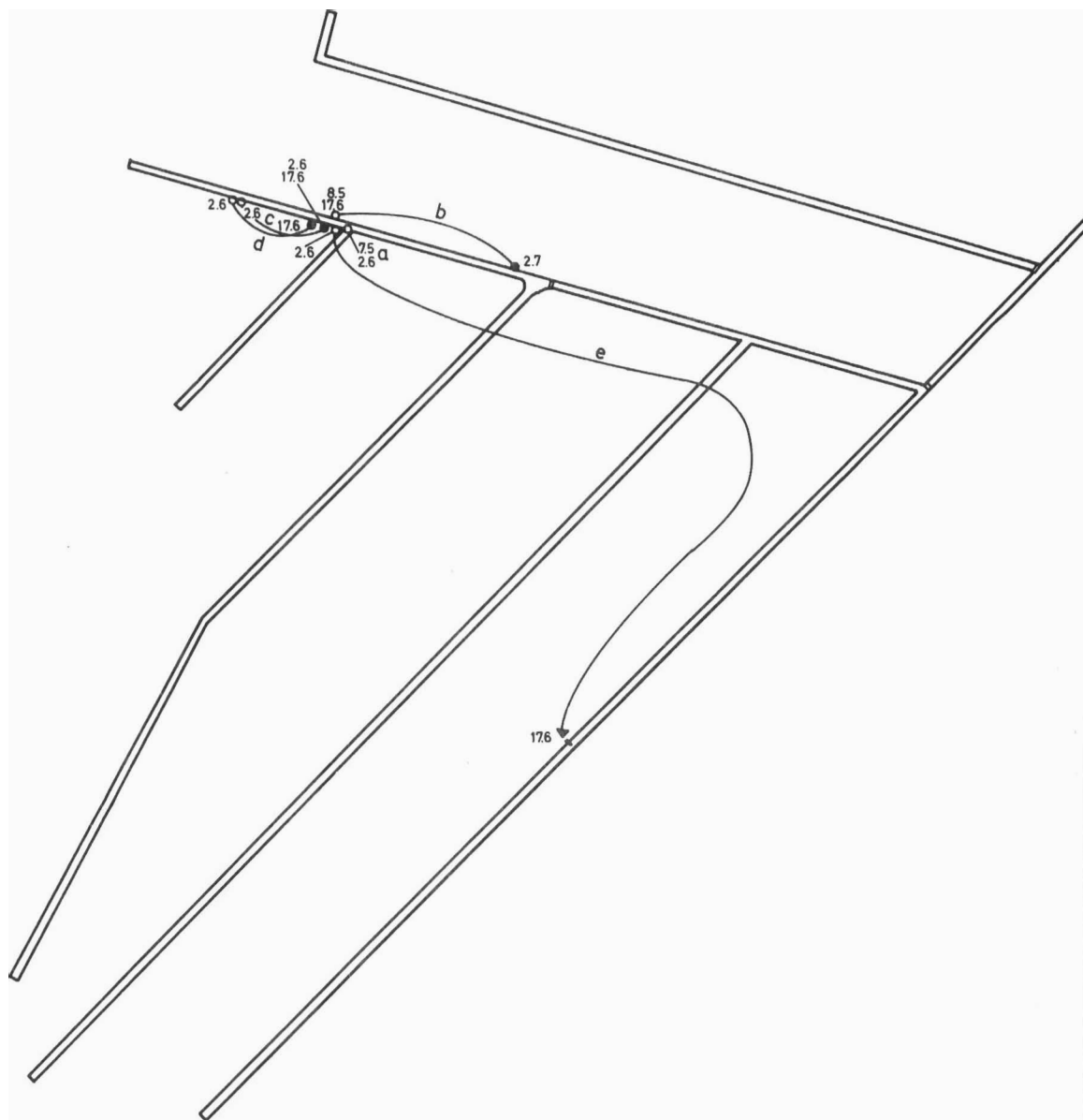


Fig. 16. Gjenfangst av T. cristatus 1975.

forflytter seg tilsynelatende stadig, og bortsett fra kortere perioder når de lar seg lokke av hannenes kurtise, og under hver enkelt egglegging, slår de seg trolig ikke til ro på noe bestemt sted. Det er mulig at en økning i vandringsaktiviteten finner sted mot slutten av vannoppholdet. Over forholdsvis kort tid (fire dager) er et individ (e) registrert å ha forflyttet seg minst 40 m, men vanligvis er den registrerte strekningen mindre over så kort tid. Over en 40 dagers periode er den lengst funnete avstand en T. vulgaris hunn har vandret ca. 120 m.

Hunnene er, bortsett fra ett individ (x'), aldri blitt tatt to ganger på samme sted.

Av hanner ser noen individer ut til å være stasjonære i begynnelsen av vannoppholdet i mai, men også til en viss grad seinere. Om alle hanner har en slik periode gir ikke metodikken grunnlag til å svare på, men jevnt over er hannene mer filopatiske enn hunnene. Seks hanner er minst to påfølgende ganger tatt på samme sted (i', n, n', S, y og æ). Ytterligere individer har forflyttet seg bare korte distanser. Lengre ut på sommeren finner en imidlertid ikke hannene å være så stedbundet.

I flere tilfelle må T. vulgaris i sin akvatiske drakt ha gått over land for å komme fram til bestemmelsesstedet i en annen grøft. Dette gjelder først og fremst a'. Den korteste vegen for dette dyret ville være over 15 meter tørt land, men dyret kan også mer eller mindre ha gått langs grøftene, og i så fall over opptil tre demninger. Ellers har flere akvatiske individer måttet krysse i det minste et lite stykke land (demning). Av hanner gjelder dette d', m og z, av hunner h', j', o', q' og y'. Sett i relasjon til det totale antall gjenfangete T. vulgaris av begge kjønn (34 hanner, 23 hunner) er det således klart større andel akvatiske hunner enn akvatiske hanner som har beveget seg over land.

I strømmende vann viser T. vulgaris en utpreget positiv rheotaxis. I flere tilfelle er arten ved Vasseljømoen sett svømmende og krypende oppover mot den tildels sterke strømmen nord for demningen i samlekanalen. Ved en anledning ble 12 individer funnet å ha samlet seg rett under demningen.

Fem individer som ble merket i 1974 (Q, R, S, T, U) ble gjenfanget i 1975 med merkene i behold. Fire av disse var akvatiske dyr og ble funnet i omtrent de samme grøftepartiene som året før til omkring samme tid på året. Det femte individet var et terrestrisk dyr (Q) som

ble gjenfanget under samme skjulested (tre nærliggende steiner) som tidligere.

T. cristatus ble funnet i betydelig færre eksemplarer enn T. vulgaris, regenerasjonsevnen er dessuten kraftig, og antall gjenfangete individer med merker i behold ble derfor lite. Blant de fem gjenfangete T. cristatus var det bare én hann. Fire dyr ble tatt på omtrent det samme sted de tidligere var funnet; bare ett eksemplar (en hunn) ble registrert å forflytte seg betydelig, en strekning langs grøftene på ca. 100 m fra lekeplassen til et terrestrisk oppholdssted.

2.5. Diskusjon

2.5.1. Sammenlikning av Himstedts laboratorieforsøk med resultatene fra Trøndelag. Lysets virkning

Kalmus (1940) (se side 12) fant salamanderlarvenes døgnrytmikk å være endogen. Når larvene ble satt i kontinuerlig mørke forble periodisiteten hos dyra uforandret. Ved hjelp av skiftene lys og mørke, med en lysperiode som kom seinere og seinere i forhold til et naturlig døgn, kunne Kalmus få larvene til å følge det kunstige døgnet, og etter ei tid var de nattaktive larvene aktive når det utafor laboratoriet var dag. Ved ulike eksperimenter fant Kalmus at hypofysen var nødvendig for opprettholdelsen av en endogen rytme. Det to-toppete aktivitetsforløpet hos voksne T. vulgaris og T. cristatus, både i vann og på land, ble eksperimentelt påvist av Himstedt (1971) under kunstig dag og natt av naturlig lengde i laboratorium. Dette mønsteret i aktivitetsintensiteten ble også funnet i naturen under de her presenterte undersøkelser. Under Himstedts forsøk, med lysintensiteten som eneste skiftende miljøfaktor, måtte lyset være Zeitgeber for aktiviteten både for akvatiske og terrestriske dyr.

Himstedt (1971) bruker i sin framstilling av aktiviteten hos salamandere resultatene fra to-timers intervall gjennom døgnets kontinuerlige registreringer, og dette skulle gi et mer detaljert bilde av aktiviteten enn det nærværende arbeid har tatt sikte på. Han skiller imidlertid ikke mellom hanner og hunners adferd, og plukker dessuten ut, etter noen tids registreringer, 4 av 20 individer som har vist den tydeligste rytmiske oppførsel gjennom døgna, og eksperimenterer vider utelukkende med disse. Dette kan ha ført til at hunner ikke ble tatt med i alle

registreringene. Metoden gir dessuten lite spill for individuelle forskjeller slik en vanligvis finner i en populasjon.

Aktivitetsperiodene ved åtte timers natt hos Himstedts (1971) T. vulgaris og hos hannene av samme art fra Trøndelag ligger alle i tussmørketimene av døgnet, men i Trøndelag, hvor nettene er kortere, er maksimum trukket mer mot midnatt. Himstedt kunne imidlertid også endre aktivitetsmaksimums beliggenhet ved å regulere lengden av natta; dyra fulgte alltid tussmørket.

Det er mulig at i alle fall den første aktivitetsperioden hos Himstedts (1971) T. vulgaris også representerer hunner. Hvor nettene blir korte eller relativt lyse har i naturen hanner og hunner tydelig adskilte aktivitetsmønstre, men dette må ikke nødvendigvis være tilfelle hvor nettene er lengre og tussmørkeperioden kort, som i Himstedts laboratorium.

Resultatene for T. cristatus i Trøndelag og de fra Himstedts (1971) undersøkelser ser også ut til å stemme overens, med de to aktivitetsperioder og det at arten tydelig er mer knyttet til mørkeperioden enn T. vulgaris er det.

Med 10 timers natt ligger aktivitetsmaksimaene hos Himstedts (1971) terrestriske T. vulgaris fortsatt i skumringen og demringen, og for terrestriske T. cristatus gjelder det som før, at dyra er i aktivitet ved noe lavere lysintensitet enn T. vulgaris. I Trøndelag hvor tussmørket kommer seinere og slutter tidligere, ligger i alle fall kveldsmaksimum nærmere midnatt. Selv om hovedaktiviteten hos T. vulgaris og T. cristatus er knyttet til lysverdiene om kvelden og om morgenen, vandrer de gjerne også om dagen etter regn. Artene er mindre nattaktive eller til og med dagaktive i slutten av vannoppholdet, men de kryper på land i døgnetts mørke timer og antar således nattaktivitet igjen.

Himstedt (1971) fant med seks timers natt en tendens til dagaktivitet hos T. vulgaris-larver og med antydning til maksima omkring kl. 10 og kl. 16. Fra døgn til døgn var det imidlertid stor variasjon i aktivitetsmønsteret. Under naturlige forhold i Trøndelag er det en klar dagaktivitet hos larvene. Liksom hos Himstedt (1971) falt alle larvene inn under Glaesners (1925) Triturus stadium 52-53. Unge larver viser nesten utelukkende aktivitet om dagen og med aktivitetsmaksimum når sola står høyest. For sterk solstråling nedsetter imidlertid de eldre larvenes aktivitet, og en vil i naturen, med tilsvarende nattlengde som for Himstedts forsøk, få maksimum når lyset er svakere, fra kl. 08-11 og 14-17, hvilket passer helt med Himstedts resultat. Etter hvert som

dagene blir kortere blir også larvenes aktivitetsperiode kortere. Det er rimelig at øynene til eldre salamander-larver gradvis er blitt forandret så de ikke lengre er tilpasset de høye lysverdiene, men dagaktiviteten varer likevel ved inntil larvene er metamorfoserte. På dette tidspunkt fant både Kalmus (1940) for "axolotl"-larver og Himstedt (1971) for Triturus spp. et arytisk aktivitetsmønster.

Da en fra undersøkelser i naturen har vist at aktivitetsmønsteret hos T. vulgaris og T. cristatus stemmer godt overens med hva en har funnet under kunstig døgnet i laboratorium - og da de påviste forskjeller mellom de her presenterte resultat og de fra Himstedts (1971) forsøk alle lar seg henhøre til lengden av lys/mørke-perioden gjennom døgnet - må en gå ut fra at lyset også i naturen er Zeitgeber for aktiviteten. **Lyset gir** dessuten ikke bare synkroniserende signal, men har også en direkte stimulerende, hemmende eller begrensende effekt på aktiviteten hos dyra. Dette ses klart av T. vulgaris-hunnens aktivitetsperiode som forflyttes og innsnevres like før sommersolverv, samt innsnevringa av larvenes aktivitetsperiode og inhiberinga av aktiviteten i sterk sol.

2.5.2. Temperaturen og fuktighetens innflytelse

At T. vulgaris bevarer den rytmiske adferden også den første tida når lysstyrken om sommeren aldri kommer under 5 lux, kan skyldes at de endogene rytmene og den eksogene rytmen stemmer godt overens, og dessuten at de endogene rytmene hos hvert enkelt individ trenger lang tid for å komme i utakt med hverandre. En slik treghet i systemet finner en også hos andre dyr. Swade & Pittendrigh (1967) har bl.a. påvist dette for smågangere i arktiske strøk. En kan imidlertid heller ikke avskrive at lysstyrker høyere enn 5 lux eller andre faktorer som temperatur eller fuktighet til en viss grad kan virke som Zeitgeber, og dette er også spesielt viktig i nordlige strøk (Bünning 1972).

Enkelte fangstdøgnet ved Hastad var forskjellen på maksimum- og minimumstemperatur i vannet så liten som 1-2°C, og ikke minst disse døgna var aktivitetsperiodene sterkt markerte. Om ikke aktivitetsmønsteret vanligvis blir styrt av temperaturen, er det likevel naturlig, i følge van't Hoff's lov at temperaturen kan virke modifierende på aktivitetsforløpet, f.eks. på høyden av aktivitetstoppene (Cloudsley-Thompson 1961, Bünning 1972). Aktivitetstoppen som representerer kveldsperioden er således i regelen høyere eller bredere, både blant akvatiske og

terrestriske dyr, enn den som representerer morgenperioden.

På land vil temperaturer ned mot 0°C og under dette sette en grense for aktiviteten. En temperatur lavere enn $8-10^{\circ}\text{C}$ vil i følge Volsøe (1949) nedsette våre amfibiers aktivitet i den grad at de ikke lenger søker næring. Kauri (1964) sier at en frosks kroppstemperatur ikke må synke under $-0,5^{\circ}\text{C}$, og dersom temperaturen kommer under -1°C stivfryses dyret, og døden følger umiddelbart. Hecht (1931) tar det forbehold at i alle fall enkelte arter amfibier kan tåle under 0°C , og både Nilsson (1842), Hvass (1936) og Smith (1964) kan berette om T. vulgaris som uten å ta skade og i lengre tid har tålt innefrysing i blokker. Smith (1949, 1964) har også påvist at salamandere som overvintrer i dammer under isen alltid spiser en del vinteren igjennom. En kan videre gå ut fra at amfibier i den nordlige ytterkant av sitt utbredelsesområde i Europa er noe mer hardfør overfor kulde enn de er lengre sør. Wolterstorff (1921) sier at leken kan pågå ved temperaturer ned i $6-8^{\circ}\text{C}$. Tydelige aktivitetstopper i mønsteret framkommer ved Hastad og Vasseljemoen også ved temperaturer så lave som $5-6^{\circ}\text{C}$. For helt å stoppe det "circadiane ur" må en for dyrearter adaptert til lav temperatur (ikke minst vannlevende dyr) i følge Bünning (1972) ned i temperaturer under 0°C .

Den sparsomme registrerte aktiviteten under snøværet 29.-30 mai 1975 (se fig. 5 b) lar seg vanskelig forklare ut fra temperaturen, som ikke var ekstremt lav. Smith (1964) sier at vintervær med frost og is som setter inn etter at salamanderne har startet leken, på ingen måte nedsetter dyras aktivitet. Lysforholdene rundt dammen ved Hastad måtte imidlertid ha vært nokså spesielle. Selv om lyset ovenfra målt med fotometer var som vanlig, kunne det tykke hvite snølaget på de steile skråningene rundt dammen og i trærne omkring ha påvirket dyra på samme vis som sollyset og hindret normal aktivitetsutfoldelse. En annen forklaring kan være, liksom Hagström (1974) har beskrevet fra Göteborg-trakten, at T. vulgaris om våren kan ha to forplantningsperioder med landliv imellom (se også Bell & Lawton 1975), og i så fall kunne en i tilfellet på Hastad være et sted mellom to slike perioder.

En viss grad av aktivitet hos T. vulgaris på land ble registrert ved de fleste fuktighetsverdier fra og med 30% RH. De egentlige aktivitetsperiodene for arten lå imidlertid i tilknytning til en fuktighet på 85-100% RH. Joly (1959) fant likeledes for Salamandra salamandra (ildsalamanderen) at den ikke bevegde seg utafor gjemmestedet før ved en luftfuktighet på 90-100% RH. Denne fuktighetsverdien nås også ofte etter

regnvær om dagen, og enkelte individer blant salamanderne lar seg da påvirke av fuktigheten, eller muligens av at skjulestedet er fylt med vann, til å skifte oppholdssted. Dette er også beskrevet av Jungersen (1907). Salamandernes nattaktivitet/tussmørkeaktivitet medfører at dyra på land er ute av skjulestedet når luftfuktigheten er størst, noe som er av stor betydning for de tynnhudete amfibiene.

2.5.3 Cirkadiane regler

Et to-toppet aktivitetsforløp som det en finner hos T. vulgaris og T. cristatus (bigeminus) er utbredt også blant andre grupper av dyr. Hos fugler f.eks. viser aktiviteter som reirbygging, sang eller lokomotoriske aktivitet både hos dag- og nattaktive arter et bimodalt mønster med et hovedmaksimum i begynnelsen og et bimaksimum i slutten av aktivitetstida. Disse kan være lagt til demring og skumring. Det samme er tilfelle med mange insekters døgnrytmer (Lofts 1970).

Aschoff & Wever (1962) har satt opp seks regler for døgnrytmikk hos fugl, hvorav de fleste gjelder dagaktive grupper. Regel 1 c sier imidlertid, at for nattaktive arter ligger begynnelsen av aktivitetsperioden om kvelden ved en høyere lysstyrke enn tilfellet er for avslutningen om morgenen. I alle fall akvatiske T. vulgaris hunner ser ut til å følge denne regelen, men også de akvatiske hannene, om en ser bort fra aktivitetspausen midt på natta. T. cristatus og larver og terrestriske T. vulgaris synes ikke å følge Aschoff & Wevers (1962) regler.

Aschoff (1964) har også sammenfattet ei lengre rekke erfaringer med dag- og nattaktive dyr. For nattaktive dyr skulle det gjelde at aktivitetsmaksimum om våren ligger godt før midnatt, men under stadig kortere netter flyttes det nærmere døgnets mørkeste tid, samtidig som at aktivitetsperioden snevres inn. Som tidligere nevnt (side 28) ble dette også vist for hunnene av akvatiske T. vulgaris like før sommersolverv. De dagaktive T. vulgaris-larvene hadde en tilsvarende innsnevring i aktivitetsperioden når nettene ble lengre. Himstedt (1971) fant ved sine mer følsomme registreringsmetoder at T. cristatus også fulgte et tilsvarende mønster med kortere aktivitetsperioder utover den i laboratoriet kunstige våren og sommeren. Dessuten, sammenligner en resultatene fra salamanderne i Trøndelag med de fra Himstedts dyr, framkommer en klar faseforskyvning av aktivitetsmaksima, med maksimum nærmere midnatt i nord ettersom nettene her er

kortere. På alle breddegrader fant Aschoff (1969) for nattaktive fugler en sterk positiv korrelasjon mellom aktivitetens varighet og varigheten av natta. Men selv om aktivitetsperiodens varighet avgjøres av tidspunktet for bestemte lysintensiteter morgen og kveld, ville perioden ved ekstremt kortenetter endre seg noe mindre enn nettene. Liknende resultat har Erkinaro (1970) fått for stor Apodemus flavicollis (skogmus) i Finnland.

Selv om f.eks. T. cristatus med sine aktivitetsperioder følger tussmørket, som vist av Himstedt (1971), kan en retardering av faseforskyvninga medføre at aktivitetsmaksimum for arten vanskelig eller aldri når midnatt, og dette syns å være tilfelle i Trøndelag.

2.5.4. Ulikheter i kjønnenes og artenes aktivitetsmønster

Forskjellen i hannenes og hunnenes aktivitetsmønster hos T. vulgaris skulle antas å ha årsak i ulike aktivitetsoppgaver gjennom døgnet. Fargesyn er godt utviklet hos salamandere (Freytag 1954, Kasperczyk 1971), og det faktum at lekedrakten hos T. vulgaris-hanner framviser farger i nyanser av rødt og blått skulle tyde på at leken i alle fall til en viss grad er tilpasset den lyse del av døgnet. Mertens (1960) sier at Triturus danner et unntak fra de fleste amfibier i og med at kjønnene er forskjellig farget innen denne slekta. Han mener grunnen til dette er at forplantningsaktiviteten hos Triturus-artene foregår om dagen, og leken spiller på de visuelle så vel som de **olfaktoriske sanser**. **Akvarie-iakttakelser synes imidlertid å vise at leken først og fremst finner sted om kvelden og om morgenen, og dette skulle sammenfalle med hannens to aktivitetsmaksima gjennom døgnet.** Hunnene er alltid nokså passive på det tidspunkt at hannenes kurtise setter inn; de vil sjelden aktivt søke hannene for lek og vil under denne tida derfor heller ikke så lett som hannene gå i fella.

Hunnenes hovedaktivitet om våren er imidlertid egglegging, og denne foregår, i følge akvarie-iakttakelsene, for en stor del seint på kvelden eller om natta. Under denne perioden er hunnene stadig på søken etter passende steder å legge egg, og dette blir registrert i aktivitetsfellene. Hannene har på samme tid et lavere aktivitetsnivå, og de vil følgelig ikke forstyrre hunnene særlig i egglegginga. Dette kan være av betydning da tettheten av T. vulgaris, i motsetning til T. cristatus, kan være temmelig stor. Eggleggingshandlingene er neppe særlig avhengig

av synet, men at en viss grad av lys foretrekkes sees av at aktivitetsmaksimum ikke ligger i tidsrommet da lysstyrken er under 5 lux, men seint i skumringa. Når så natta snevres inn, følger som nevnt hunnens aktivitetsmaksimum etter

I både hannens og hunnens aktivitet inngår naturlig nok jakt. Jakt i akvariene ble iaktatt spesielt i de mørke timene. T. vulgaris bruker for en stor del synet til å finne byttet (Steward 1969), og en skulle derfor tro at jakt i naturen særlig inngår i aktiviteten om kvelden og om morgenen. Dette sees spesielt hos de terrestriske dyra hvor aktiviteten ikke er påvirket av forplantningen. Det er viktig å presisere at de omtalte aktiviteter foregår til alle døgnets tider, men at intensiteten eller hyppigheten av dem er forskjellig til de ulike tider på døgnet.

Eggmodning og forplantning gikk raskt unna hos salamanderne i 1974. 10°C er reknet å være minimumstemperaturen for at egglegging kan finne sted (Freytag 1954, Kauri 1964). En så høy temperatur ble ikke funnet om natta verken i 1974 eller 1975 i de første døgna da egg ble funnet. Derimot gikk temperaturen om dagen opp i over 10°C - og ofte godt over. Det er vel trolig at temperaturer på omkring 10°C utløser eggleggingsinstinktet hos hunnene, men at denne handlingen seinere fortsetter også når temperaturen faller under den nevnte verdien. Freytag (1954) sier også at om T. vulgaris i akvarium ikke får sol, innstiller den egglegginga; en viss periode av sol skulle således være nødvendig av og til. Men en kan samtidig tenke seg at salamanderpopulasjoner i Nord-Europa har en annen temperaturavhengighet og preferanse enn populasjoner lengre sør, slik at temperatur og lysintensitet godt kunne være lavere enn de anførte og likevel være tilstrekkelig for utløsning av eggleggingsinstinktet.

I de fleste tilfelle forblir hannene lenger i vannet enn hunnene. Dette fant også sted i 1974 ved Hastad. Hannene holdt likevel i denne tida det faste aktivitetsmønsteret som sannsynligvis inkluderte søken etter hunner og evt. kurtise av dem. En slik søken etter make på ei tid da alle hunner er gått på land er bl.a. omtalt av Freytag (1954).

I 1975 var været atskillig kjøligere, og eggmodninga gikk ikke så raskt. Eggleggingsaktiviteten ser ut til å fortsette også noen uker etter at hannenes kurtisetid er forbi.

I motsetning til T. vulgaris er lekedrakten hos T. cristatus-hannene uten annen fargeprakt enn den gulrøde buken. Imidlertid gir den

høye sagtakket kammen en imponerende silhuett og de hvite vortene en ypperlig kontrast til det forøvrig nesten svarte dyret. Øynene til T. cristatus har prosentvis en betydelig mindre andel av tapper og dobbelt-tapper i retina enn T. vulgaris har, og øynene til T. cristatus skulle således være relativt mindre adaptert til lys og mer tilpasset mørke omgivelser (Möller 1951).

Om ikke farger er synlige ved de lysintensiteter som råder under leken til T. cristatus, så skimtes likevel konturene og kontrastene i mønsteret i hannens lekedrakt. En vet dessuten at både optiske og olfaktoriske sanser spiller inn i leken hos Triturus-artene. Steward (1969) peker på at luktesansen hos T. cristatus har større betydning enn hos de andre artene i slekta, og synssansen skulle derfor være av noe mindre betydning både i lek og jakt. Egglegginga hos arten, tilsvarende hunnens aktivitetsmaksimum, ser imidlertid ikke ut til å være så avhengig av de lave lysverdier som tilfellet er for T. vulgaris. Himstedt (1971) fant også terrestriske T. cristatus å være mer nattaktive enn T. vulgaris.

De voksne dyra både av T. vulgaris og T. cristatus syns å være arytmiske i sin døgnaktivitet eller til og med dagaktive i begynnelsen og slutten av vannoppholdet. Trangen til lyset (som ikke må forveksles med fototaxis; salamanderne lar seg ikke lystre med lommelykt) kan tenkes å holde dyra ved de grunne og varme partiene av dammen eller tjernet (se Hvass 1936). I begynnelsen av vannoppholdet medfører dette at salamanderne varmes maksimalt opp, at gonadene trer i funksjon og eggmodninga går raskt. I slutten av oppholdet kan den tiltrekning mot lyset som dagaktiviteten trolig fører med seg, lede dyra mot land og mot skiftet av habitat. Forøvrig har en hos andre dyregrupper nettopp ved habitat-skifte påvist faseskifte i aktiviteten (Erkinaro 1961, 1969 a, b, 1972 a, b, Nyholm 1965, Gwinner 1967, Loftis 1970, K. Müller 1970 a, b, 1972, Andreasson 1972, K. Müller & Thomas 1972, Eriksson 1973, Solem 1973 a, b, 1974).

Det er i denne siste perioden av vannlivet at en lettest får øye på salamanderne, spesielt T. vulgaris som med utstrakte bein ligger og soler seg i vannskorpa. Denne oppførselen er nevnt både av Collett (1918), Ruud (1949), Ekman (1956), Kauri (1964), Høst (1967) og Hvass (1971).

2.5.5. Døgnrytmen hos salamandernes potensielle næringsdyr og fiender

Av potensielle næringsdyr for salamanderlarver er det vist at en hel del littorale cladocerer er dagaktive (Koksvik 1975). Ephemeroptera-nymfer, som utgjorde en viktig del av faunaen både i grøftene ved Vasseljemoen og i dammen i skiferbruddet ved Hastad - og som skulle kunne tjene som næringsdyr for de voksne salamanderne, er for flere undersøkte arter funnet å være nattaktive (Madsen 1967, Solem 1973b). Rumpetroll av Rana temporaria, som av enkelte forfatter (Cooke & Fulford 1971, Cooke 1974) beskrives som viktig føde for både T. vulgaris og T. cristatus, og som det på sine steder vrimlet av ved Vasseljemoen, ble imidlertid ved fellefangst funnet å være dagaktive.

Bortsett fra eventuelle fisk i vannet utgjør større dytiscider og Odonata-larver en potensiell fare for voksne akvatiske salamandere og larver. Av dytiscider kan sies, at i alle fall de mindre artene gjerne er nattaktive (Solem upublisert). Både ved Vasseljemoen og Hastad observerte jeg i 1974 atskillige Neomys fodiens (vannspissmus) om dagen, en art som kunne tenkes å gripe inn blant salamanderne.

På land har salamanderne trolig få fiender. Det natthlige eller skumring/demringspregete levesettet gjør dem mindre sårbare overfor de dagaktive kråkefuglene, måser og heirer, og Natrix natrix (buorm), som er kjent som amfibiejeger, fins bare sparsom i Trøndelagsområdet og er ikke observert ved noen av salamanderlokalitetene.

2.5.6. Vandringer - filopatri

De fleste forfattere har vært av den oppfatning at salamanderne sjelden beveger seg langt fra yngledammen. Få har tidligere vært inne på hvor mye dyra flytter seg innen vannansamlinga. Curry-Lindahl (1963) hevder imidlertid at T. cristatus-hannene holder et revir som markeres med duftstoffer, og at kamper kan finne sted mellom dem. Undersøkelsene fra Vasseljemoen kan i alle fall støtte tanken om at et "home range" holdes ei viss tid av vannoppholdet hos T. cristatus og dessuten hos T. vulgaris hanner. Siden vandrer eller svømmer de akvatiske salamanderne mer omkring, ofte lengre distanser. I alle fall en del av de terrestriske dyra flytter seg aldri langt fra ynglelokalitetene (i dette tilfelle grøftesystemet), og på land er de ytterst stedbundne.

Det fenomen at akvatiske T. vulgaris ofte går på land for kortere perioder (se side 45) er også nevnt av Smith (1964). Flere hunner enn hanner har denne vanen, noe som kan ha sammenheng med at hunnenes lekedrakt i lang mindregrad enn hannenes er spesialadaptert til vannlivet.

En kan ikke ut fra disse undersøkelsene trekke den konklusjon at T. cristatus i sitt naturlige miljø er mer filopatrisk enn T. vulgaris. Vannkvaliteten i de ulike partiene av grøftesystemet ved Vasseljemoen er nokså forskjellig, og som en skal komme tilbake til (side 108) er T. cristatus betydelig mer knyttet til bestemte vanntyper enn T. vulgaris. Bestemte vanntyper kan således trolig sette en grense for artens vandringer.

Cummings (1912) fant at salamandere (T. cristatus og T. palmatus) om våren helst går ned bakke og om sommeren og høsten opp. På denne måten finner de forholdsvis lett fram til yngledammen og overvintringslokaliteten. I tillegg hadde dyra til en viss grad "homing ability." Selv om Simms (1969) fant terrestriske T. vulgaris spredt omkring opptil en halv engelsk mil fra yngledammen, har en ved Vasseljemoen, liksom Cummings (1912), bare observert terrestriske salamandere i de nærmeste meterne fra vannet. Observasjonene ved Vasseljemoen har dessuten vist at disse skjulestedene er fast tilholdssted for dyra. Overvintring skjer imidlertid helst på et tørt sted, ofte lengre fra dammen. Et eksemplar av T. cristatus på veg til yngleplassen ble således oppdaget i et fotspor i snøen i en bakke 100 meter fra tjernet (20. mai 1973, Arne Haug, Hommelvik pers. med.).

Den eneste overvintringsplass for salamandere som er oppdaget i Trøndelagsområdet ligger likevel bare få meter fra vannkanten (Ola Løseth, Rindal, pers. med.). Under arbeid med å gjenoppbygge en demning ved Aun-tjørna, Rindal, på seinhøsten 1946, ble klynger på 12-20 salamandere funnet flere steder blant løse steiner mellom røslungtorven og gneisberget. En liknende iakttakelse ble gjort året etter på samme sted. I blant de små dyra var det flere påfallende store individer, og sannsynligvis dreide det seg her om både T. vulgaris og T. cristatus. Begge arter er også funnet i tjørna.

Cummings (1912) mener at individer som tilfeldig kommer på den andre sida av skråningen mot dammen går tapt for populasjonen på stedet. Dette underbygger han med eksperiment der han påviser svakheten i Triturus-artenes "homing ability". I Trøndelagsområdet har en funnet T. vulgaris i snøen om våren vandrende mot vann 150 m unna (19. april 1973,

Jostein Sandvik, Selbu, pers. med.). Da det nevnte vatn (Ustanstj.) har en god bestand Salmo trutta (ørret), og da en etter flere grundige undersøkelser aldri har funnet salamander i dette vatnet, er det sannsynlig at denne T. vulgaris kom bort fra populasjonen i et vatn 300-400 meter lengre øst og 110 meter lengre opp (Ølbergstj.) og således ble "mistet" fra dette området.

Det er også rimelig at noen salamandere i en populasjon er mindre stedbundet enn andre. Fraflytning fra området hindrer overpopulasjon av salamandere i og omkring dammen. Juvenile dyr kan dessuten antas å være mindre stedbundne enn de voksne dyra.

Dersom en ynglelokalitet blir ødelagt, vil visstnok størstedelen av de kjønnsmodne dyra søke etter en annen passende vannansamling. Woollacott (1963) mener således å påvise forflytning av en hel populasjon av T. vulgaris over en strekning på ca. en halv engelsk mil etter gjenfylling av en yngledam. Smith (1964) og Leutscher (1961) påpeker forøvrig også at T. vulgaris på et tidlig stadium innvandrer til et nylig utgravd basseng. T. montandoni, en nær slektning av T. vulgaris, ble av Geyer (1909) gjenfunnet i en dam 1,5 km fra den uttørkede hagedammen dyret rømte fra. Disse var de eneste dammene i området. Under slike omstendigheter må en rekne med at kanskje andre sanser tas i bruk i orienteringens tjeneste enn de som her er nevnt. Noen forfattere, blant dem Cochran (1961), mener salamanderne har en spesiell fuktighetssans, mens andre har gjettet på at f.eks. lukt av bestemte planter i vannet kan være avgjørende for orientering mot ynglelokaliteten (Noble 1954, Twitty 1959, 1966).

3. VEKST

3.1. Materiale og metodikk

3.1.1. Materialet

Eget materiale for vekstundersøkelsene i Trøndelag er samlet til ulike tider i sommerhalvåret, hovedsakelig i åra 1971-75. Det omfatter voksne dyr og larver av Triturus vulgaris og T. cristatus, samt noen få egg av T. vulgaris.

I tillegg kommer eget materiale fra Østlandet/Sørlandet, samt det som er lånt fra andre personer og institusjoner, og det samlede antall salamandere for denne vekstundersøkelsen kommer på 2030 dyr (tabell 3). Eget materiale er deponert på DKNVS, Museet.

Tabell 3. Materialet for vekstundersøkelsene på T. vulgaris og T. cristatus

Landsdel Samling	T. vulgaris antall		T. cristatus antall	
	Trøndelags- området + Jämtland	Østlandet Sørlandet	Trøndelags- området	Østlandet Sørlandet
Eget materiale	1429	30	274	25
DKNVS, Museet	21	-	15	-
Zool. Mus. Oslo	1	124	3	88
Tromsø Mus.	1			
J. Økland	-	18		
T. Halse	1			

3.1.2. Konservering og lengdemåling

Både hos larver og metamorfoserte salamandere er totallengde og kroppslengde målt med skyvelær. I størrelsesfrekvensdiagrammene (fig. 22, 30-33) er verdier rundet av nedad til hele millimeter.

Ved definisjonen av kroppslengde har jeg fulgt forfattere som f.eks. Conant (1958), dvs. brukt avstanden fra snute til bakre kant av kloakken. Dette er også blitt fulgt av Dreyer Olsen (1974) og, i følge ham, også av Kauri (1959). (Ellers har f.eks. kanadieren Cook (1967) brukt midtre del av kloakken og russerne Terent'ev & Chernov (1965)

fremre del av kloakken som skille mellom kropp og hale.)

Cook (1967) presiserer viktigheten av å bruke nylig avlivete dyr til målingene om verdiene skal bli korrekte. Da dette har vist seg vanskelig å få til i praksis, er salamanderne avlivet og fiksert på 4% formalin og deretter målt, før de er blitt konserververt i 70% etanol. Formalin har liten krympe-effekt på dyra, mens en ved overføring av formalinfikserte T. vulgaris til etanol fant en gjennomsnittlig lengde-reduksjon på 1,8% på 30 voksne dyr (15 hanner og 15 hunner) og på 30 larver hele 5,4% krympning.

For å beskrive vekst hos salamanderne har jeg brukt kroppslengde og ikke totallengde, dette fordi halen i mange tilfelle kan være skadd, ofte delvis avkuttet. Dessuten har særlig hannene i akvatisk drakt huddannelser bak på halen som kan legge noen millimeter på lengden. Kroppslengden forandres ikke (eller lite) fra den akvatiske til den terrestriske fase.

3.1.3. Aldersbestemmelse

Aldersbestemmelse av salamanderne har delvis vært basert på størrelsesfrekvensdiagram, en vanlig metode for yngre dyr (se f.eks. Organ 1961, Cook 1967, Dreyer Olsen 1974).

De juvenile dyras vekst innen én lokalitet er bestemt uavhengig av materialet fra andre lokaliteter, da veksten kan variere fra sted til sted, avhengig av klimaet og biotopen.

For å tilkjenne larver og juvenile dyr i sin første sommer har en brukt symbolet 0+, juvenile dyr klekt året i forvegen og altså ettårige (i sitt andre leveår) 1+, toårige dyr (i sitt tredje leveår) 2+ osv.

Larver og nylig metamorfoserte dyr (0+) er greie å aldersbestemme. Ingen larver er funnet å overvintre i vann i Trøndelagsområdet. Ettårs juvenile salamandere (1+) har langt utover sommeren reduserte gjeller som svarte knuter i nakkeregionen. To års juvenile salamandere (2+) kan være noe vanskelig å skille fra treårige (3+) dersom de sistnevnte ikke er blitt kjønnsmodne. **Størrelsen av dyra er her blitt brukt til å skille aldersgruppene fra hverandre.**

Liksom i arbeidene til Spight (1967), Anderson & Worthington (1971) og Bruce (1972) på amerikanske salamandere er kjønnsmodne dyr her blitt skilt fra juvenile, ikke bare på grunnlag av de sekundære

kjønnskarakterene, men også på utviklinga av de indre kjønnsorganer: Kjønnsmodne hunner har alltid pigmenterte egg i ovariene, og kjønnsmodne hanner av T. vulgaris har alltid svarte foldete Wolffske ganger. Hos kjønnsmodne hanner av T. cristatus er gangene hvite som på juvenile dyr, så om sekundære kjønnskarakterer er dårlig utviklet, er størrelsen brukt til å skille mellom de kritiske årsklasser. De eldre dyra lar seg ikke aldersbestemme ved hjelp av de omtalte metoder, dertil er veksthastigheten altfor ulik hos de enkelte individer. Hannene kan likevel inndeles i aldersgrupper ut fra en objektiv metode først beskrevet av Humphrey (1922). Metoden bygger på forskjeller i antall lober (eng.: lobe) som oppstår på testes. Denne "multiple testes metode", er brukt av bl.a. Organ (1961), Spight (1967) og dessuten testet statistisk av Collins (1964) på amerikanske salamandere. Sever (1974) gir i tillegg en god innføring i teorier og litteratur på dette området.

Champy (1913) er den første til å påpeke at multiple testes fins hos de europieske Triturus-artene. Under sine undersøkelser av populasjonsstrukturen hos T. vulgaris bruker Dreyer Olsen (1974) multiple testes til å aldersbestemme dyra (hannene).

En skal her kort forklare teorien bak aldersbestemmelse på grunnlag av de multiple testes metode (Fig. 17).

- 1) Ikke hele kjønnscellestrengen (den potensielle testikkel) modnes på én gang. Første år som kjønnsmodent individ er bare den bakre (caudale) delen utviklet og i funksjon: den første loben.
- 2) Neste år degenererer det tidligere funksjonelle avsnittet, og partiet umiddelbart foran dette utvikles.
- 3) Tredje året som forplantningsdyktig individ har det spermaproduserende partiet flyttet seg ytterligere framover, og siste års funksjonelle avsnitt er degenerert. Første årets produserende parti vil imidlertid regenerere igjen det tredje året, og en får således to lober (Fig. 18).
- 4) Den caudocephaliske spermatogenetiske bølge går lengre for hvert år, og slik modnes hele kjønnscellestrengen. Når fremre kant er nådd, dannes ikke ytterligere lober. Hos T. cristatus har en funnet opptil fire lober i de multiple testes. Dreyer Olsen (1974) fant likeledes fire lober hos et eksemplar av T. vulgaris fra Trøndelag.
- 5) Første og andre året som forplantningsdyktige har hannene således én lob, tredje og fjerde året som kjønnsmodne to lober, og dyr med tre og fire lober vil være henholdsvis i sitt femte eller sjette og sjuende eller åttende år etter kjønnsmodninga.

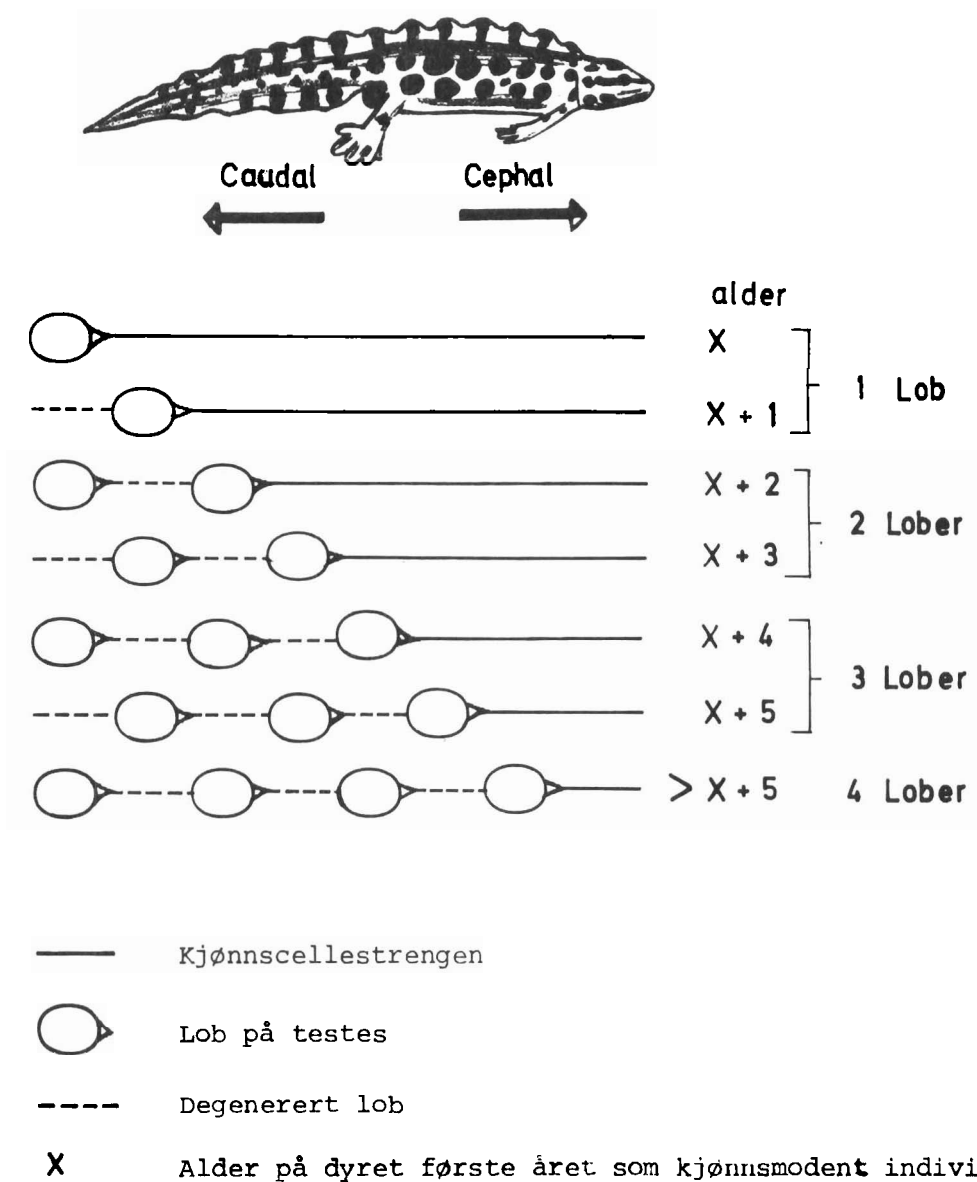
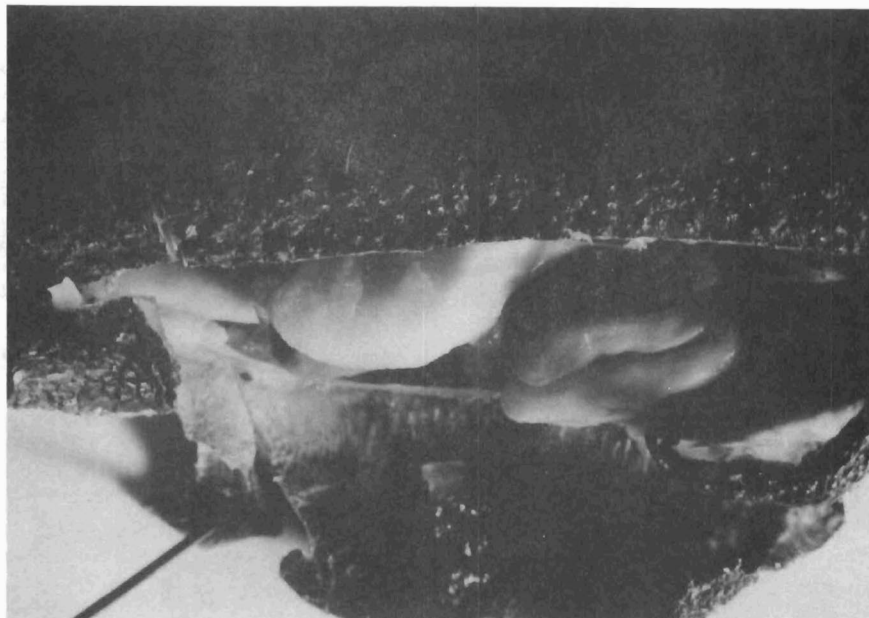


Fig. 17. Dannelsen av lober på testes. Annethvert år dannes en ny lob på testes. Se forklaring i teksten.

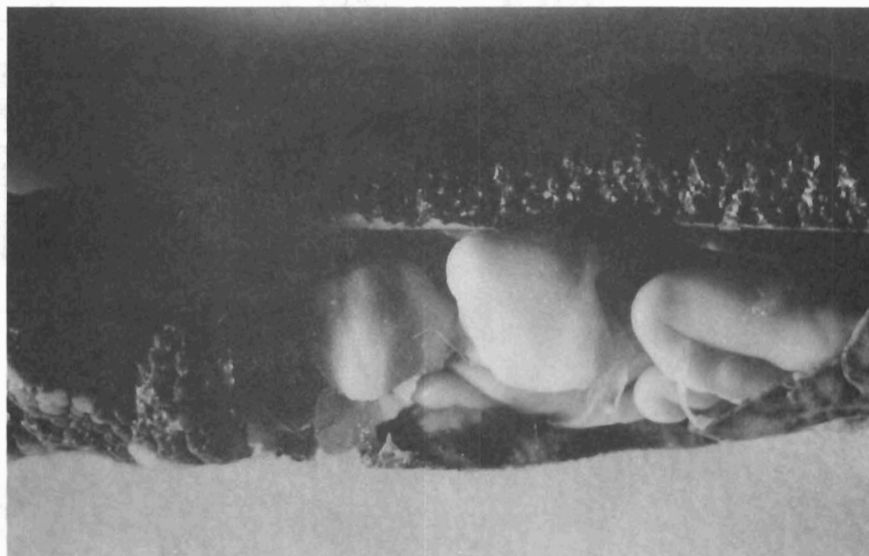
6) Dersom en vet hvor mange år det juvenile livet for arten er på de aktuelle lokalitetene, kan en lett aldersgruppere enhver hannsalamander, med feilmargin på ett år til hver side; dette med forbehold av de firelobete individene, som antakelig representerer full utvikling av kjønns-cellestrengen.

For hunner har en ennå ikke funnet fram til noen brukbar metode for aldersbestemming.

Ut fra Humphreys (1922) opplysninger om den spermatogenetiske bølge hos Desmognathus antar Dreyer Olsen (1974) at det går tre år mellom



a.



b.

Fig. 18. Testes på T. cristatus. a. En lob, b. To lober.
Foto: P.E. Fredriksen.

dannelsen av nye lober. Dette tilsier imidlertid partier med tre ulike utviklingstrinn på kjønnsellestrengen, hvilket ikke er funnet verken hos T. vulgaris eller T. cristatus. To år er nødvendig og tilstrekkelig for dannelsen av multiple testikler, og denne tidsperioden angis også av andre forfattere (Organ 1961, Spight 1967, se også Sever 1974). Allerede under leken i mai-juni ser en anlegg til de nye lobene på testes. En kan derfor skille mellom aldersklassene helt fra gytetiden og ut sesongen (Fig. 19, 20, 21).

Så vidt jeg vet er det første gang at aldersbestemmelse ut fra multiple testes er gjort på T. cristatus og at de ulike utviklingsstadier er presentert ved hjelp av fotos.

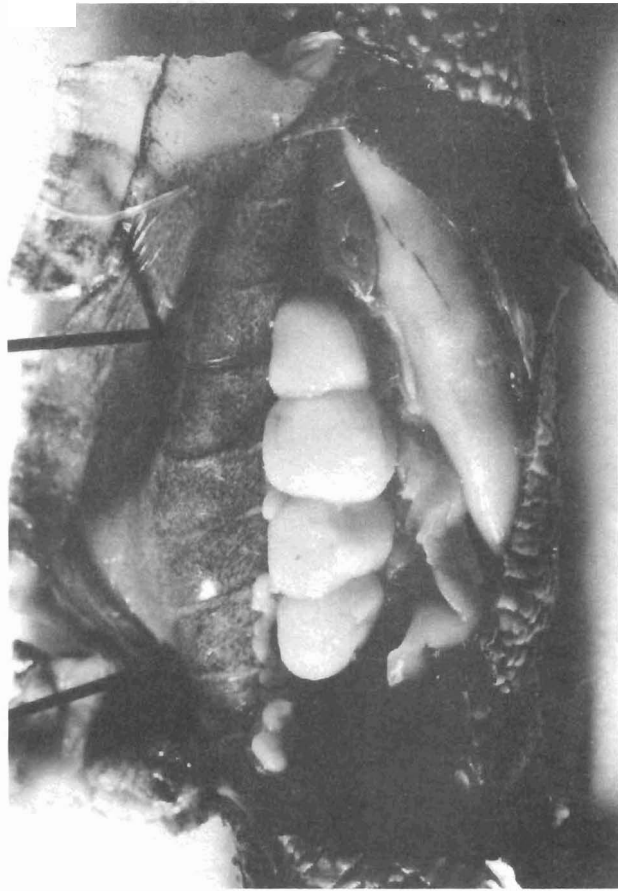
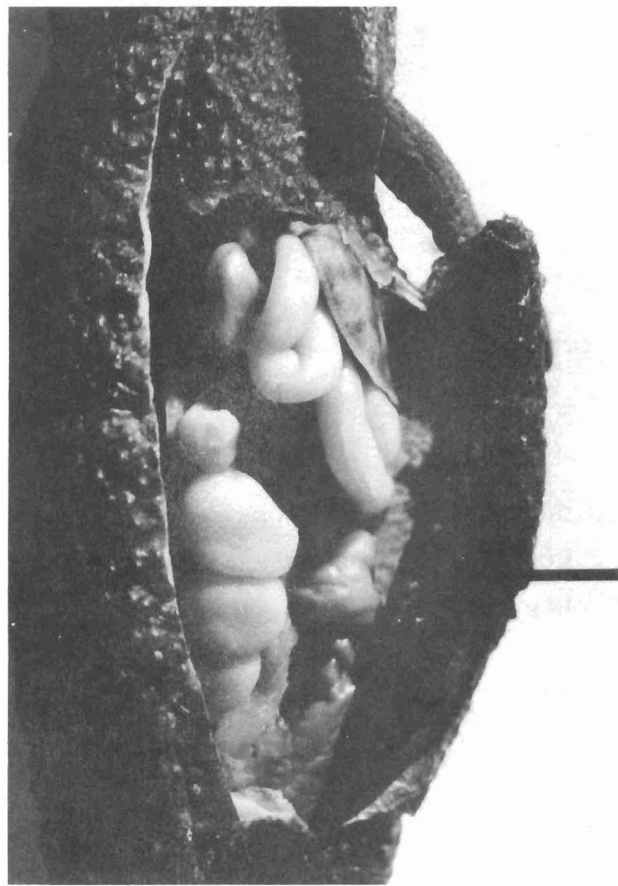
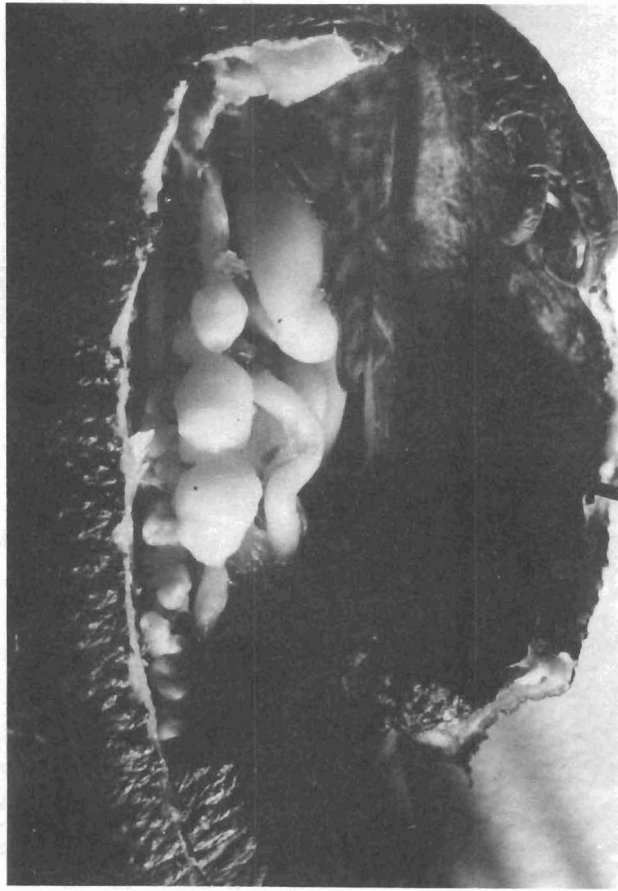
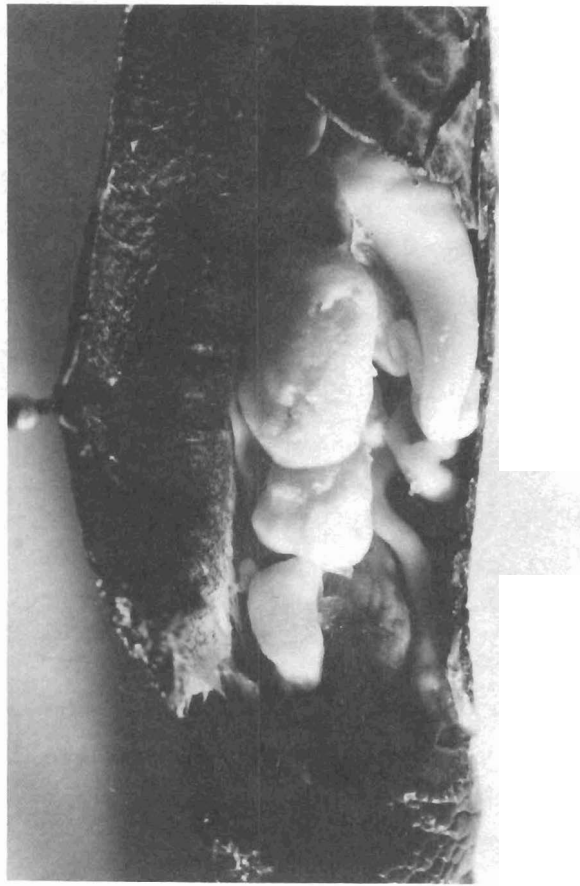


Fig. 19. Testes hos T. cristatus til ulike ider av
Foto: P.E. Fredriksen.

en fra tre til fire (se fig. 20)

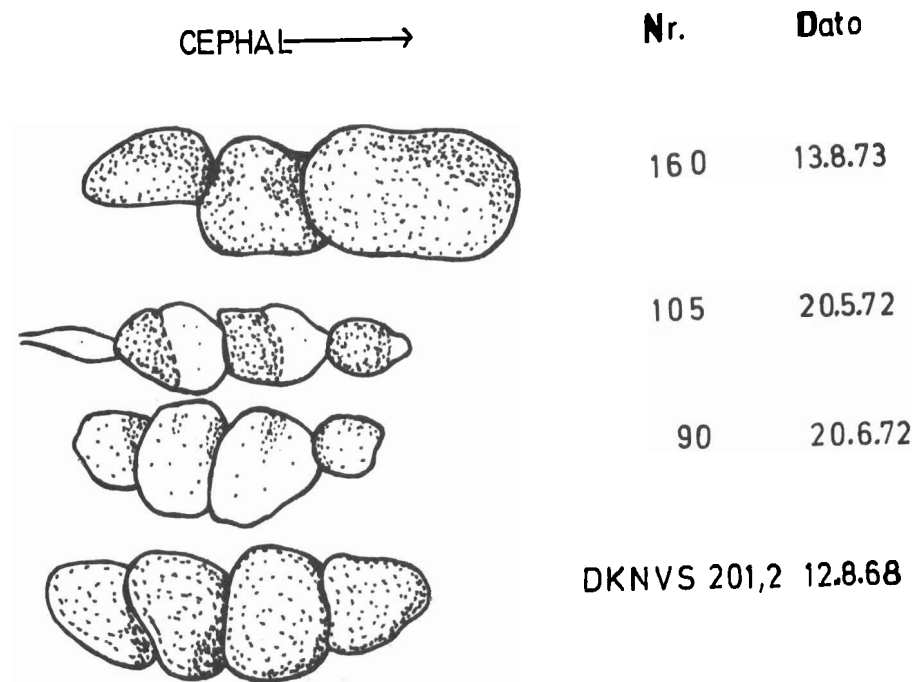


Fig. 20. Samme som fig. 19. Sterkt pigmenterte deler av testes er modne eller degenererende partier, svakt pigmenterte deler er nydannelse eller regenerering.

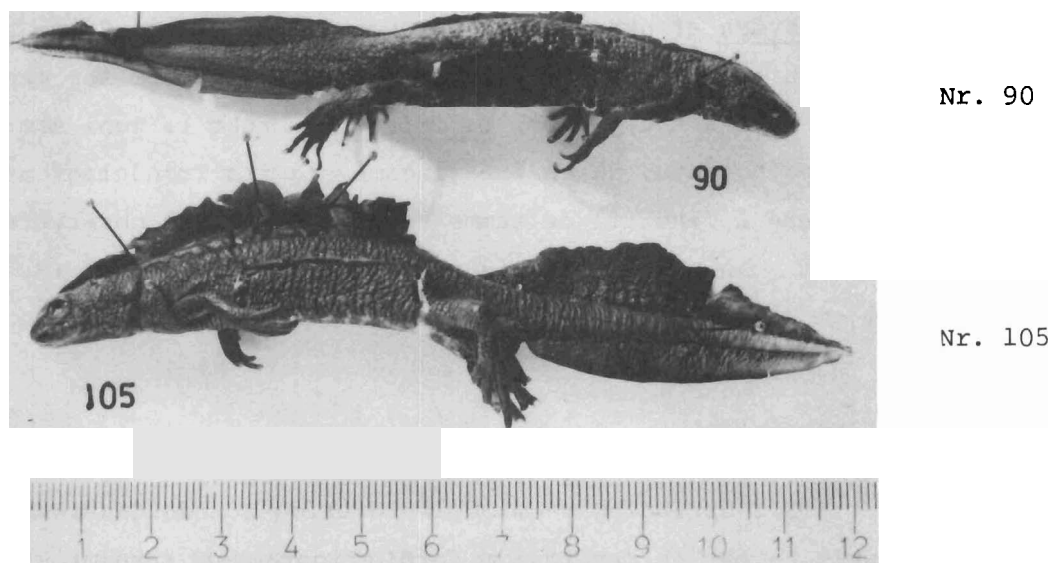


Fig. 21. *T. cristatus* nr. 90 og 105, fanget henholdsvis 20. juni og 20. mai. Merk forskjeller i sekundære kjønnskarakterer (kamhøyde og kloakkparti). Tilhørende testes i fig. 19 og 20. Foto: P.E. Fredriksen.

Fig. 22 viser størrelsesfrekvensdiagram over fangete kjønnsmodne Triturus vulgaris fra Vasseljemoen i 1971 og 1974. På grunn av uttørking av vannet på lekeplassen hindres en regelmessig fornyelse av denne populasjonen, og året 1973 viser en betydelig større prosent tolobete hanner enn året i forvegen (45% imot 13% tolobete hanner).

3.1.4. Eggleggingsdato

Den gjennomsnittlige eggleggingsdatoen er brukt som grunnlag for berekning av vekst av larver. Denne datoen er bedre egnet enn klekkingsdatoen, da larvene av T. vulgaris og T. cristatus ved klekking allerede har fått kroppslengde på 4,8 og 6,5 mm.

De første egg av T. vulgaris er funnet i begynnelsen av mai (4. mai 1972, Fiskvik), men egglegginga pågår langt utover sommeren. Egg med embryo er funnet så seint som i midten av juli (15. juli 1975, Vefsn). Middelverdien for observerte egg ligger i begynnelsen av juni, og de fleste egg hadde på det tidspunkt allerede fullført noe av sin utvikling. En har derfor satt gjennomsnittlig eggleggingsdato til 1. juni.

For Østlandet/Sørlandet har jeg bygd på Colletts (1918) opplysninger om tidspunkt for salamandernes lek, og antatt at egglegginga her ligger i høyden ei uke før tilsvarende i Trøndelag. Samme utgangspunkt for veksten er derfor benyttet for dette området som for Trøndelag.

Likeså har jeg for T. cristatus brukt 1. juni som gjennomsnittlig eggleggingsdato, da en erfaringsmessig fra Trøndelagsområdet finner de to artene å leke til de samme tider. De første observerte egg er imidlertid funnet så tidlig som i begynnelsen av mai (8. mai 1974, Vasseljemoen).

3.1.5. Matematikk

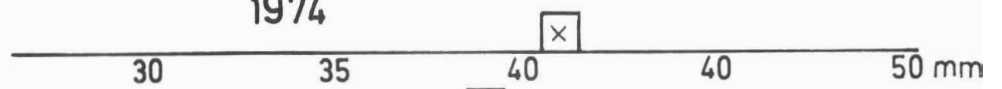
Til utrekning av middelverdier og standardavvik samt ved Student's t-test er benyttet en ferdig programmert reknemaskin, Sony Sobax ICC 2700 micro computer) ved Zoologisk Institutt, NLHT.

For standardavvik er brukt $SD = \sqrt{\frac{\sum (Y_i - \bar{Y})^2}{N - 1}}$ der $\bar{Y}$ er den

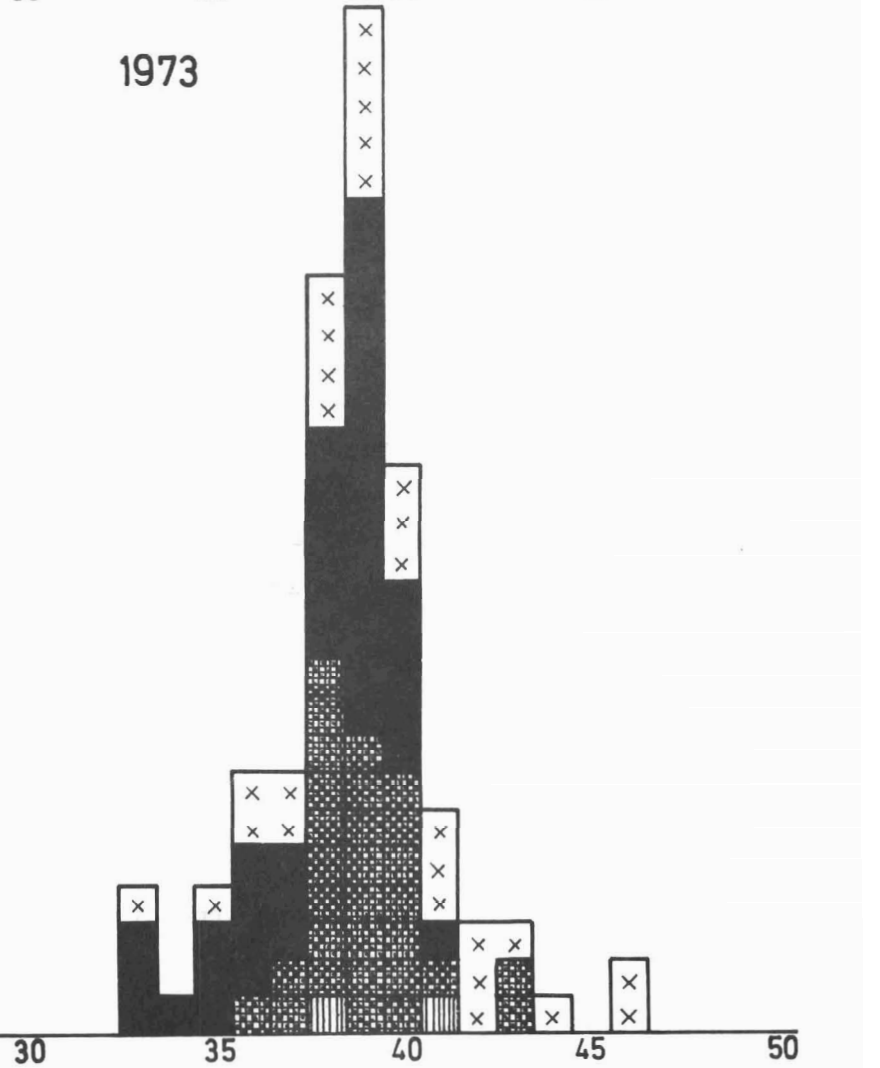
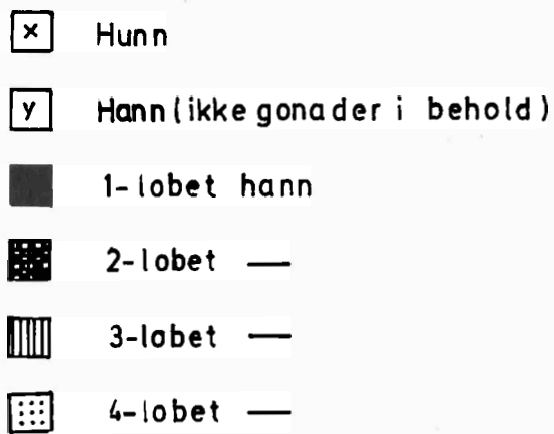
aritmetiske middelverdi av observasjonene $Y_1, Y_2, Y_3 \dots, Y_i \dots Y_n$, og N er antall observasjoner (Snedecor & Cochran 1972).

VASSELJEMOEN

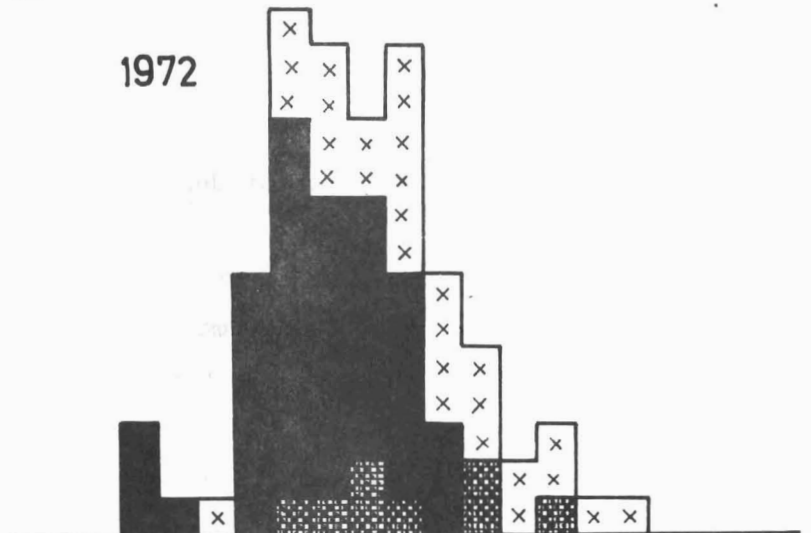
1974



1973



1972



1971



Fig. 22. Størrelsesfrekvensdiagram for kroppslengder hos *T. vulgaris* fra Vasseljemoen, Jonsvatnet (Trondheim). 1973 viser 45% to-lobete hanner i mot 13% i 1972. Symbolene danner grunnlaget for fig. 30-33.

For å beskrive veksten hos salamanderlarvene er benyttet Bertalanffys vekstfunksjon (Bertalanffy 1938). Funksjonen er gitt ved:

$$\underline{l_t} = L_{\infty} (1 - e^{-\alpha [t - t_0]})$$

, der $\underline{l_t}$ er lengden ved alderen $\underline{t}$, $\underline{L_{\infty}}$ er

middellengden når alderen går mot uendelig, e er grunntallet i det naturlige logaritmesystem, α er veksthastighetskonstanten som viser hvor raskt larvene vokser mot L_{∞} . $\underline{t_0}$ viser det tidspunkt (hypotetisk) da larvene ville ha lengden null, dersom de alltid hadde vokst slik funksjonen beskriver veksten.

Minste kvadraters metode er brukt for å bestemme vekstens forløp. En har da satt $t_0 = 0$, dvs. en har antatt at dyra har en lengde på 0 mm ved egglegginga. Ved denne forenklinga kan vekstfunksjonen skrives:

$$\underline{El_i} = L_{\infty} (1 - e^{-\alpha t_i})$$

der $\underline{l_i}$ er målt lengde for larve nr. i , $\underline{t_i}$ er

alder for larve nr. i , $\underline{El_i}$ er forventet lengde av larvene med alder $\underline{t_i}$.

Reknearbeidet er utført ved hjelp av datamaskin på NTH i et program utarbeidet av dr. Steinar Engen, og som cand.mag. Ragnar Berg har tilpasset de observerte verdiene av larvenes alder og lengde. (Som enhet for tid er brukt 20 dager.)

Når en som her setter $t_0 = 0$, tvinger en vekstkurven til å gå gjennom origo. Dette kan komme i konflikt med kurvens tilpasning til de øvrige punktene. Kurven, som ellers retter seg mest etter de områder som har flest observasjoner, kan derfor bli teoretisk litt for bratt i begynnelsen. En må i alle fall ta i betraktning at vekstfunksjonen ikke eksakt viser veksten, men at den beskriver den som teoretisk vekstfunksjon (Denstadli 1972).

I beskrivelsen av veksten hos T. vulgaris-larver i Trøndelagsområdet er to larver fra 25. mai 1974 (ved Stjørdal havn) holdt utafor berekningene på grunn av tekniske vansker med kurvens utgangspunkt i 1. juni. Noen stor innvirkning på kurveforløpet, bortsett fra i begynnelsen, skulle dette ikke medføre.

3.2. Resultat

3.2.1. Larvenes vekstfunksjoner

For salamanderlarvene har en fått følgende teoretiske vekstfunksjoner (Trøndelagsområdet inkluderer noen få larver fra Jämtland, og Østlandet noen larver fra Sørlandet):

T. vulgaris

- i Trøndelagsområdet: $l_t = 22,2(1 - e^{-0,33 t})$ (20 dager er brukt som enhet for tid)
- på Østlandet: $l_t = 21,5(1 - e^{-0,33 t})$ " " "

T. cristatus

- i Trøndelagsområdet: $l_t = 37,2(1 - e^{-0,34 t})$ " " "
- på Østlandet: $l_t = 40,9(1 - e^{-0,33 t})$ " " "

I fig. 23 og fig. 27 er funksjonene framstilt grafisk, og gjennomsnittslengder med range (maksimum-minimum) er tegnet inn. Antall dyr, middelerverdier og standardavvik for hvert døgns fangst er gitt i bilag 14, størrelsen av hvert individ i bilag 8-13. Bilag 15 gir kurvenes punkter med 10 dagers mellomrom. For samtlige diagram gjelder det at kurven stiger relativt raskt i de to-tre første månedene og siden mindre. Forskjellen i vekst hos salamanderpopulasjonene i Trøndelagsområdet og sør for Dovre vises av figurene, men også av uttrykket for verdiene av L_{∞} .

3.2.2. T. vulgaris-larvenes vekst

T. vulgaris-larvenes vekst i Trøndelagsområdet (fig. 23) er kraftig i juni og juli mens en fra august av finner en retardasjon og en tilsynelatende utjevning i veksten. Fig. 24 viser to larver av T. vulgaris og en larve av T. cristatus fra Vasseljemoen. Variasjonen innen én lokalitet og fra sted til sted er særlig i første halvdel av sesongen stor. At kurven utjevnes mot slutten skyldes ikke at larvenes vekst stanser, men at metamorfoserte dyr forsvinner fra vannet, og fangsten er preget av ikke-metamorfoserte individer. Første metamorfoserte 0+-dyr er funnet i annen halvdel av juli (25. juli 1973, Stjørdal havn), ellers i Trøndelagsområdet først i annen halvdel av august. I Jämtland kan dette skje i begynnelsen av august (3. august 1973, Kustjärnen). Kroppens lengde på nylig metamorfoserte dyr varierer gjerne

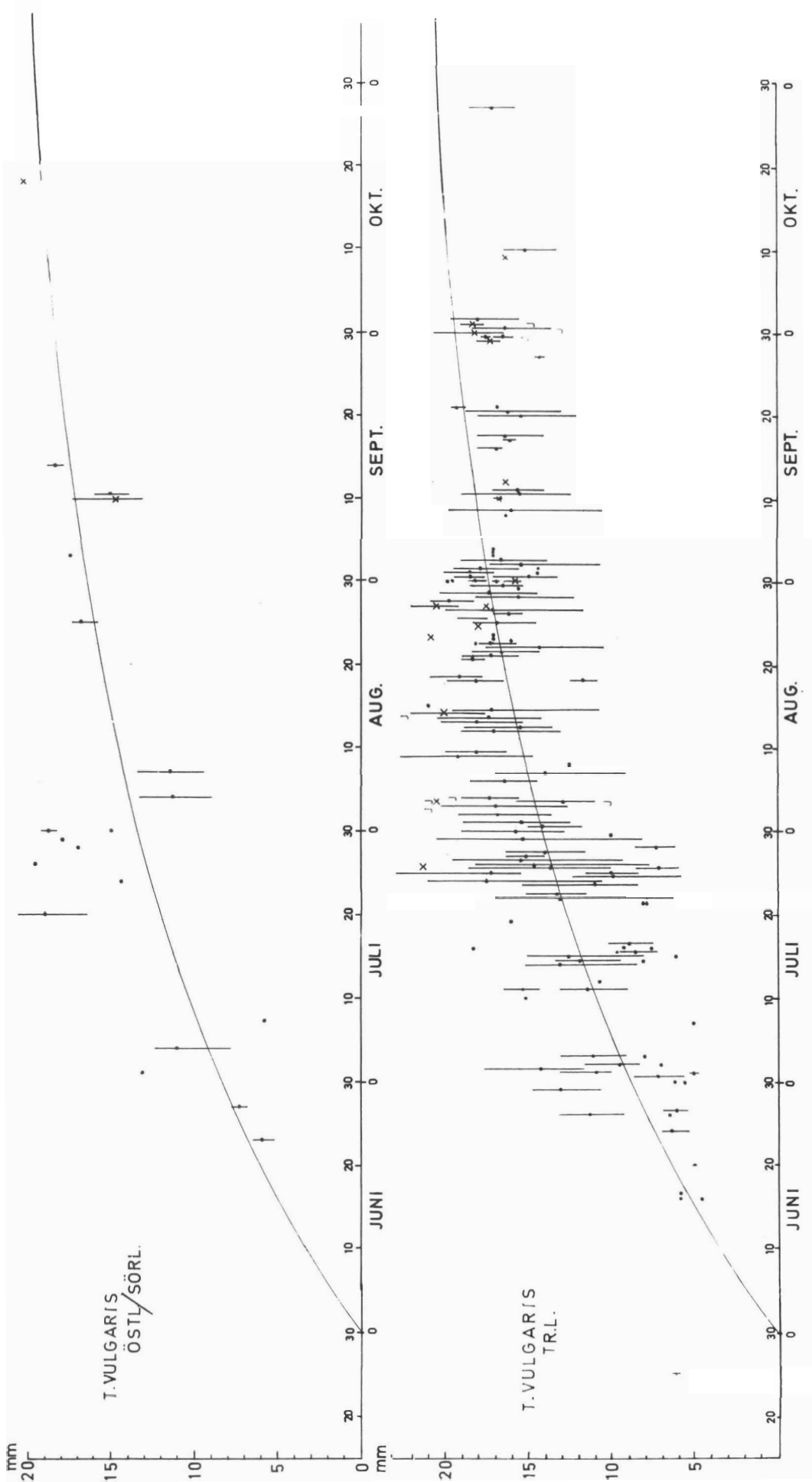


Fig. 23. Kroppslengder av *T. vulgaris* det første året på Østlandet/Sørlandet og i Trøndelagsområdet (inkludert noen få funn fra Jämtland). Inntegnet vekstkurve bereknet etter en forenklet Bertalanffys vekstfunksjon. Prikkene og kryssene viser middelveier for henholdsvis larver og metamorfoserte dyr, vertikale strek viser range. J betegner dyr fra Jämtland.



Fig. 24. Larver av T. vulgaris og T. cristatus (nr. 147, venstre) fra Vasseljemoen 22. juli (1973).

mellom 17 og 22 mm, men mot september og oktober forvandles de ved kroppslengder helt ned i under 15,5 mm. Totallengdene for de første metamorfoserte salamandere i Trøndelag og i Jämtland ligger på mellom 39 og 41,5 mm; siden varierer tallene med de minste verdiene ned i 24,8 mm for terrestriske, juvenile dyr det første året.

T. vulgaris-larvene fra Østlandet/Sørlandet viser omtrent det samme utviklingsforløpet som i Trøndelagsområdet. En larve fra Rendalen (7. juli 1974) og larvene fra Minnesund (4. august 197, 7. august 1972) har kommet forholdsvis kort i utviklinga sammenliknet med de resterende larvene. Metamorfoserte dyr fra september og oktober (10. september 1967, Oslo, og 18. oktober 1965, Hvaler) varierer mellom 13,2 og 20,5 mm, men larver av samme størrelse (opp i 20,9, Jæren) er funnet så tidlig som i siste halvdel av juli (20. juli 1971). (Men se kommentar side 133).

Materialet fra Østlandet/Sørlandet er for det meste konserveret i etanol, og er nokså lite. Dessuten inngår 11 formalinkonserverte larver fra Sørlandet tidlig i juli, og disse er med å trekke kurven opp. Kurven fra Trøndelagsområdet på sin side er som nevnt i for sterk grad avbøyd mot slutten. Ut fra materialet og de her anførte kommentarer, ser en at larveutviklinga går like raskt eller raskere i Trøndelagsområdet enn på Østlandet, da også tatt i betraktning larvenes skrumpning ved etanolfiksering/konservering.

I Fig. 28 viser veksten av T. vulgaris-larver på seks lokaliteter i Trøndelagsområdet (se også bilag 16). Stjørdal havn og Holms-Evje i Stjørdal sett sammen viser tidlig utviklete larver, og her opptrer også de første metamorfoserte dyra. Disse vannansamlingene ligger i liten høyde over havet, er grunne og delvis omgitt av dyrka mark. I Sætertjørna starter utviklinga på et seinere tidspunkt, men viser så en rask vekst, mens veksten i den dypere Lomtjørna går langsommere. Veksten i Oppdal og Vefsn foregår tilstrekkelig raskt til at larvene allerede i begynnelsen av august her oppnår samme størrelse som i sentrale og lavtliggende deler av Trøndelagsområdet. De første metamorfoserte individene er da også ved Oppdal funnet i slutten av august. Observasjoner av salamander i klasse 0+ fra Mosjøen foreligger ikke i denne tidsperioden.

3.2.3. Veksten av juvenile T. vulgaris

Størrelsesfrekvensdiagram for juvenile T. vulgaris er gitt i fig. 25 (se ellers bilag 8-10).

De juvenile (1+) dyra er ofte noe mindre i begynnelsen av året enn larvene høsten i forvegen, noe som sannsynligvis skyldes metamorfosen, men trolig også en viss tæring på oppbygd vev utover seinhøsten og vinteren.

I sin andre sommer (1+) vokser T. vulgaris i Trøndelagsområdet opp i lengder (kropp) på 24-28 mm eller noe over dette. Det største eksemplaret er tatt ved Stjørdal havn i slutten av juli (22. juli 1975) og målte 28,7 mm kroppslengde (52,9 mm total). På klimatisk ekstreme lokaliteter som Oppdal og Vefsn går denne veksten trolig ikke lengre enn omkring 23-24 mm.

Innen utgangen av det tredje året (2+) modnes i regelen gonadene, og dyra når en kroppslengde på over 33 mm. Men dette skjer bare i de gunstige strøk av Trøndelagsområdet, og dessuten i Jämtland. På klimatisk dårligere lokaliteter som Oppdal og Vefsn når 2+-individene neppe særlig mye over 30 mm kroppslengde, og hos de fleste modnes ennå ikke gonadene. Fig. 26 viser 2+ juvenilt dyr og voksen hann fra Jämtland.

Fjerde året (3+) leker de fleste hanner og hunner av T. vulgaris i sentrale deler av Trøndelag. Størrelsen av disse dyra er nokså forskjellig, men minst 33 mm. De minste kjønnsmodne individene av T. vulgaris

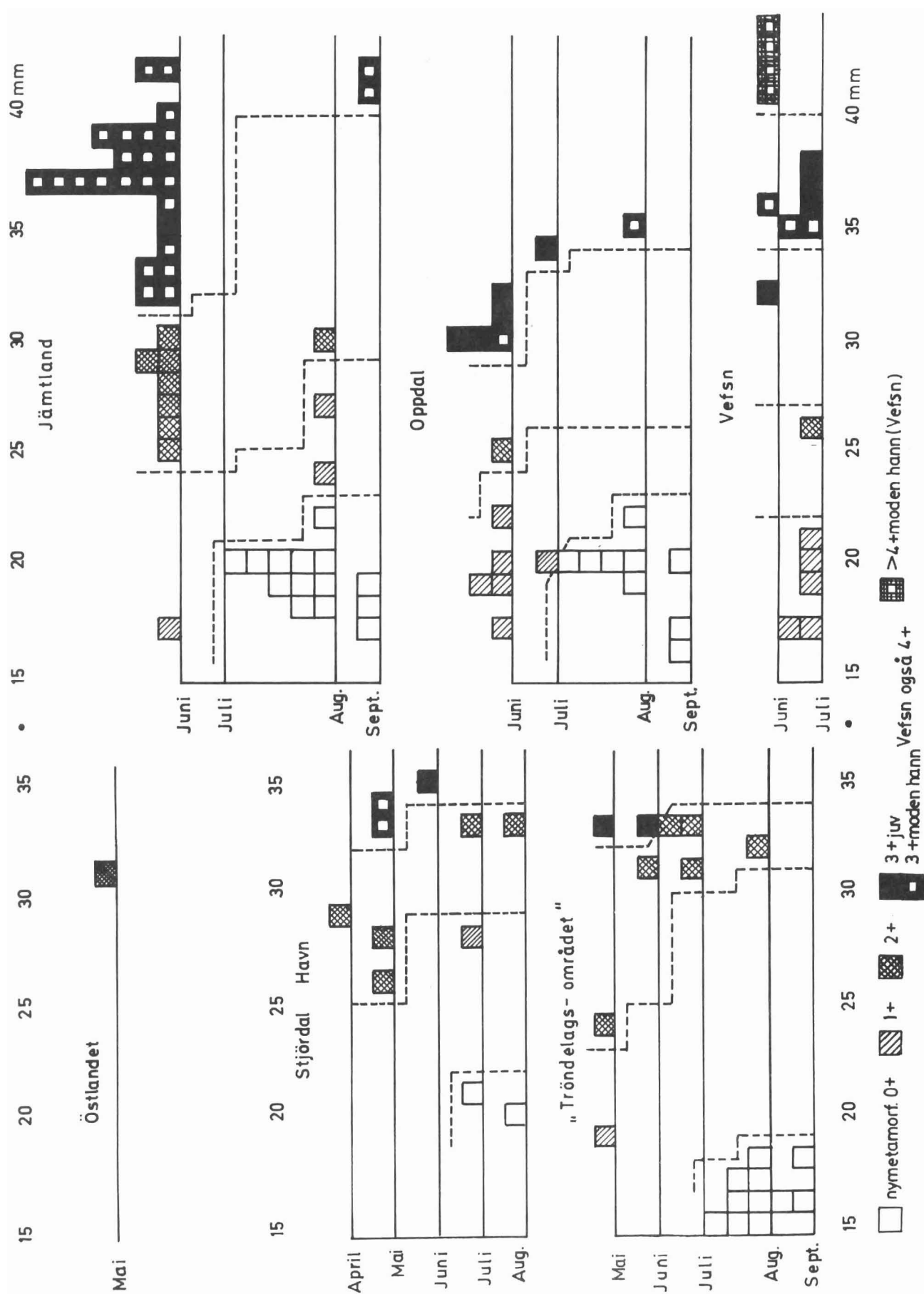


Fig. 25. Kroppslengder hos juvenile dyr og unge kjønnsmodne hanner av *T. vulgaris*. "Trøndelagsområdet" representerer alle funn innenfor landsdelen utenom de som er anført under Stjørdal havn, Oppdal eller Vefsn. Kjønnsmodne dyr er ikke tatt med her.



Fig. 26. *T. vulgaris*, juvenile 2+ (nr. 1090 til venstre) og voksen l-lobet hann (nr. 1089) fra Jämtland 3. august (1973).

utafor de sentrale strøk er tatt ved Oppdal og Agdenes og er på henholdsvis 30,1 og 31,4 mm kroppslengde (62,0 og 68,2 mm total). I Jämtland er minimumsstørrelsen på kjønnsmodne dyr noe mindre enn i sentrale Trøndelag. I begge områdene skjer kjønnsmodninga til samme tid.

Ved Oppdal i 560 meters høyde over havet ser de aller fleste individene ut til å behøve ytterligere et år på modningsprosessen, dvs. de blir kjønnsmodne som 4+-dyr. I Vefsn inntreffer kjønnsmodninga sannsynligvis aldri før på det femte året og i noen tilfelle tydeligvis først det sjette, som 5+. Et juvenilt dyr fra Østlandet (Åsnes i Østerdalen) er sannsynligvis et lite 3+-individ.

3.2.4. *T. cristatus*-larvenes vekst

Med 1. juni som utviklingens 0-punkt skjer larvenes vekst jevnt gjennom juni, juli og august, men det er stor variasjon innen én lokalitet og fra sted til sted gjennom hele sesongen, hvor langt utviklinga har kommet (Fig. 27). Første halvt metamorfoserte individ er tatt 22. august (1974, Ekne) og er på 41,4 mm kroppslengde (total 73,5 mm). Metamorfosen skjer imidlertid i regelen seinere, gjerne i september eller til og med oktober. Da en i Trøndelagsområdet ikke har funnet larver seinhøstes og aldri overvintrende larver om våren, må en gå ut fra at de aller fleste larvene rekker å forvandles før vinteren kommer. På mindre gunstige lokaliteter (Fosen), der veksten går langsomt, kan

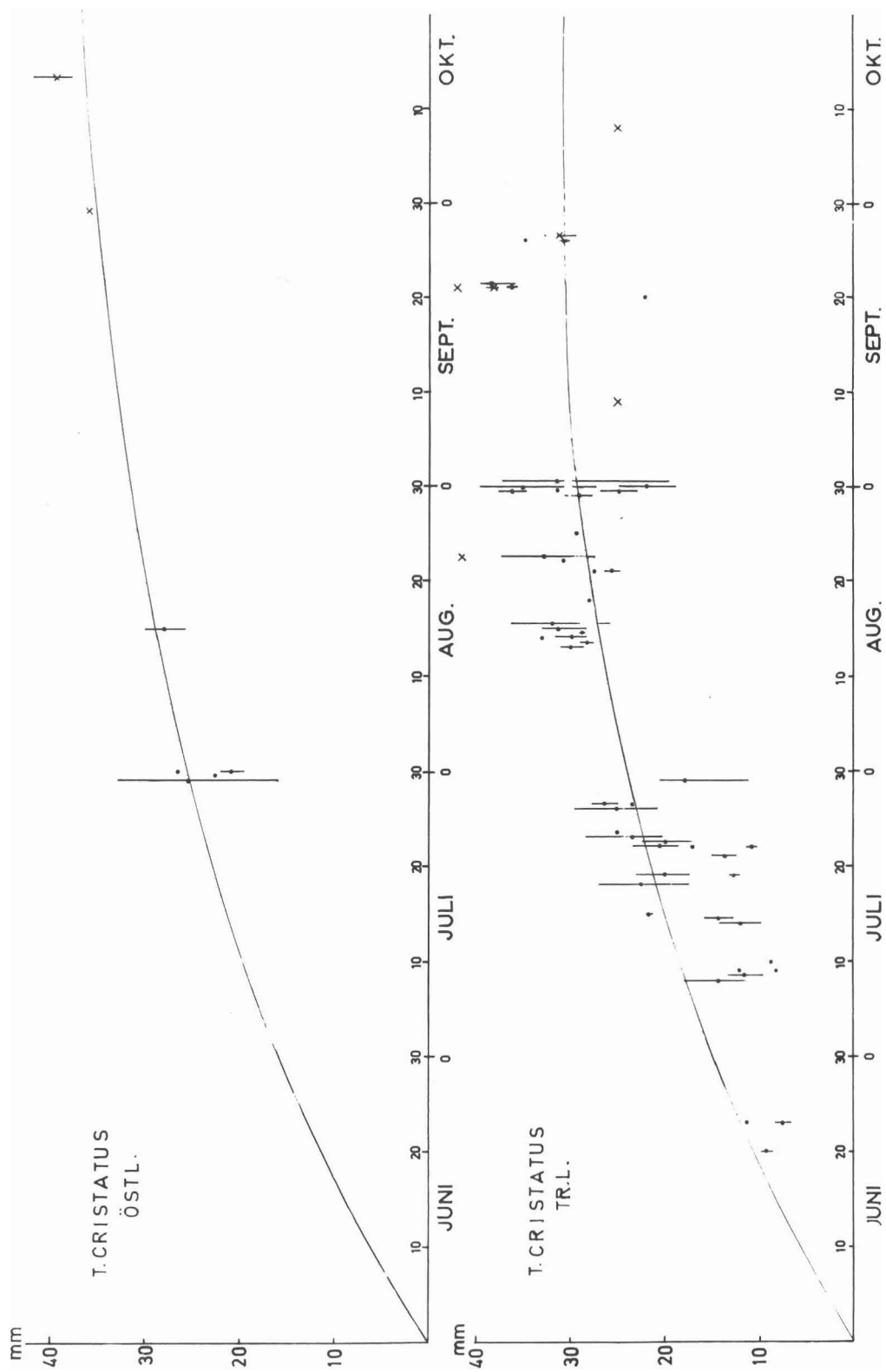


Fig. 27. Kroppslengder og vekstkurve for *T. cristatus* det første året, på Østlandet og i Trøndelagsområdet. Betegnelser som i fig. 23.

T.VULGARIS

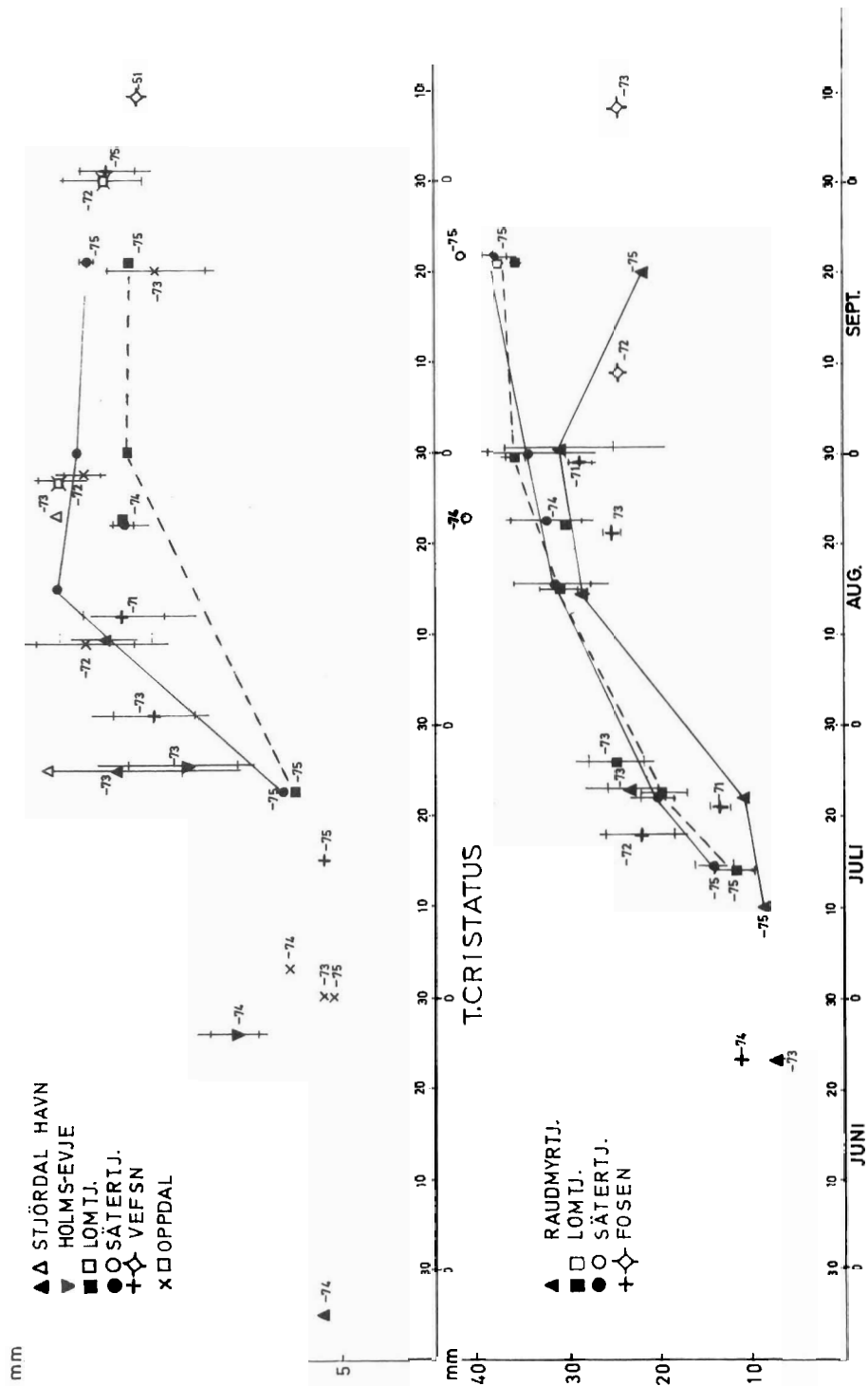


Fig. 28. Kroppslengder av T. vulgaris og T. cristatus gjennom vekstsesongen det første året ved enkelte lokaliteter i Trøndelagsområdet. Symbolene angir middel- lengder for larver eller metamorfoserte dyr (åpne symboler). Vertikale strek angir range, horisontale strek + standardavvik. Se bilag . Årstall er oppgitt for hver fangst.

metamorfosen godt inntre ved en kroppslengde på 25 mm, tilsvarende under 40 mm totallengde. Vanligvis er kroppslengdene mellom 30 og 40 mm.

Blant de få T. cristatus-larvene en har fra Østlandet inngår bl.a. ni formalinkonserverte larver fra slutten av juli. Larvene fra Østlandet er jevnt over større enn larver til samme tid i Trøndelag. Metamorfoserte dyr i slutten av september og oktober har kroppslengder på 36 og 42 mm, men disse lengdene er trolig også nådd på et tidligere tidspunkt.

Vekstkurven for T. cristatus-larvene fra Østlandet ligger på tross av etanol-skrumpningseffekten godt over kurven fra Trøndelagsområdet. Materialet er likevel så lite at usikkerheten på kurveforløpet blir stor.

Fig. 28 (se også bilag 17) viser størrelsen av T. cristatus-larver fra fire myrtjernslokaliteter i Trøndelag. Dyr fra Sætertjørna og Lomtjørna, Ekne (Levanger) har en forholdsvis jevn og sterk vekst fram til september (sammenlikn fig. 27). Raudmyrtjørna, Mostadmark (Malvik) ligger utviklinga hele tida etter. I forhold til de tre tjerna i det sentrale Trøndelagsområdet starter veksten ved lokaliteten på Fosen tidlig, men størrelsen av larvene når tilsynelatende aldri særlig høye verdier. Og selv om de kan oppnå over 30 mm kroppslengde, er metamorfoserte dyr på 25 mm funnet i to tilfelle.

Antall individer disse vekstkurvene bygger på er lite, fordi larvene har vært fåtallig på lokalitetene, men tendensen skulle likevel komme fram: Veksten skjer raskere i indre deler av landet, og selv om T. cristatus på Fosen får et forsprang i larveutviklinga om våren, skjer veksten her så langsomt at dyra for å kunne overvintre på land ofte må metamorfosere ved en mindre lengde enn det som er vanlig i indre deler av Trøndelag. (For temperaturforhold på Fosen se Ørland i tabell 8, side 87.)

3.2.5. Veksten av juvenile T. cristatus

Størrelsesfrekvensdiagram for juvenile T. cristatus er gitt i fig. 29 (se ellers bilag 11-13).

Den andre sommeren, som 1+-individ når dyra på gunstige steder maksimalt 45 mm kroppslengde (Ekne), men mange ligger langt etter, og minimumsverdien funnet i august for 1+-dyr er 34 mm, hvilket er under de maksimale verdiene for larver året i forvegen.

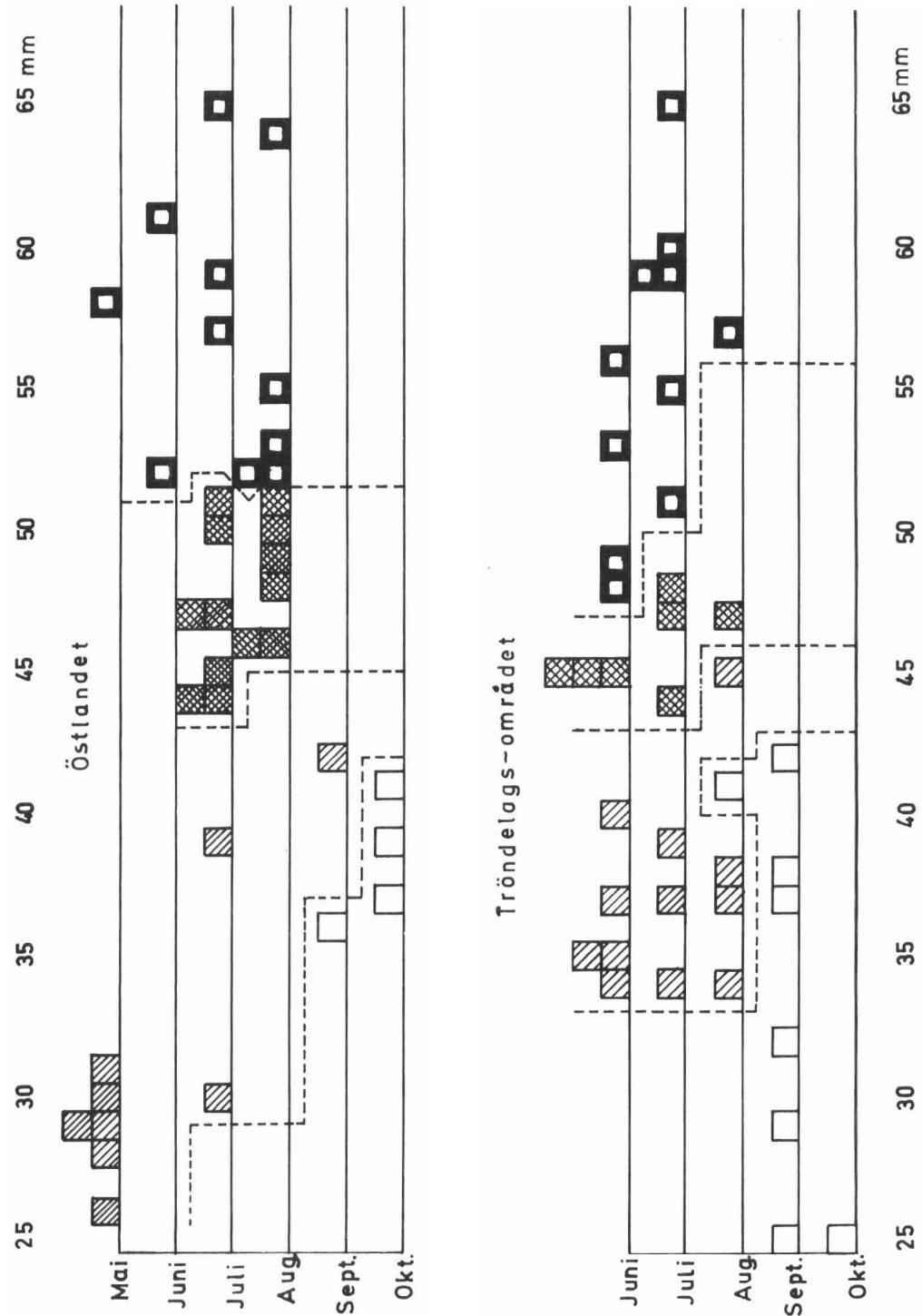


Fig. 29. Kroppslengder hos juvenile dyr og unge kjønnsmodne T. cristatus hanner
Symboler som i fig. 25.

Tredje sommeren (2+) nås lengder på mer enn 48 mm hos noen dyr. Denne høsten utvikles og modnes gonadene, og fjerde sommeren, som 3+-individer leker T. cristatus for første gang. Dette ser ut til å gjelde alle de undersøkte dyra.

Selv om larvenes vekstkurve for Østlandet lå over vekstkurven for Trøndelagsområdet (fig. 27) er de største larvene og de juvenile ettårige dyr (1+) fra Trøndelagsområdet gjennomgående like lange som de fra Østlandet (Fig. 29). (I Østlandsmaterialet inngår i mai en del akvatiske ikke-metamorfoserte 1+-individer.) Først det trede året (3+), og spesielt det fjerde (4+), viser dyra fra Østlandsområdet en større minimums- og gjennomsnittslengde enn de fra nordenfjelske lokaliteter. I Trøndelagsområdet finner en i juni hos de minste kjønnsmodne hannene en kroppslengde på 48-49 mm, hvilket tilsvarer 85-90 mm totallengde. På Østlandet er de minste hannene på 52 mm kroppslengde.

3.2.6. Voksne T. vulgaris

På fig. 30, 31, 32 er kjønnsmodne T. vulgaris fra Østlandet/Sørlandet og Trøndelagsområdet presentert ved hjelp av størrelsesfrekvensdiagram (for data se bilag 8-10). De sentrale lokalitene i Nord- og

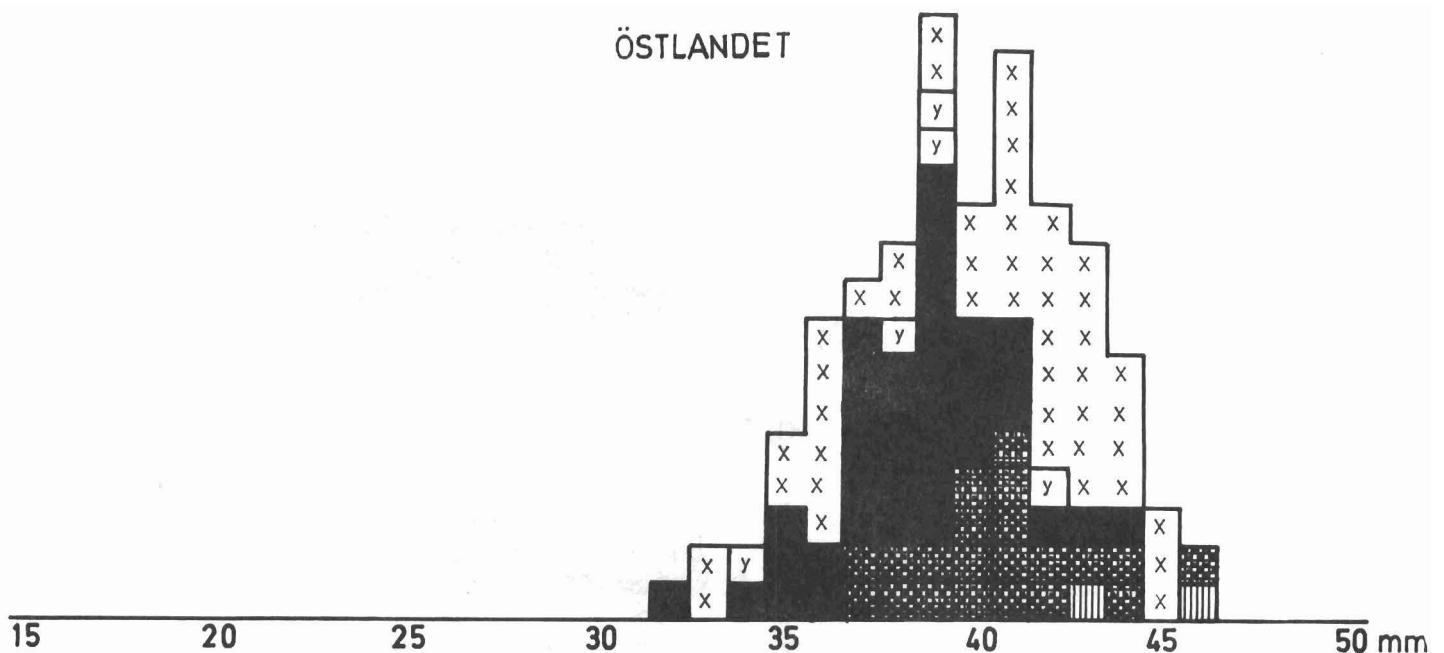


Fig. 30. Kroppslengder hos kjønnsmodne T. vulgaris fra Østlandet. Symboler som på fig. 22 (side 65).

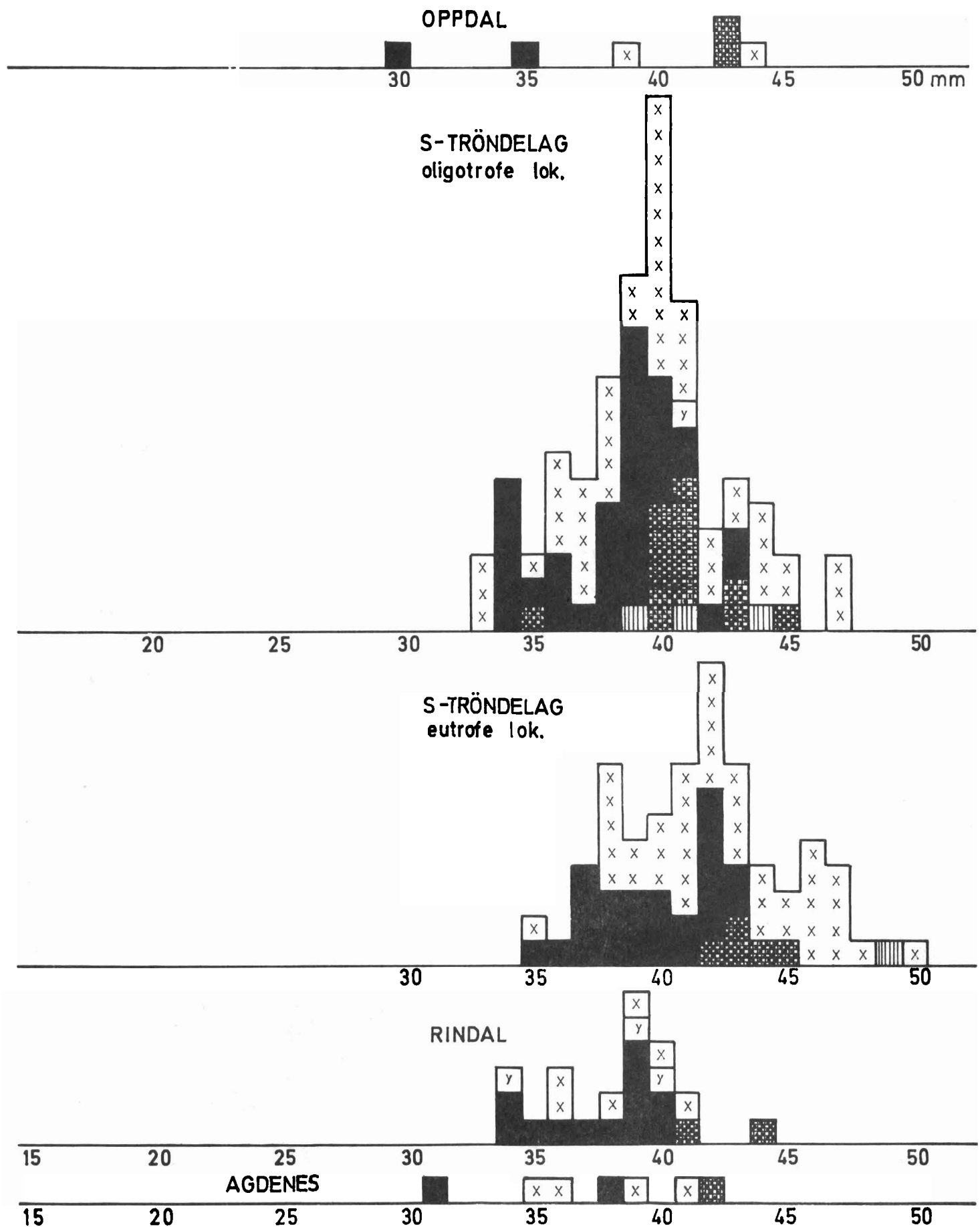


Fig. 31. Kroppslengder hos kjønnsmodne *T. vulgaris* fra Sør-Trøndelag og Nord-Møre (Rindal). Symboler som i fig. 22.

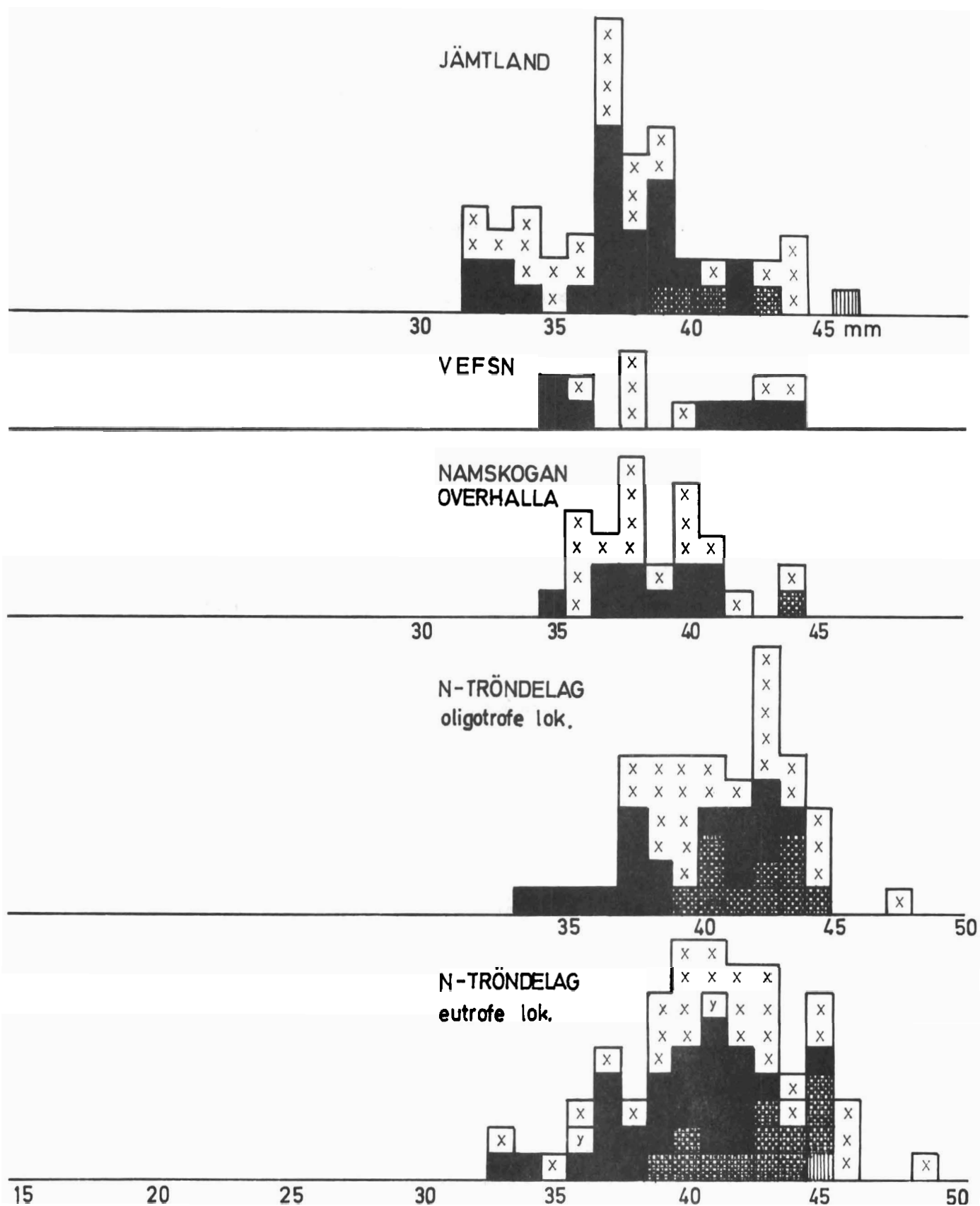


Fig. 32. Kroppslengder hos kjønnsmodne *T. vulgaris* i Jämtland, Nordland (Vefsn) og Nord-Trøndelag. Symboler som i fig. 22.

Sør-Trøndelag er delt i to typer: hva en har kalt eutrofe vannansamlinger og oligotrofe vannansamlinger. I førstnevnte kategori inngår gardsdammer og eutrofieringstjern. En har blant disse også tatt med ett individ funnet i en brønn på kulturmark. I den andre kategorien kommer myrtjern, myrdammer, vatn, skogsdammer, klippedammer og kulturpåvirkete dammer (definisjon se side 96). Samtlige voksne salamandere i den første kategorien er funnet i/ved vatn med ledningsevne over 160 microsiemens. Salamanderne fra den andre kategorien er alle funnet i/ved vatn med ledningsevne under denne verdien. Vefsn, Overhalla, Oppdal samt Rindal og Agdenes (slått sammen) er vist for seg. Likeså er lokaliteten på Vasseljemoen (se fig. 22) holdt utafør, fordi fornyelsen av populasjonen her ikke skjer årvisst, og eldre individer er derfor for tallrike i forhold til yngre dyr. Såvidt mange dyr som de funnet ved Vasseljemoen ville dessuten dominere helhetsbildet fra de oligotrofe lokalitetene helt og derfor kunne gi et skeivt bilde av den generelle vekst og aldersfordeling på slike steder.

En sammenlikning av *T. vulgaris* fra eutrofe lokaliteter med de fra oligotrofe lokaliteter i Trøndelag viser for alle aldersgrupper av hanner, og dessuten også for hunnene, at dyra har den største middelverdien for kroppslengde i de eutrofe områdene (tabell 4). Forskjellen blant hunnene er signifikant på 0,5% nivået (tabell 5), men da disse ikke lar seg aldersbestemme kan forskjellen skyldes ulikheter i alder på dyra innen de to gruppene. Størrelsesforskjellene på hanner fra eutrofe og oligotrofe lokaliteter innen hver lobekategori viser ikke tilfredsstillende signifikans.

De relativt små *T. vulgaris* fra Jämtlands eutrofe dammer og tjern og de større dyra fra Trøndelags eutrofe områder viser imidlertid signifikant lengdeforskjell på 0,1% nivå blant hannene i én-lobekategorien. Det samme er tilfelle for hunnene. I de andre lobekategoriene viser Trøndelagssalamanderne den største gjennomsnittslengde, men uten at en kan vise til tilfredsstillende signifikant forskjellige verdier. Også Trøndelags oligotrofe lokaliteter synes å ha gjennomsnittlig større dyr enn lokalitetene i Jämtland.

Om en sammenlikner *T. vulgaris* fra de eutrofe områdene i Trøndelag og *T. vulgaris* fra Østlandet/Sørlandet, som også for største delen stammer fra jordbruksområder, finner en at gjennomsnittslengdene for alle grupper av alder og kjønn er størst i Trøndelag (tabell 4). Student's t-test på umodifiserte lengder av dyr fra én-lobekategorien på 5% nivå,

Tabell 4. Kropplengde (mm) hos kjønnsmodne Triturus vulgaris, kalkulert for aldersgrupper og totalt antall. N = antall, KL = gjennomsnittlig kroppslengde, SD = standardavvik

Landsdel	1 lob			2 lober			3 lober			hunner			Total		
	N	KL	SD	N	KL	SD	N	KL	SD	N	KL	SD	N	KL	SD
Østlandet	38	38,3	2,43	21	40,7	2,33	2	44,0	2,10	46	40,4	3,30	112	39,7	3,04
(Modifisert) +1,8%		38,9			41,4			44,8			41,1			40,4	
Sentr. Tr.lag, eutrof	51	39,5	2,56	18	42,8	1,89	2	47,0	2,83	71	42,1	3,48	144	41,3	3,34
" , oligotrof	55	38,6	2,76	25	41,6	2,14	3	41,3	2,52	74	40,5	3,34	158	40,0	3,13
Jämtland	23	37,1	2,78	4	40,8	1,71	1	46	-	24	37,4	3,67	52	37,7	3,45

Tabell 5. Sammenlikning av Triturus vulgaris i ulike landsdeler og biotoper

Landsdel/biotop	1 lob			2 lober			3 lober			hunner			Total		
				t-test			p <								
Østlandet + 1,8% - sentr. Trøndelag, eutrof	(> 0,5)			0,05			0,5			0,2			0,05		
Sentr. Trøndelag eutrof - oligotrof	0,1			0,1			0,1			0,005			0,001		
Sentr. Trøndelag eutrofe - Jämtland	0,001			0,1						0,001			0,001		

to-lobekategorien på 0,5% nivå og hunnene på 1% nivå (ikke i tabell). En må imidlertid rekne med at denne størrelsesforskjellen til dels skyldes konserveringsmåten. Mesteparten av Østlandsmaterialet er konserververt i etanol. Materialet fra Trøndelagsområdet og Jämtland (eget materiale) er fiksert og konserververt på formalin. En kan rekne med en gjennomsnittlig skrumpning på 1,8% (se metodikk-kapitlet side 58), og en har derfor brukt modifiserte lengder på Østlandsmaterialet der denne skrumpningsprosenten er lagt til middellengden for hva som er målt. **Lengdene er** fortsatt gjennomgående større for dyra fra Trøndelagsområdet, og de tolobete hannene viser fortsatt signifikant forskjell fra Østlandspopulasjonen (tabell 5).

Populasjonene av T. vulgaris i Vefsn, og Namskogan/Overhalla skiller seg ut ved å ha en relativt stor minimumslengde hos de kjønnsmodne dyra. Som vi tidligere har sett (side 72) skyldes det i alle fall for Vefsn vedkommende at T. vulgaris først modnes i det femte eller sjette året (4+ el. 5+) mot fjerde året (3+) som er vanlig for Trøndelagsområdet. Forekomsten av kun én-lobete hanner også blant de større dyra viser at kjønnsmodningen trolig kan finne sted enda seinere enn det som her er nevnt.

Ved Oppdal på 560 meters høyde over havet, og Agdenes, ute ved kysten, finner en de minste kjønnsmodne T. vulgaris. Ved Oppdal har en sett at bare få dyr i klasse 3+ blir kjønnsmodne, de fleste venter ennå et år. Rindals populasjon av T. vulgaris passer bra inn blant Trøndelags-salamanderne fra oligotrofe lokaliteter.

Ser en på størrelsesforholdet mellom kjønnene innen de ulike områder, legger en merke til at både på Østlandet og de sentrale strøk av Trøndelag ligger hunnens kroppslengde gjennomsnittlig over hannens (ser en bort fra en eldre hann, gjelder dette også Jämtland). De maksimale kroppslengder og også totallengder i Trøndelagsområdet innehas av hunndyr (bilag 8). På Østlandet/Sørlandet representeres de høyeste verdiene av hanner. Maksimumslengdene i Trøndelagsområdet ligger hos begge kjønn over det en finner fra landsdelene sørafjells, og det er spesielt de eutrofe områdene som utmerker seg ved storvokste individer. Maksimum i totallengde hos T. vulgaris i Trøndelagsområdet er for hanner 101,3 mm (kropp 45,8 mm) og for hunner 102,1 mm (kropp 50,0 mm). Sistnevnte dyr, som tilhører DKNVS, Museet, er målt etter at det i lengre tid har ligget konserververt i etanol. Jan Seland, som fant salamanderen, målte dyret til 109 mm ved fangst (DKNVS, Museets kartotek, samt pers. med.).

Den største hannen, som er et to-lobet individ, tilsvarende 5+ eller 6+-individ, er det lengste eksemplar av T. vulgaris hanner som er målt i Nord-Europa. Hunnen er det lengste eksemplar som overhodet er kjent fra T. vulgaris av dette kjønn. Begge funnene er gjort i eutrofe dammer, henholdsvis ved Verstad, Inderøy (1974) og Ormhaugen, Trondheim (1964).

Fra Østlandet/Sørlandet har de lengste hannene en totallengde på 93,1 mm (kropp 46,7 mm) for eget, formalinfiksert/konservert materiale og 89,3 mm (kropp 46,2 mm) for etanolkonserverte materiale fra Zoologisk Museum i Oslo. For hunner er maksimum 89,3 mm (kropp 45,8 mm) for etanolkonserverte eksemplarer. Maksimale lengder for T. vulgaris i Norge som er nevnt i litteraturen, er for hanner 98 mm (Svendsen 1959). Collett (1918) angir 95 mm for hanner og 88 for hunner.

3.2.7. Voksne T. cristatus

I fig. 33 er kjønnsmodne T. cristatus fra Østlandet og Trøndelagsområdet presentert i størrelsesfrekvensdiagram (se også bilag 11-13).

Materialet av T. cristatus fra populasjonen sør for Dovre inneholder gjennomgående større dyr enn tilsvarende fra Trøndelagsområdet.

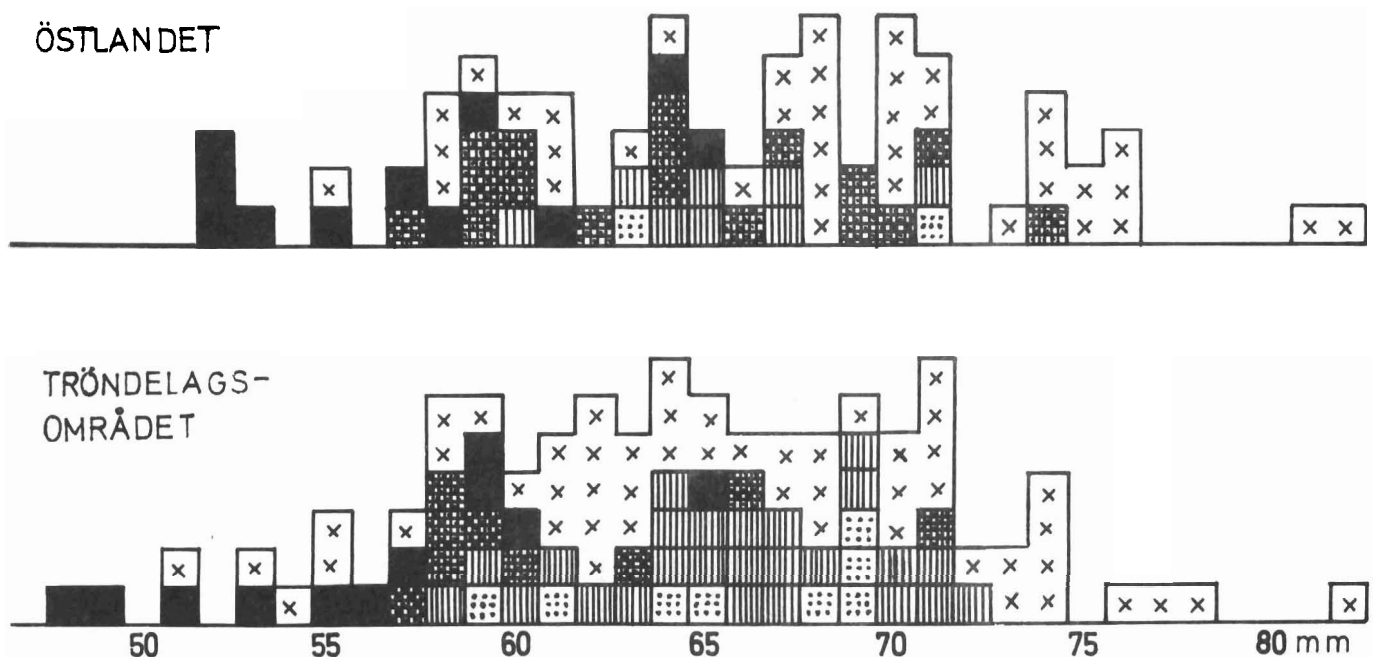


Fig. 33. Kroppslengder hos kjønnsmodne T. cristatus på Østlandet og i Trøndelagsområdet. Symboler som i fig. 22.

Tabell 6. Kroppslengder (mm) hos kjønnsmodne Triturus vulgaris, kalkulert for aldersgrupper og totalt antall. N = antall, $\overline{KL}$ = gjennomsnittlig kroppslengde, SD = standardavvik.
Modifiserte lengder for materialet fra Østlandet kompenseres for skrumpling

Landsdel	1 lob			2 lob			3 lob			4 lob			hunner			Total		
	N	$\overline{KL}$	SD	N	$\overline{KL}$	SD	N	$\overline{KL}$	SD	N	$\overline{KL}$	SD	N	$\overline{KL}$	SD	N	$\overline{KL}$	SD
Østlandet	11	57,0	4,78	17	64,4	5,04	8	65,3	3,24	2	67,0	5,66	38	68,3	6,64	76	65,4	6,79
(Modifisert) + 1,8%		58,0			65,6			66,5			68,2			69,5			66,6	
Trøndelag	11	54,8	5,31	9	61,1	4,70	25	65,9	40,2	8	65,5	3,93	51	65,7	7,03	104	64,3	6,61

Tabell 7. Sammenlikning av kroppslengde hos Triturus cristatus på Østlandet og i Trøndelagsområdet

Landsdel	t-test p <					
	1 lob	2 lober	3 lober	4 lober	hunner	Total
Østlandet (+ 1,8%)	0,2	<u>0,05</u>	(> 0,5)	0,5	<u>0,025</u>	<u>0,025</u>
- Trøndelagsområdet						

Dette gjelder begge kjønn og alle lobekategorier av hanner unntatt dyr med tre lobe (tabell 6). Student's t-test viser for hunnene, og hanner i to-lobekategorien, signifikant forskjell mellom de to landsdelene. Da en liksom hos T. vulgaris må rekne med at en viss lengdereduksjon har funnet sted hos de fleste T. cristatus fra sør (lånt, etanolkonserverte materiale), tilsier dette at den virkelige forskjellen er større enn den målte, og en har derfor modifisert lengdene fra Østlandsmaterialet med 1,8%. To-lobekategorien og hunnene viser da signifikant størrelsesforskjell mellom nord og sør (tabell 7). De minste kjønnsmodne dyr, både blant hunner og hanner, finner en også i Trøndelagsområdet. På de maksimale kroppslengder hos T. cristatus som alltid gjelder hunner, er det imidlertid ingen klar forskjell mellom nord og sør. Den lengste hunn fra Trøndelagsområdet har en totallengde på 148,2 mm (kropp 82,0 mm). De lengste hannene, som har totallengder på 123,1 mm (kropp 71,8 og 67,0 mm), er begge to-lobete dyr fra Trondheimstrakten, men et tre-lobet individ fra Fosen (etanol-konserverte, fra Zoologisk Museum, Oslo) viser den største kroppslengde på 72,5 mm (total 120,4 mm). Fra Østlandet er de lengste hunner 144,7 mm (kropp 76,5 mm) og 141,2 mm (kropp 82,4 mm). Av hanner er maksimallengden 125,9 mm (kropp 70,9 mm) mens den største kroppslengden ligger på 74,1 mm (total 116,4 mm). Begge disse er to-lobete dyr.

3.3. Diskusjon

3.3.1. T. vulgaris

Veksten av T. vulgaris-larver skjer minst like raskt i Trøndelagsområdet som sør for Dovre, og jämtlandske T. vulgaris-larver passer også godt inn blant dyr fra de mest ideelle Trøndelagslokalitetene. Dette stemmer godt med det Dreyer Olsen (1974) fant for nord-sør-gradienten i Skandinavia. Dreyer Olsen fant at T. vulgaris-larver i Stavanger-området ikke metamorfoserte før i slutten av september, på tross av at nyklekte larver hadde vist seg allerede i midten av mai (dog, se side 133). Larver fra de fleste lokaliteter er i landets sørligste deler, i følge Collett (1918), klar for metamorfose i slutten av august og utover i september. I Sør-Sverige skjer metamorfosen allerede fra midten av juli og utover i august (Kauri 1959). I Trøndelagsområdet ser forholdene ut til å passe bra med Østlandsområdet med hensyn til tid for metamorfose.

Gjennomsnittstemperaturene i sommerhalvåret for sentrale lokaliteter i de aktuelle landsdelene er gitt i tabellene 8 og 9. Oslo-området har klart den høyeste temperaturen gjennom månedene fra mai til og med august, mens Sola og Bergen har den høyeste vår- og høst-temperaturen. Trondheim har gjennomgående en lavere temperatur enn både Oslo, Sola og Bergen gjennom sommerhalvåret. Ørland på Fosenhalvøya har mildere vår og høst enn Trondheim, men med lavere sommertemperatur. Stensele, Vefsn og Oppdal har de laveste temperaturene i oversikten.

Høy temperatur i et område bevirker rask larvevekst, men temperaturen er ikke eneste faktor som influerer på denne. Dreyer Olsen (1974) peker på at større daglengde og følgelig lengre radiasjonsperiode pr. døgn på nordlige breddegrader gir høyere og mer stabile temperaturer i dammene. En kan legge til at også antall solskinnsdager i vekstsesongen er av betydning, og her fins en tydelig vest-øst-gradient fra det regnfulle Vestlandet til de nedbørsfattige strøk på Østlandet eller, om en vil, fra Trøndelags kysstrøk til områdene rundt indre Trondheimsfjorden eller i det jämtlandske landskap.

Av kanskje minst like stor betydning for larvene er imidlertid aktivitetsperiodens varighet pr. døgn. Larvene av T. vulgaris, i motsetning til de voksne dyra, er dagaktive. Den økende daglengden en finner nordover i sommerhalvåret skulle derfor gi lengre aktivitetsperiode pr. døgn og dermed bedre vekstvilkår for salamanderlarvene i Trøndelag og Jämtland enn ved sørligere breddegrader. Dette ser ut til mer enn å kompensere for de høyere gjennomsnittstemperaturene på Østlandet/Sørlandet.

At larveutviklinga i Jämtland, på tross av en seinere start, i juli og august har nådd like langt som på gode lokaliteter i Trøndelag, skyldes trolig både den høye sommertemperaturen i Mellom-Sverige og det relativt klarere været (for nedbørskart se Ekman 1922).

Sammenliknet med Oslo-området viser Sola lave sommertemperaturer og skulle ligge dårligere an når det gjelder larveutviklinga hos T. vulgaris. Dreyer Olsen (1974) fant da også for Jæren at det tok hele fire måneder fra klekkinga av larvene til metamorfosen fant sted. Steward (1969) oppgir tre-fire måneder som utviklingstid for larvene i artens uthredelsesområde i Europa, mens Mertens (1947) oppgir for Rhein-Main-området 2½ til 3½ måned. I Trøndelagsområdet, på gode lokaliteter, trenger mange larver heller ikke mer enn knapt tre måneder, i Østersund-området ennå noe kortere tid. Både fra Jæren (Dreyer Olsen 1974), Østlandet (Collett 1918) og Sør-Sverige (Kauri 1959) er det rapportert om

Tabell 8. Gjennomsnittstemperaturer ($^{\circ}\text{C}$) i sommerhalvåret for stasjoner i Mellom-Sverige, Trøndelagsområdet, Vestlandet og Østlandet. (Data fra Sverige etter Kauri (1959) og Dreyer Olsen (1974); data fra Norge etter Norsk Meteorologisk Årbok 1972, samt opplysninger fra Meteorologisk Institutt, Blindern)

Måned	april	mai	juni	juli	aug.	sept.	okt.	april- okt.	juni- aug.
Lokalitet, m.o.h., periode									
Stensele, ca. 300	-	5,2	10,8	14,0	11,4	6,5	-	-	12,1
Østersund	1931-60	2,0	7,8	12,2	15,3	13,5	8,6	8,9	13,7
Mosjøen, Mosal, 3	1958-62	2,6	7,5	11,2	14,8	13,5	9,0	9,0	13,2
Berkåk, 441	1931-60	1,4	6,5	10,2	13,1	11,8	7,7	7,7	11,7
Trondheim, Tyholt, 115	"	3,5	8,2	11,6	14,7	13,6	9,8	9,5	13,3
Ørland, 9 m,	"	4,1	7,9	10,8	13,7	13,4	10,3	9,7	12,6
Bergen, Fr.borg, 40	"	5,8	10,2	12,6	15,0	14,7	12,0	11,2	14,1
Sola, 8 m,	"	5,5	9,6	12,2	14,7	14,7	12,3	11,0	13,9
Oslo, Blindern, 94	"	4,8	10,7	14,7	17,3	15,9	11,3	11,5	15,9

Tabell 9. Kalkulert gjennomsnittstemperatur ($^{\circ}\text{C}$) i sommerhalvåret for salamanderlokalitetene på Långsele-berget, Stensele; Stortjørna, Vefsn og Elgstjørna, Oppdal ($\frac{1}{4}^{\circ}\text{C}$ er reknet pr. 100 m o.h.)

Måned	april	mai	juni	juli	aug.	sept.	okt.	april- okt.	juni- aug.
Lokalitet, m o.h.									
Långseleberget, 500	-	4,2	9,8	13,0	10,4	5,5	-	-	11,1
Stortjørna, Vefsn, 230	1,5	6,4	10,1	13,7	12,4	7,9	3,4	7,9	12,1
Elgstjørna, Oppdal, 560	0,8	5,9	9,6	12,5	11,2	7,1	2,3	7,1	11,1

larver av T. vulgaris som overvintrer under isen fordi de ikke har rukket å metamorfosere før frosten kom. (Se også Wesenberg-Lund 1922 om forholdene i Danmark.) Disse dyra er funnet å forvandles først følgende vår eller til og med et stykke ut på sommeren. På 59° n.br. i Volgoda-området i Russland er larval overvintring i vannet en regel (Terent'ev 1965). I Trøndelagsområdet kjenner en ennå ikke til slike tilfelle, selv om et par larver er tatt i vannet så seint som 27. oktober (1974).

Forskjellen på veksten i tjern som Sætertjørna og Lomtjørna, Ekne (Levanger) (fig. 28) beror neppe bare på temperaturen, som i de grunne partiene i Sætertjørna naturlig blir høyere enn i den dypere Lomtjørna. Forekomsten av store mengder Gammarus lacustris (marflo), et yndet byttedyr for larvene av T. vulgaris, gjør trolig også sitt til at veksten i Sætertjørna er raskest. I Lomtjørna, som ligger mindre enn 300 m lengre sør, fins ikke G. lacustris, og på grunn av dybden er også mengden av andre botndyr mindre her.

At larvene på klimatisk ekstreme lokaliteter som Oppdal og Vefsn, med gjennomsnittstemperaturer i sommermånedene på 11-12°C, vokser såpass raskt som de gjør, skyldes trolig, i tillegg til at de grunne partiene i tjerna varmes raskt opp i sola, også de store mengder G. lacustris. Metamorfosen av larvene ved Oppdal skjer så tidlig som i slutten av august, enda stedet har den korteste sommeren og den laveste sommertemperaturen i hele oversikten (tabellene 8-9). Dette kan også tilskrives styrken av den ultrafiolette strålingen så høyt over havet. Doetsch (1949) har vist at det hos amfibiellarver er en god korrelasjon mellom vekst og utvikling og det lys, spesielt UV-lys, som dyra utsettes for.

Skrattabborrtjärn ved Stensele, 500 m o.h. har sammen med Oppdal de laveste gjennomsnittstemperaturer i sommermånedene, og i tillegg er vår og høst kaldere enn noe annet sted i oversikten. Som Kauri (1959) har vist, kan neppe salamandere i normal veksling mellom akvatisk og terrestrisk miljø leve her. Alle dyr funnet ved Stensele har også vært neotener (se side 139).

Når salamanderne er metamorfoserte og har gått på land virker nye miljøfaktorer positivt eller negativt på dyras vekst. Lange perioder med tussmørke (se side 89) og ikke for tørt vær skulle sammen med relativt høy temperatur forlenge aktivitetsperioden og dermed også øke veksten.

I det relativt tørre Jämtland finner en forholdsvis lavere verdier for kroppslengde hos voksne og juvenile dyr enn i det fuktigere Trøndelag, dette på tross av at larvene fra Jämtland utviklet seg raskere

og at dyra ved årets slutt (0+) hadde minst like stor kroppslengde som 0+-dyr fra Trøndelagspopulasjonen. Biotopen skulle også være minst like gunstig (se side 80). En høy gjennomsnittstemperatur for døgnet kan tydeligvis ikke kompensere for det tørre klimaet. Østlandet/Sørlandet og Vestlandet skulle med hensyn til temperaturen ligge gunstigere an enn Trøndelagsområdet. På den annen side er skumring og demring lengre i Trøndelag enn sørafjells, og i forhold til Østlandet er værtypen her noe fuktigere.

Larver og nymetamorfoserte dyr fra Trøndelagsområdet hadde (det første året) et lite forsprang i kroppslengde framfor de fra Østlandet. De fleste grupper av voksne dyr er også noe større i Trøndelag (alle "eutrofe" grupper ligger godt over). At en i Trøndelagsområdet har funnet enkelte svært store dyr kan likeledes indikere at T. vulgaris her er større enn på Østlandet.

Tussmørkeperiodene morgen og kveld er i Oslotrakten (60° n.br.) i begynnelsen av august tilsammen 1 t 40 min, mens de i Trøndelag ($63-64^{\circ}$ n.br.) utgjør hele 2 t 14 min, altså 34% lengre tidsrom enn ved Oslo (Almanakk for Norge 1976). Som tidligere vist (se side 47) er T. vulgaris i sin aktivitet først og fremst knyttet til skumring og demring; og at aktivitetsperioden hos T. vulgaris virkelig øker med forlengelse av tussmørket framkommer tydelig ved sammenlikning av Himstedts (1971) resultat for døgnaktiviteten i Tyskland med det en har vist for arten i Trøndelag. Sannsynligvis oppveier den lengre aktivitetsperioden dyra får i nord, p.g.a. tussmørkeperiodens lengde og det fuktigere klima, de fordelene den reeltivt høye temperaturen på Østlandet gir. Utelukkes skal heller ikke genetiske forhold som kan gjøre seg gjeldende. En kan minne om at Bergmann's regel, om at nordlige raser av homoioterme vertebrater er større enn sørlige raser, i følge Ray (1960) også er gyldig for poikiloterme dyr.

Kauri (1959) fant en gradient i nord-sørlig retning for lengden av T. vulgaris. Fig. 34 (eksakte verdier i tabell 10) viser Kauris oppstilte maksimumslengder for T. vulgaris fra Tyskland til Jämtland. Inntegnet er også maksimumslengder fra Skottland (etter Smith 1964) og Norge (basert på Collett 1918 og Svendsen 1959) og dessuten en hunn fra Jämtland funnet av Dreyer Olsen (1974). Kauris (1959) gradient passer utmerket for østlige områder. Både eget materiale og Dreyer Olsens (1974) undersøkelser i Jämtland støtter opp om Kauris iakttagelser, og Torkel Hagström (pers. med.), som har tatt mål av mange hundre

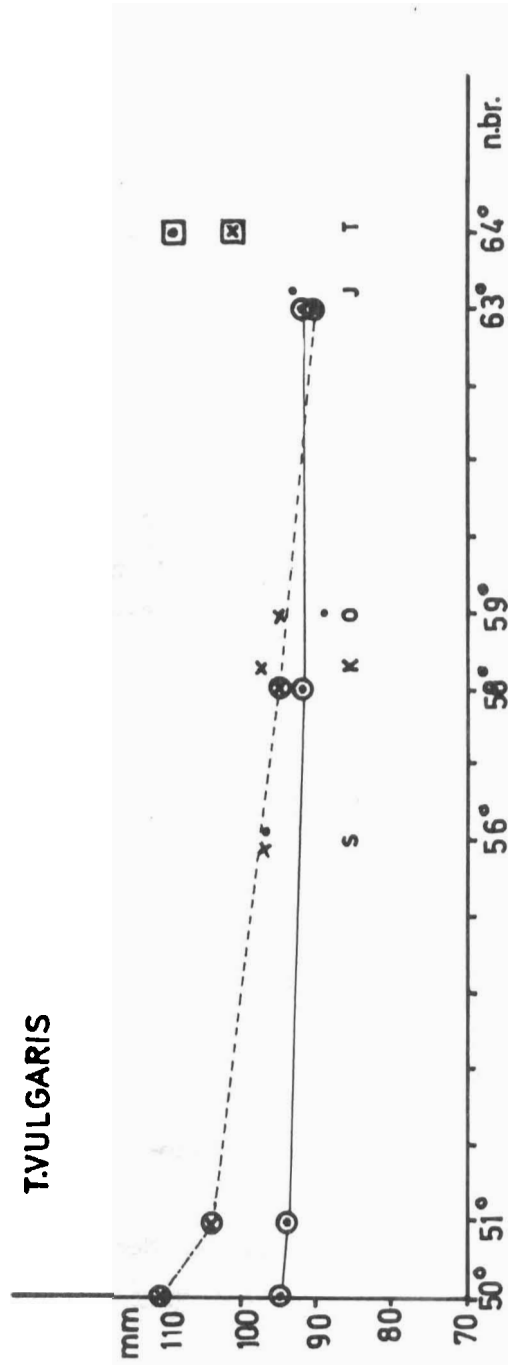


Fig. 34. Kauris nord-sør-gradient for totallengder hos T. vulgaris. (Bygd på opplysninger fra Tyskland, England, Sør-Sverige og Jämtland.) Inntegnet maksimal lengder for T. vulgaris fra andre områder i Nord-Europa.

I tillegg til Kauris gradient markert med ⊗ ---- for hanner, ⊙ ---- for hunner, er inntegnet maksimal lengder fra andre områder (x ⊗ = hanner, • ⊙ = hunner). S = Skottland, K = Kristiansand, O = Oslo-området, J = Jämtland (Dreyer Olsen 1974), T = Trøndelagsområdet. Spesielt T. vulgaris fra Trøndelagsområdet bryter med Kauris gradient.

Tabell 10. Maksimale totallengder (mm) for T. vulgaris fra områder i Europa. Opplysninger fra flere forfattere: C = Collett (1918), M = Mertens (1947), K = Kauri (1959), Sv = Svendsen (1959), S = Smith (1964), DO = Dreyer Olsen (1974). * = 102 mm etter fiksering i etanol.

Tallene Kauris (1959) gradient bygger på (se fig. 34) er understreket

Maks. total- lengde i mm	Rhine-Main 51°n.br.	Kent, Engl. 56°n.br.	E. Lothian 55-58°n.br.	S. Sverige 58°n.br.	Kr.sand 59°n.br.	Osloområdet 63°n.br.	N. Sverige 63-64°n.br.	Trøndelag
Hanner	<u>111</u> (M)	<u>104</u> (S)	97 (S)	<u>95</u> (K)	98 (Sv)	95 (C)	<u>90</u> (K)	101
Hunner	<u>95</u> (M)	<u>94</u> (S)	97 (S)	<u>92</u> (K)	89 (C)	92 (K), 93 (DO)	<u>92</u> (K)	109*

T. vulgaris i Sør-Sverige, har aldri funnet eksemplarer større enn de oppgitt av Kauri (1959) for landsdelen. T. vulgaris fra Trøndelagsområdet med maksimale totallengder for hanner på 101 mm og for hunner på 109 mm (fig 35), bryter imidlertid helt med mønsteret. En ser også at den oppgitte maksimumslengde for hanner i Sør-Norge (et individ fra Sørlandet) avviker fra gradienten, og ligger over tilsvarende lengde for Sør-Sverige. Denne hannen er tatt i det relativt nedbørsrike kyststrøket ved Kristiansand (Svendsen 1959). Rekorden fra Østlandet faller imidlertid helt sammen med Kauris gradient (95 mm i følge Collett 1918).

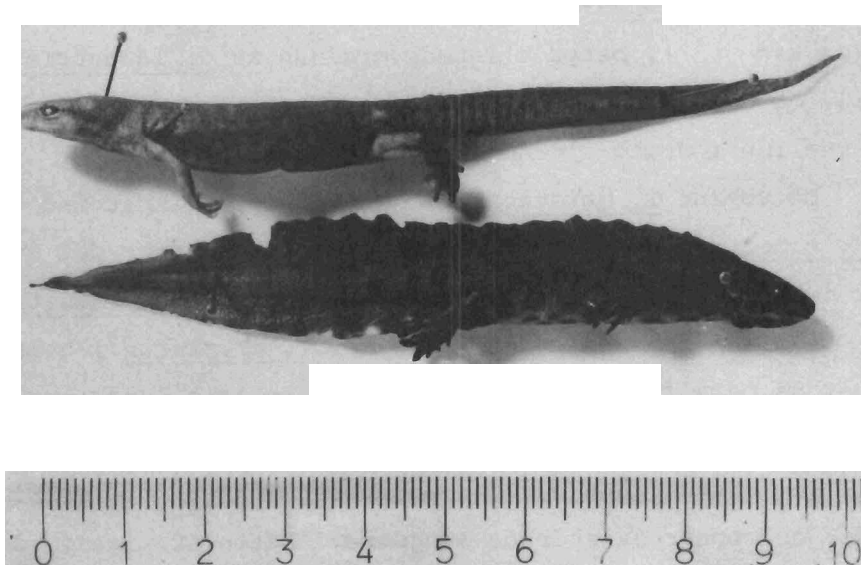


Fig. 35. Største hunn (nr. 1 DKNVSM øverst) og hann (nr. 1275) av T. vulgaris fra Trøndelagsområdet. Foto: P.E. Fredriksen.

Kauri (1959) fant i tillegg til den avtakende lengde hos T. vulgaris mot nord også at hunnenes lengde minker relativt mindre enn hannenes lengde. Resultatet er at i motsetning til lengre sør er hunnene av T. vulgaris større enn hannene ved nordgrensa for artens utbredelsesområde. Dette stemmer med forholdene en har funnet i Trøndelag.

De eldste T. vulgaris-hanner som under disse undersøkelsene er funnet i Trøndelagsområdet og på Østlandet er tre-lobete dyr, noe som skulle tilsvare minst sju år (7+). Dreyer Olsen (1974) fant i Trøndelag en hann med fire lobes, altså et dyr på over ni år (9+). T. vulgaris har i fangenskap oppnådd en alder mer enn 20 år (Smith 1949).

3.3.2. T. cristatus

Larvene av T. cristatus vokser i følge fig. 27 tilsynelatende raskere på Østlandet enn i Trøndelag. Om dette skyldes temperaturforholdene på Østlandet, at larvene av T. cristatus er mindre dagaktive enn de av T. vulgaris (se Himstedt 1971) eller om det beror på tilfeldigheter (lite antall dyr fra Østlandet), er vanskelig å avgjøre.

Om en sammenlikner larvenes vekst i Lomtjørna og Sættertjørna, Ekne (Levanger) finner en at larvenes størrelse er omtrent den samme på de to lokalitetene (fig. 28). Som vist i samme figur vokste larvene av T. vulgaris betydelig raskere i Sættertjørna enn i Lomtjørna, og en antok det skyldtes tilstedeværelsen av Gammarus lacustris på det første stedet. Da T. cristatus-larvene for en stor del jakter i de fri vannmasser (se side), betyr tilstedeværelsen av G. lacustris ikke mye fra eller til, og da cladocerer og andre mer frittlevende organismer trolig er like vanlige i de to tjerna blir veksten noenlunde lik.

De voksne T. cristatus er imidlertid i likhet med larvene av T. vulgaris botndyr og lever i Sættertjørna for en stor del av G. lacustris. Dette er den eneste lokaliteten at T. cristatus og G. lacustris er funnet sammen. De aller største eksemplarene av T. cristatus i hele Trøndelagsområdet er da også fanget her. Disse dyra er like lange som de en finner i Oslotrakten.

De terrestriske dyra på Østlandet vokser imidlertid raskest jevnt over og oppnår de største lengdene. Dette er rimelig da T. cristatus i motsetning til den skumringselskende T. vulgaris, er et mer nattaktivt dyr hvor korte netter som i nord skulle minske artens aktivitetsperiode pr. døgn. Arten er dessuten langt mer knyttet til vann enn T. vulgaris og skulle dermed ikke være så avhengig av et fuktig klima. En har sett at for T. vulgaris kan biotopen muligens ha avgjørende innflytelse på hvor store dyra blir. Eutrofe dammer og kulturlandskap vil trolig gi grunnlag for en større tetthet av salamanderens næringsdyr enn myrtjern og furu- eller granskog. Da de aller fleste T. cristatus fra Østlandet er funnet på lokaliteter ved dyrka mark, og samtlige eksemplarer fra Trøndelagsområdet er tatt på myrtjerneslokaliteter, kan dette muligens gi signifikant størrelsesforskjell mellom områdenes årsklasser og grupper. Samme virkning skulle også temperaturforskjellene mellom Østlandet og Trøndelagsområdet kunne ha.

De største observerte individer av T. cristatus gjort i Sør-Sverige

og i Sør-Tyskland er i følge Kauri (1969) henholdsvis 16,7 og 18 cm. Hvass (1971) skriver at arten unntaksvis kan bli lengre enn 20 cm.

De eldste T. cristatus fra både Trøndelagsområdet og fra Østlandet er fire-lobete dyr, som skulle tilsvare en alder på minst ni år (9+). I fangenskap har arten levd i over 29 år (Smith 1949).

4. HABITAT

4.1. Den vanlige oppfatning av Triturus-artenes habitat

Den eneste publiserte analyse av Triturus-artenes habitat-preferanse er, så vidt jeg kjenner til, Feldmanns (1968) undersøkelser fra Südwestfalen i Vest-Tyskland. Han konkluderer med, at i motsetning til Triturus alpestris og T. helveticus foretrekker T. vulgaris kulper, dammer og tjern framfor kilder, bekker og grøfter med sakteflytende vann, og T. cristatus velger utelukkende de førstnevnte vanntypene. Videre går Feldmanns undersøkelser ikke, men Kauri (1964) mener at T. cristatus er mer ømfindtlig overfor surt vann (lav pH) enn T. vulgaris, og peker på at førstnevnte art mangler i de store skogs- og myrområdene i Småland, Sverige. Dette synet er også rådende i Skandinavia og framkom bl.a. på Nordisk Herpetologisk Symposium i Göteborg 1975. Torkel Hagström (1972, 1975, samt pers. med.) bekrefter at i Sør-Sverige er T. cristatus aldri eller ytterst sjelden funnet i myr(Sphagnum)-områder eller i særlig surt vann, mens T. vulgaris er utbredt i de fleste vanntyper fra sure myrtjern til vannfylte bergrevner og eutrofe dammer.

De fleste forfattere hevder at T. cristatus er den mest kresne av de to artene med hensyn til ynglebiotop og foretrekker nokså dype og noe større dammer og tjern med rikelig plantevekst, mens T. vulgaris fins i et større utvalg av lokalitetstyper og ofte i små vannansamlinger (Collett 1918, F. Dahl 1925, Hvass 1936, 1971, Mertens 1947, Ekman 1956, Hellmich 1956, 1972, Wermuth 1957, Frommhold 1959, 1965, Steward 1969, Schiøtz 1970, Hagström 1975, Trutnau 1975).

Fra England og Skottland sier Ford (1954), Taylor (1963) og Smith (1964) at T. cristatus i særlig grad ser ut til å like seg i leir- eller kalkområder. Arten fins mest i dype tjern, men i trakter der den er vanlig er enkelte individer også å finne i mindre, temporære dammer. T. vulgaris fins i Storbritannia, liksom på andre steder i Europa, i flere typer vannansamlinger.

4.2. Metodikk

4.2.1. Hydrografi

Vannprøver ble tatt på 112 av 201 lokaliteter der akvatiske T. vulgaris og T. cristatus var funnet. Dessuten ble prøver, i noen få tilfelle, tatt også i tjern eller dammer som ikke selv huser noen av artene, men som ligger i nær tilknytning til salamanderlokaliteter. Vannprøvene ble tatt ved neddykking av 0,5 l plastflasker i armlengdes avstand fra bredden.

Surhetsgraden. pH-bestemmelsene er utført kolorimetrisk i felt med en "Hellige"-komparator og med bromthymolblau, bromkresolpurpur og methylrot som indikatorer.

En sannsynlig svakhet i metoden ligger i den subjektive avlesinga av enkelte verdier. pH-verdien 7,1 syns således å mangle på de undersøkte lokalitetene. Ruttner (1972) mener imidlertid at den kolorimetriske metode ofte er den mest nøyaktige metoden for pH-undersøkelser.

På grunn av de anvendte indikatorenes begrensning ble ikke pH-verdier over 7,6 registrert. Det er mulig at fire lokaliteter kunne ha høyere verdi enn dette.

Mengden av oksyderbare stoffer ble bereknet ved KMnO_4 -titrering (Werešćagin 1931). Ufiltrerte prøver (se Kjensmo 1965) på 100 ml ble kokt i nøyaktig 10 min., og resultatene er oppgitt som forbrukt KMnO_4 i mg/l.

Å bestemme det eksakte innhold av organiske stoffer i vann har vist seg å være vanskelig. KMnO_4 -forbruket har imidlertid ofte vært brukt som et mål på mengden av oksyderbart stoff (Hutchinson 1957), og ikke minst humusinnholdet i brunfargete sjøer (Kjensmo 1965).

Om humusinnholdet i en dam eller et tjern varierer noe fra tid til annen, skulle en likevel få klassifisert lokaliteten noenlunde bra med hensyn til humøsitet, og selv om metoden har sine svakheter (se Juday & Birge 1932, Grøterud 1972) og ikke viser det eksakte innhold av organisk materiale, vil KMnO_4 -forbruket likevel kunne gi et brukbart relativt mål for sammenlikning av de ulike lokalitetene.

Kloridinnholdet ble bestemt i mg/l ved AgNO_3 -titrering (Standard Methods 1965).

Total hardhet og CaO-hardhet ble funnet ved EDTA-titrering (ethylenediaminetetraacetic acid, Merck Titriplex) (Standard Methods 1965)

og oppgitt som mg/l. En rekner her med at totalhardheten hovedsakelig utgjøres av CaO og MgO, og at konsentrasjonen av andre alkalier er ubetydelig. Interferens av tunge metaller fant ikke sted under analysene, da alle vannprøvene ga klare utslag.

Spesifikk ledningsevne ble målt med et måleinstrument fra Electronic Switchgear, type MC-1, og angitt i mikrosiemens ved 18°C (K_{18}).

4.2.2. Lokaltetstyper

Jeg har i tillegg til klassifisering ut fra direkte hydrologiske forhold også ved hjelp av morfometri og flora prøvd å inndelegge finnstedene for salamandere i lokaltetstyper. (Eksempler på en del slike fins på fig. 36, 37 og 38.) Skillet mellom begrepene innsjø og dam er vanskelig og ofte kunstig oppsatt (Macan 1973). Jeg har her hovedsakelig holdt meg til Øklands (1975) bruk av ordene, og definert innsjøer som vannansamlinger over ca. 50 x 50 m, der dybden vanligvis er så stor at det ikke kan vokse rotfaste vannplanter over hele botn. En innsjø tørker aldri inn, botnfryser aldri eller sjelden, og bølgeslag gir ofte erosjonsvirkninger langs land. Dammer har mindre areal og er grunnere enn innsjøene, med mulighet for rotfast vegetasjon over hele botn, og uten påtakelig bølgeslagserosjon langs bredden.

Med dette utgangspunktet har jeg så, for bruk i denne oppgaven, definert følgende begreper:

- 1) Vatn (v): Liten innsjø. Stranda preget av erosjon med sand, stein eller leire. Lite høyere vegetasjon.
- 2) Tjern: Liten innsjø eller mellomting mellom innsjø og dam.
 - 2 a) myrtjern (mt) har bredden dominert av Sphagnum-arter, gjerne i form av flytetorv. Den øvrige vegetasjonen er sparsom og består overveiende av Carex spp. (starr) og med innslag av arter som Menyanthes trifoliata (bukkeblad) og Nymphaea candida (kantnøkkerose).
 - 2 b) Eutrofieringstjern (et) preges av eutrofiering fra kloakkutslipp, husdyrhold m.m. Typisk vegetasjon består av høye og tette bestander av Equisetum fluviatile (elvesnelle) eller Phragmites communis (takrør) samt brede soner av bl.a. Lemna minor (vanlig andemat), Potamogeton natans (vanlig tjørnaks) og Hippuris vulgaris (hesterumpe).

De følgende vannansamlinger inkluderes her i dambegrepet:

- 3) Myrdam (md): Dam innesluttet i Sphagnum-myr. Vegetasjonen er som for myrtjern.
- 4) Skogsdam (sd): Dam omgitt av skog og med fast bredd og botn.
- 5) Klippedam (kld): Naturlig eller kunstig basseng i berg. Ingen nevneverdig vegetasjon.
- 6) Kulp (k): Lentisk parti av bekk eller myrsilder.
- 7) Brønn (b): Ikke-tildekket brønn, vesentlig for husdyr.



Fig. 36. Myrtjern. Sætertjørna (øverst) og Lomtjørna (nederst), Levanger.

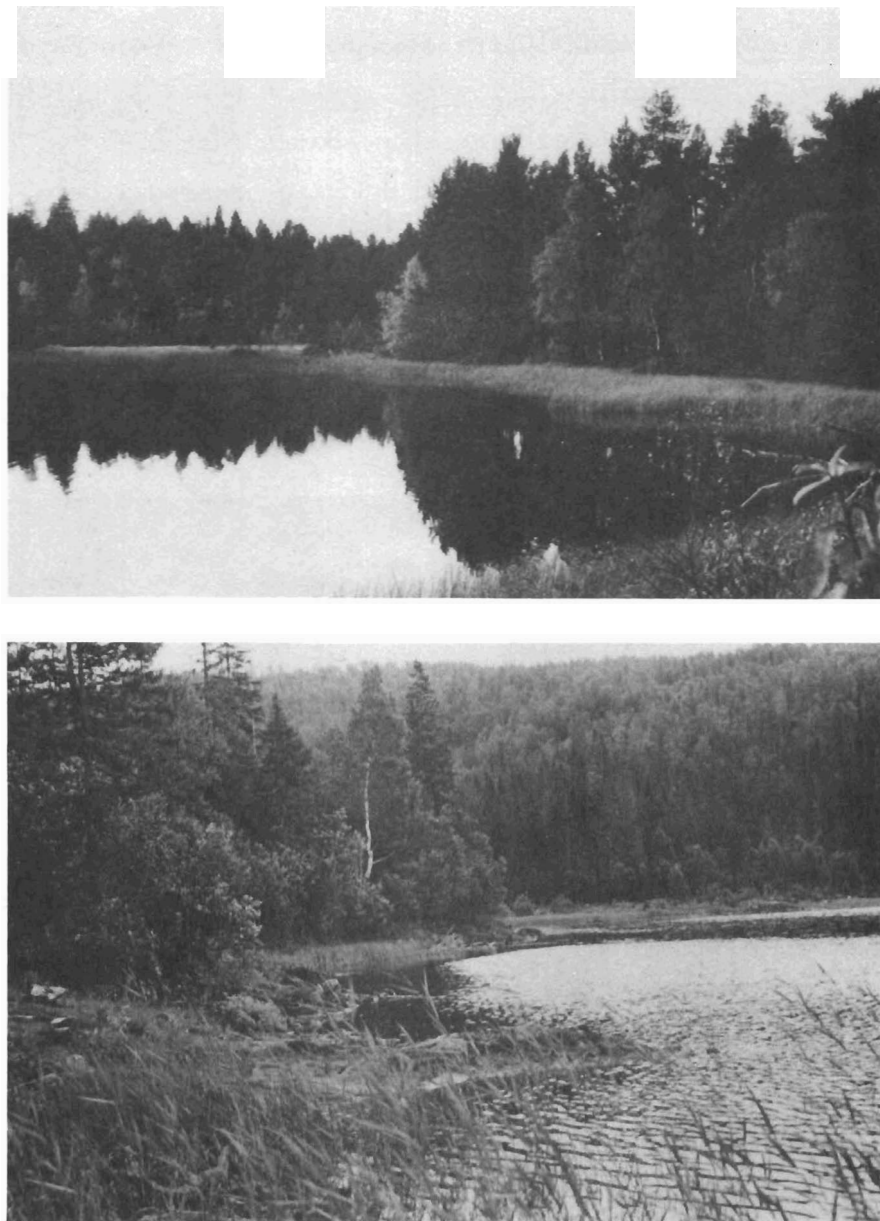


Fig. 37. Vatn. Elgstjørna, Oppdal (øverst), og Stortjørna, Vefsn (nederst).

- 8) Gardsdam (gd): Dam liggende nær gardsdrift, omgitt av beitemark eller åker/eng. Frodig vegetasjon lik eutrofieringstjern eller helt uten høyere vegetasjon.
- 9) Kulturpreget dam (kud): Ligger i forbindelse med menneskers virksomhet og har gjerne sin opprinnelige gjennom denne. Alle tilfeller som ikke er nevnt ovenfor.

Alment godkjente stedsnavn og lokalbefolkningens navn på lokalteter følger naturlig nok ikke definisjonene ovenfor. Således er Breidmyrtjørna og Damtjørna i Nordmarka (Surnadal) etter definisjonen henholdsvis en myrdam og et vatn. Et vatn er f.eks. også Langåsdammen ved Levanger.

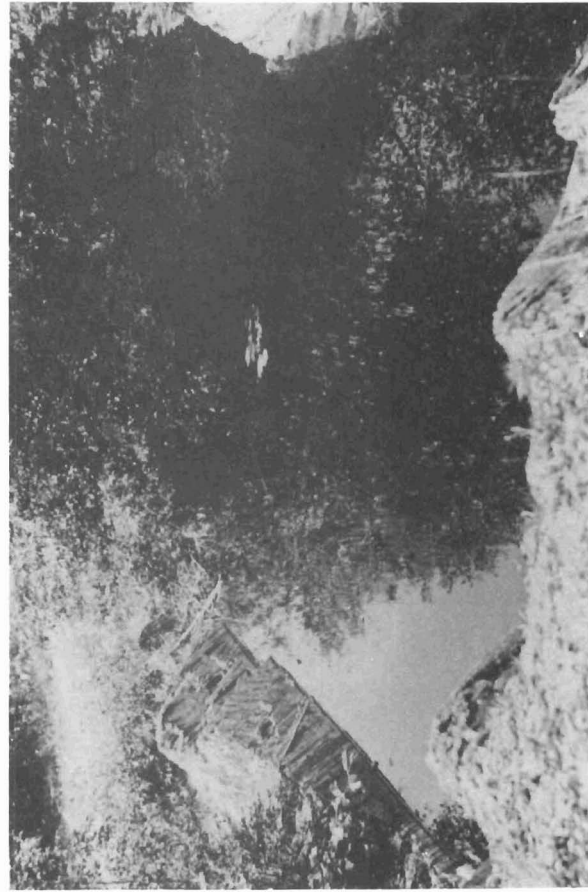
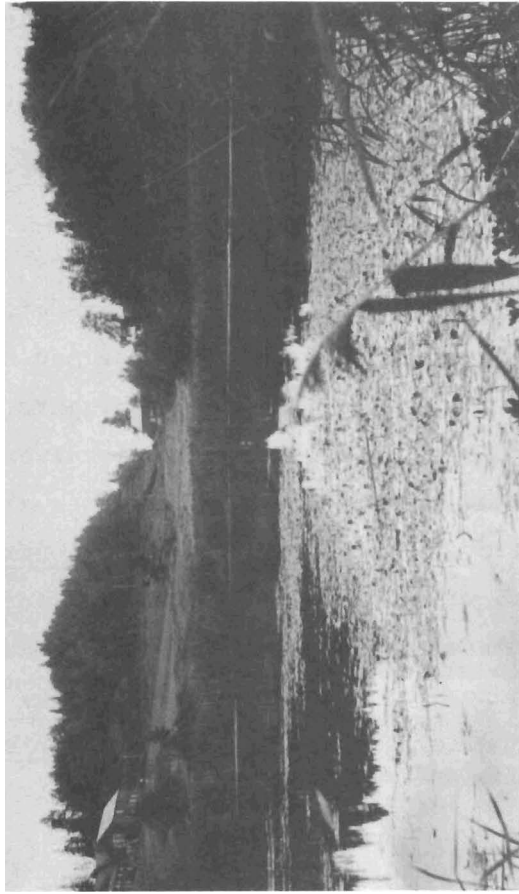


Fig. 38. Eksempler på gardsdam, eutrofierings-
tjern og klippedam. Over: Dam på Fiskvik, Stjørdal.
Øverst til høyre: Nestjørna, Levanger. Nederst til
høyre: Dam i skiferbrudd ved Hastad, Stjørdal.

Dreneringsgrøftene ved Vasseljemoen (Trondheim) er av praktiske grunner inkludert i myrdamsbegrepet. Før utgravingsarbeidet ville lokaliteten naturlig inngå i denne gruppen.

4.2.3. Presentasjonsmåten

Dette kapitlet skal prøve å gi et bilde av de lokalitetstyper T. vulgaris og T. cristatus er funnet i innafor Trøndelagsområdet. Absolutte verdier for preferanse eller grenser for toleranse med hensyn til vannkvalitet eller lokalitetstype lar seg ikke dermed avgjøre.

Utallige vatn, tjern og dammer, men også bekker og elver er undersøkt med hensyn til forekomst av salamandere. Resultatene skulle ved siden av å gi en grov oversikt over hvor T. vulgaris og T. cristatus er utbredt i Trøndelagsområdet, også vise på hvilke lokalitetstyper de gjerne fins innafor landsdelen. Dersom en forutsetter at begge artene ved spredning har hatt like muligheter for å nå de samme stedene, skulle en også kunne få et bilde av eventuelle forskjeller på T. vulgaris og T. cristatus sine valg av habitat.

4.3. Resultat

4.3.1. Hydrografien

En oversikt over lokalitetenes fordeling med hensyn til de forskjellige hydrografiske parametre er gitt i fig. 39 a, b. Fig. 41 viser dessuten forholdet mellom antall lokaliteter for T. cristatus og T. vulgaris ($\frac{c}{v}$) innafor ulike vanntyper.

KMnO_4 -forbruket på lokalitetene der vannet ble analysert varierer fra 9,5 mg/l i den ekstremt klare Fyllingsdammen på Flå (Melhus) til 149,8 mg/l i den brunfargete dammen ved Kastbrekka (Trondheim). De fleste lokalitetene ligger imidlertid i området 10-90 mg/l. Åberg og Rodhes (1942) inndeling er brukt for å klassifisere de undersøkte salamanderlokalitetene etter humusinnhold. Oftest har lokalitetene for T. vulgaris og T. cristatus vært polyhumøse og mesohumøse tjern og dammer. Det eneste stedet T. cristatus ble observert i oligohumøst vann, var i hoveddreneringsgrøfta ved Vasseljemoen (Trondheim). Arten er imidlertid ikke funnet å legge egg her, men bare i de tilstøtende grøftene der det stagnerte vannet er betydelig mer humøst (78,7 mg/l forbrukt KMnO_4).

Forholdet mellom antall lokaliteter for T. cristatus og T. vulgaris ($\frac{C}{V}$) er størst innafor den polyhumøse vanntypen (fig. 41 a).

Surhetsgraden. De høyeste pH-verdiene ble funnet i dammen ved Kastbrekka (Trondheim), en dam på Fiskvik (Stjørdal), en ved Vuku (Verdal) og i Stortjørna ved Mosjøen (Vefsn). Alle disse lokalitetene er påvirket av jordbruk/fedrift eller ligger i kalksteinsområder. I dammer og sjøer med de høyeste pH-verdier fantes bare T. vulgaris. Bare fire steder ble T. cristatus funnet i vann med pH over 7,1, og den høyeste verdi her hadde tjern 2 SØ f Spillerbakken (Trondheim) med pH 7,4. På de sureste lokalitetene, nemlig i myrtjerna Ø f Fornesvollen (Stjørdal), med pH fra 4,9 til 5,4, levde begge artene side om side. Disse områdene var kalkfattige (CaO-hardhet 1,5-2,5 mg/l), og en må rekne med at på grunn av dårlig bufferevne svinger pH en god del i disse tjerna, alt etter årstida, tida på døgnet og været. (Fotosyntesehastighet, nedbør [se Odén 1971], avrenning av myr m.m. virker inn på pH.)

For fordeling av T. vulgaris og T. cristatus på lokaliteter med ulike surhetsgrader, se fig. 39 a og fig. 41 b. Det største forholdet $\frac{C}{V}$ ligger på de svakt sure lokalitetene. Inndelingen i sure og alkaliske vanntyper følger Økland (1969).

Kloridinnholdet. De undersøkte lokalitetene for T. cristatus ligger alle utafor forurensningskilder, og de fleste ligger også over den marine grense (Holtedahl & Andersen 1960). Kloridinnholdet i disse myrtjern og dammer skulle derfor ha en naturlig sammenheng med regnvannets konsentrasjon av kloridioner (se Hutchinson 1957 og for Trøndelagsområdet Jensen 1968, Bråten 1974, Dolmen, Sæther & Aagaard 1975). Mange av lokalitetene for T. vulgaris ligger imidlertid i marine leiravsetninger, og enkelte i sterkt forurensset miljø, og viser derfor høyt kloridinnhold (se Conway 1942, Sæther 1965). Lokaliteter med høyt kloridinnhold er f.eks. dammene i Molovika (Stjørdal havn) og dammen over svaberga Vikan-Hemre (Inderøy) der avstanden fra fjorden bare er henholdsvis 50 og 5 m og kloridverdiene når 35,5 og 50,0 mg/l, trolig som en følge av skumsprut fra fjorden. De høyeste verdier har imidlertid enkelte leirdammer i jordbruksstrøk der Madsjø (Trondheim), Holms-Evja (Stjørdal) og Andematdam, Mule (Trondheim) viser henholdsvis 53,5, 57,5 og 127 mg/l. Den høyeste verdi av klorid i vann der T. cristatus ble funnet er 16,5 g/l i tjern Ø f. Damvt. Høstad (Trondheim). Lokalitetene for T. cristatus lå ellers alle under verdien 9 g/l. Lave verdier for klorid ble funnet i flere myrområder, bl.a. både i Surnadal, Rindal og i indre landsdeler. Dam ved

Auntj. og tjern ved Lomtj. (Rindal) viste således et kloridinnhold på 0,5 og 0,6 g/l og dam ved Sjursøya (Selbu) 0,5 g/l .

Fordeling av T. vulgaris og T. cristatus på lokaliteter med ulike kloridinnhold er vist på fig. 39 a og 41 c. Det største forholdet $\frac{C}{V}$ ligger på de mest kloridfattige lokalitetene omkring 0-30 mg/l.

Total hardhet og CaO-hardhet følger stort sett hverandre i et forhold på omkring 4:3 selv om CaO-hardheten noen ganger kan komme ned mot halvparten av totalhardheten og også under dette. Eksempler på et slikt relativt høyt MgO-innhold finner en spesielt blant dammer på marin leirgrunn og i en del myrdammer. (For betydningen av marine sedimenter på forholdet Mg/Ca se Økland 1959. Sæter 1965, Jensen 1968 og Økland 1975 nevner humusstoffenes og Sphagnum-mosens Ca-bindende effekt.)

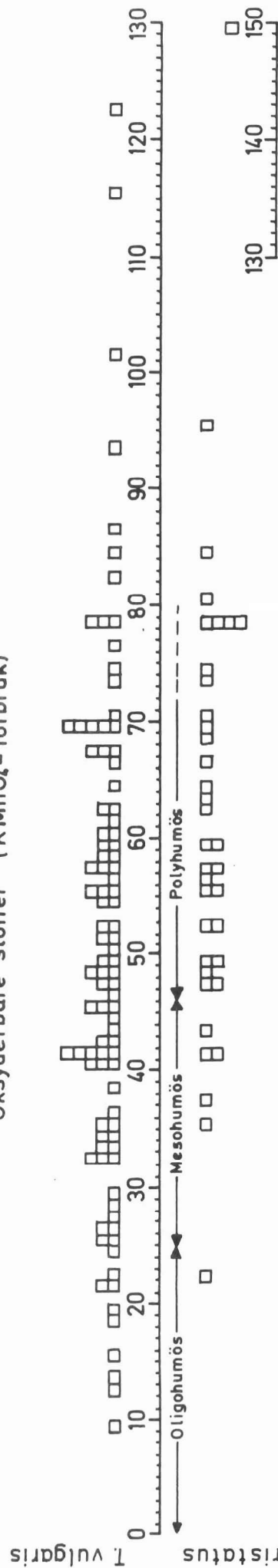
På lokaliteter med kalkgrunn i omgivelsene ligger den totale hardheten og CaO-hardheten relativt høyt. Røystj. (Rindal), Bergsåstj. (Snåsa) og Stortj. ved Mosjøen (Vefsn) har således verdier for total hardhet og CaO-hardhet på henholdsvis 58,5 og 45,0, 46,5 og 32,0 samt 42,5 og 33,0 mg/l. Den førstnevnte lokaliteten er en del påvirket av husdyrhold. Så høye tall gjelder imidlertid ikke for tilsvarende myrdammer med sterkt humøst vann, f.eks. Lomtj. i Estenstadmarka og dammene ved Bjørka og Kastbrekka (Trondheim).

De høyeste verdiene for både total hardhet og CaO-hardhet finner en imidlertid, liksom kloridinnholdet, på steder som har tilknytning til marine leirsedimenter og som på samme tid er influert av gardsdrift og jordbruk. Prestmodammen (Verdal) og Andematdammen, Mule (Trondheim) har verdier så høye som 229,5 og 205,0 g/l for total hardhet og 108,5 og 84,5 g/l for CaO-hardhet. På alle disse hardvannslokalitetene lever av salamandere bare T. vulgaris. T. cristatus fins tilsynelatende ikke i vann med større hardhet enn 28,0 og 19,5 for de to parameterne (Vasseljemoen, Trondheim). T. vulgaris er også funnet i myrtjern og vatn med mindre hardhet enn der T. cristatus visstnok lever, helt ned i verdier på 1,0 for total hardhet og 0,5 for CaO-hardhet, f.eks. Totjerna, Surnadal og vatn på Geitfjellet, Grong.

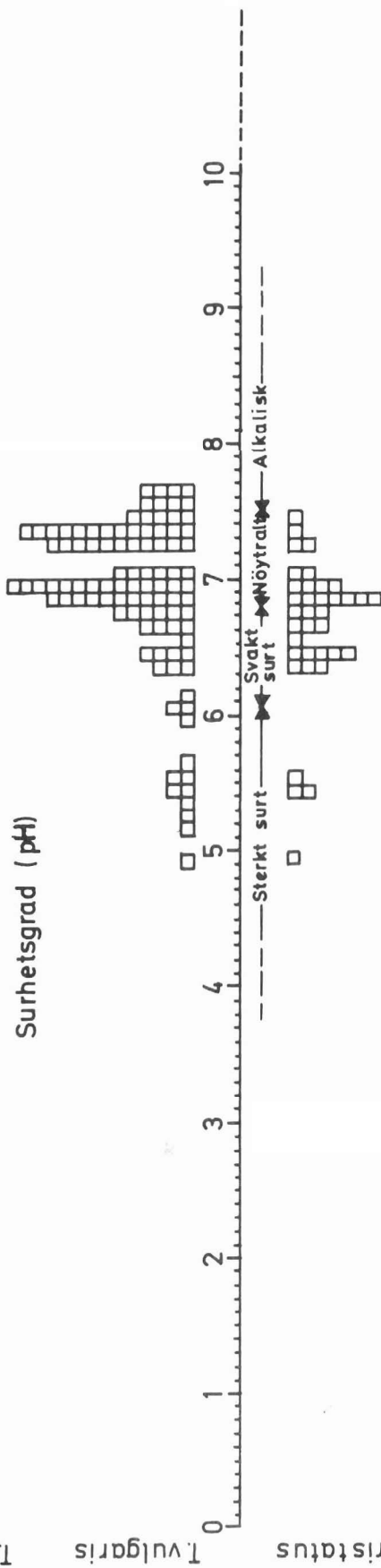
Ohles (1937) inndeling i sjøer etter kalkinnhold og T. vulgaris og T. cristatus sin fordeling innen disse vanntypene er vist i fig. 39 b og fig. 41 d, e.

Den spesifikke ledningsevnen (K_{18}) ble liksom hardheten funnet å ha de høyeste verdier i Andematdammen, Mule (Trondheim) med 1050 mikrosiemens og Prestmodammen (Verdal) med 800 mikrosiemens. Prestmodammen

Oksyderbare stoffer (KMnO₄-forbruk)



Surhetsgrad (pH)



Kloridinnhold

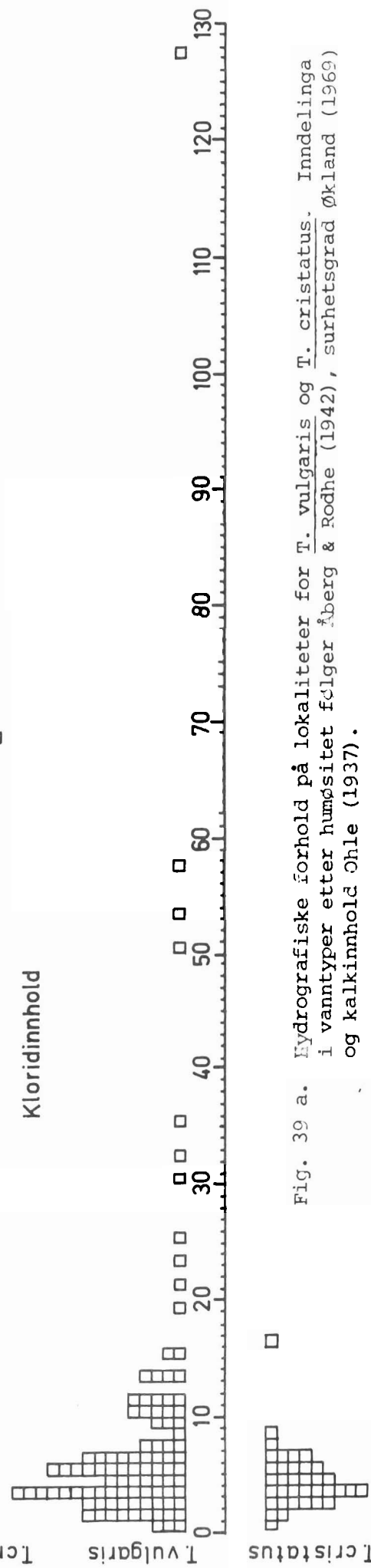


Fig. 39 a. Hydrografiske forhold på lokaliteter for T. vulgaris og T. cristatus. Inndeling i vanntyper etter humøsitet følger Åberg & Rodhe (1942), surhetsgrad Økland (1969) og kalkinnhold Ohle (1937).

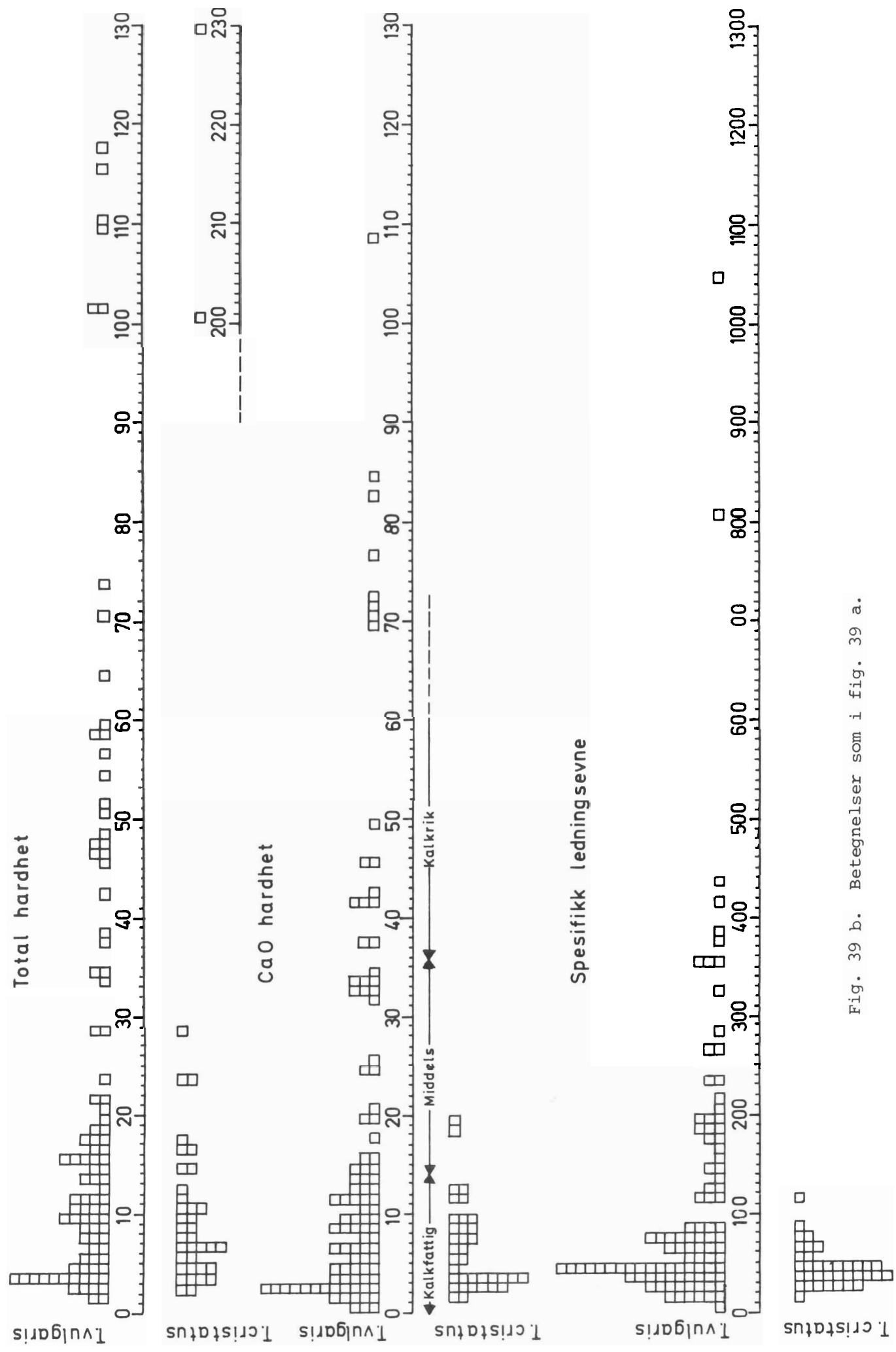


Fig. 39 b. Betegnelser som i fig. 39 a.

hadde egentlig den høyeste hardheten, men det ekstremt høye kloridinnholdet i Andematdammen, Mule øker ledningsevnen betydelig. Også de laveste K_{18} -verdiene følger hardheten og tildels kloridinnholdet, med lokaliteten på Geitfjellet (Grong) på 8 mikrosiemens og myrområder i Surnadal, Rindal, Steinkjer og Selbu med verdier på 10 til 20 mikrosiemens. Strøm (1939) sier at K_{18} mer er avhengig av berggrunnen i området enn de øvre jordlaga. Jevnt over ligger ledningsevnen relativt høyt i de undersøkte vannan-samlingene, og dette skyldes trolig, foruten marine avsetninger, jordbruk (Sæther 1965) og forurensninger den kambrosiluriske berggrunnen i de aktuelle delene av Trøndelagsområdet. Kjensmo (1966) sier at K_{18} i norske vatn utenom kambro-siluriske områder, sjelden overstiger 50 microsiemens. Bråten (1974) fant for Hølondadistriktet en spesifikk ledningsevne opp i 160 microsiemens i kalkstrøk, og 45% av vatna lå i området 80-120 micro-siemens.

Fig. 39 b og fig. 41 f gir oversikt over Triturus-artenes fore-komst ved de ulike verdier for K_{18} .

4.3.2. Lokalitetstypene

Klassifisert etter de tidligere oppgitte definisjoner får en følgende oversikt over samtlige lokalitetstyper hvor akvatiske T. vulgaris og T. cristatus er funnet (se fig. 40)

25% av T. vulgaris-lokalitetene er myrtertjern, 20% myrdammer, 12% vatn, 6% skogsdammer, 1% klippedammer, 2% brønner, 9% "kulturpåvirkete dammer", 24% gardsdammer og 1% er eutrofieringstjern. T. cristatus er nesten utelukkende funnet i myrtertjern og myrdammer, og ved bare ett enkelt tilfelle i det en etter definisjonen har kalt "vatn." Prosentfordelinga av disse lokalitetstypene er 67%, 31% og 2%. Alt i alt er 45% av alle T. vulgaris-lokalitetene myrtertjern eller myrdammer mens hele 97% av T. cristatus-lokalitetene kommer inn under disse begrepene. Det største forholdet $\frac{C}{V}$ fins innenfor myrtertjerneslokalitetene (fig. 41 g).

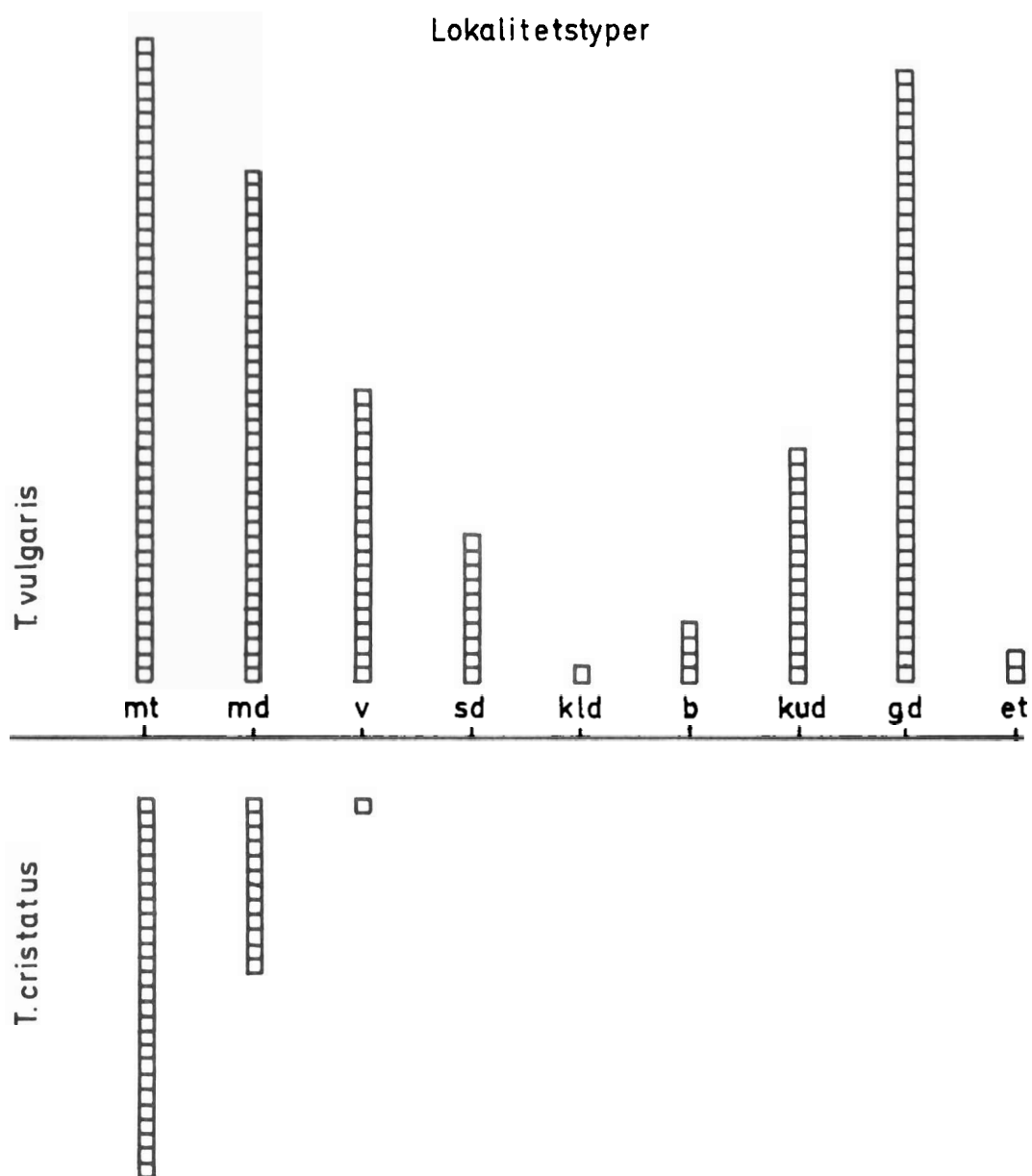


Fig. 37. Lokalitetene for *T. vulgaris* og *T. cristatus* inndelt i lokalitetstyper. mt = myrtjern, md = myrdam, v = vatn, sd = skogsdam, kld = klippedam, b = brønn, kud = kulturpåvirket dam, gd = gardsdam, et = eutrofieringstjern. For definisjoner av de ulike begrepene se side 96.

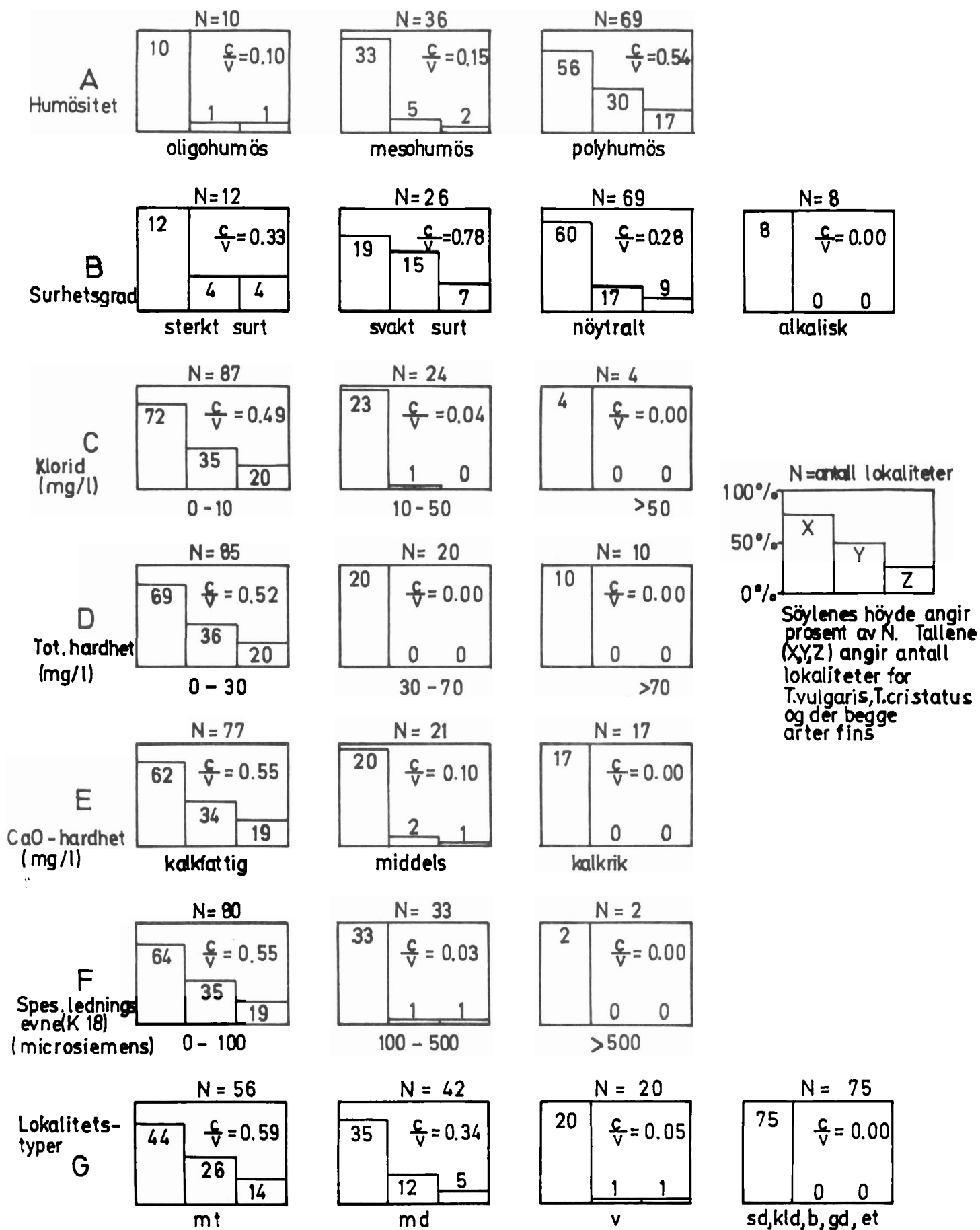


Fig. 41. Forholdet mellom antall lokaliteter for *T. cristatus* og *T. vulgaris* ($\frac{C}{V}$) innenfor de ulike vanntyper og lokalitetstyper.

4.4. Diskusjon

4.4.1. Habitat og miljøets begrensende faktorer

T. vulgaris fins i Trøndelagsområdet i et vidt spekter av lokalitetstyper, fra skogsområdenes sure myrtjern og større vatn til de eutrofe dammer i jordbruksområder og bystrøk. Til og med i vegetasjonsløse klippedammer på svaberget ved fjorden og i dype, kalde brønner opptrer arten i visse tilfelle. T. cristatus fins på et mye snevrere utvalg av lokalitetstyper. Bare i ett enkelt tilfelle er T. cristatus funnet utenom egentlige myrområder, og fra denne lokaliteten (Småvannene, Stordalen i Meråker) syns dessuten salamanderne nå å være forsvunnet.

Lokalitetsbeskrivelsene ut fra de hydrologiske forhold viser at T. vulgaris er relativt euryøk med hensyn til både humusinnhold (oksyderbare stoffer), surhetsgrad, kloridinnhold og hardhet (følgelig også spesifikk ledningsevne). I enkelte tilfelle er verdiene for nevnte faktorer svært høye eller lave. Hovedtyngden av utbredelsen finner en likevel innafor myrvannstypen, der også T. cristatus lever. De to artene opptrer ofte sammen, og dersom T. cristatus er funnet på en lokalitet, fins overveiende sannsynlig T. vulgaris der også. (For hele Trøndelagsområdet samlet har 60% av T. cristatus-lokalitetene også T. vulgaris, men for de fleste områder er prosenten betydelig høyere. I Storbritannia fant Prestt, Cooke & Corbett [1974] 80%.) Dette er også de konklusjoner Hagström (1972) trekker for Göteborg-trakten. På Fosenhalvøya og på enkelte lokaliteter i Trondheimstrakten er imidlertid T. cristatus også funnet alene. De dammer og tjern hvor T. cristatus lever preges, bortsett fra Sphagnum-vegetasjonen, av humøst vann, relativt lav pH og lite oppløste salter. Lokalitetene ligger så godt som alltid i nokså urørte gran- og furuskogsområder.

At T. vulgaris ofte er funnet i dystroft vann oppgis også av Ekman (1956) og Eliasson (1965). Artens økologiske elastisitet indikeres bl.a. av at den f.eks. i Sverige flere ganger også er funnet i brakkvann (Lönnberg 1920, 1925, Lang 1926, Stephensen 1926, Sahlin 1929 og Curry-Lindahl 1963). Bare Collett (1918) gir en vag antydning om at også T. cristatus kan opptre i dystroft vann. Han skriver om artens levevis i Oslotrakten at "i regelen foretrekker de aapent lände mellem akre og enger på dyrkede steder; men de kan ogsaa træffes i smaa tjern inde i skogtrakter." Collett forteller videre at "de skyr ikke menneskenes

nærhet, men kan aar efter aar indfinde sig i smaa dammer like bak eller mellem gaardens huse." Det merkelige er derfor at T. cristatus i Trøndelagsområdet er funnet praktisk talt utelukkende i dystroft vann (ett unntak, som nevnt) og aldri ved dyrkede områder eller i menneskers nærhet, enda slike mer eutrofe vannansamlinger kan finnes ikke langt fra artens tilholdssteder.

Som nevnt i innledningens (side) oppgir forfattere fra sørligere breddegrader et helt annet habitat for T. cristatus enn det en har funnet i Trøndelagsområdet. At arten også sørafjells tildels lever i dype myrtjern stadfestes imidlertid av de funn som nå er gjort i Telemark og dessuten i Grue kommune i Hedmark (se bilag 19).

Britiske forfattere som Ford (1954), Taylor (1963) og Smith (1964) anser T. cristatus sitt typiske habitat å være planterike dammer i leir eller kalkområder. Dette stemmer ikke med funnene i Trøndelag. Imidlertid, i overensstemmelse med de fleste forfattere, synes T. cristatus også i Trøndelagsområdet å foretrekke tjern og relativt dype dammer som sitt oppholdssted. Arten ser også ut til, især om dagen, å holde seg på dypt vann, i dammer gjerne i de midtre partiene. Denne tendensen er nevnt bl.a. av Ford (1954), Steward (1969) og Hvass (1971).

I Trøndelagsområdet er dype dammer på kulturmark fåtallige. Hagström (1975) har dessuten, i motsetning til Collett (1918), merket seg at T. cristatus er ømfindtlig overfor menneskelige forstyrrelser. Når en også tar i betraktning at spredning av arten i Trøndelagsområdet må skje relativt langsomt på grunn av de lyse sommernettene, og dessuten, som en skal komme tilbake til, at arten er svært preget av et akvatiske levevis, er sjansene små for at T. cristatus i Trøndelagsområdet skal finne en passende, eutrof dam.

Når det gjelder surhetsgraden i vannet kan en også merke seg ulikhetene mellom det som er rapportert fra sørligere strøk og det en har funnet i Trøndelag. Creed (1964) og Sova (1973) noterte surhetsgrader i vann der T. vulgaris og T. cristatus ble funnet henholdsvis i England og Romania. T. vulgaris kunne leve og formere seg ved en pH-verdi i alle fall ned i 5,5, mens T. cristatus sjelden ble funnet i vann med pH under 7,0. Poul Lindhard Hansen, Skagen (pers. med.) har i Danmark observert at T. vulgaris formerer seg i Lobelia-sjøer med pH helt ned i 4,7 til 4,8, og Torkel Hagström, Göteborg (pers. med.) har endog funnet T. vulgaris i vann med pH på 4,2. Om formering har funnet sted i så surt vann vites imidlertid ikke med sikkerhet. Dette er svært lave pH-verdier.

Bestander av Salmo trutta (ørret) kan i følge Dannevig (1968) (se også Økland 1975) vanligvis ikke opprettholdes i vann surere enn pH 4,7. Ellers har noe varierende verdier fra pH 4,5 til 5,5 vært angitt som nedre letale grense for S. trutta, S. salar (laks) og Salvelinus alpinus (røye) (K. Dahl 1926, Lunde 1926, Snekvik 1969, Bua & Snekvik 1972). Almer (1972) har vist at i klarvannssjøer på Sveriges vestkyst får Rutilus rutilus (mort) reproduksjonsvansker ved en pH-verdi like under 5,5, mens både R. rutilus og Esox lucius (gjedde) i humøse sjøer kan forplante seg ved pH rundt 4,0-4,5. I humøst vann ser fisk i det hele tatt ut til å å tåle bedre både lavere pH-verdier og den toksiske effekten av metaller som kopper (Cu) og sink (Zn) (Grande 1966, Almer 1972, Hagen & Langeland 1973). Liknende virkninger ser også ulike salter i vannet ut å ha (Bua & Snekvik 1972).

Ut fra dette er det mer forståelig at salamanderartene kan trives på sure og humøse lokaliteter. Lokalitetsbeskrivelsene for T. vulgaris og T. cristatus fra Sør-Skandinavia og Mellom-Europa er mangelfulle, men i følge Sjørs (1963) forekommer Sphagnum-myrer og myrvann i vår forstand sjelden utafor det boreale barskogsbelte; og om slike skulle eksistere i Sør-Skandinavia og Mellom-Europa, er de vel neppe undersøkt grundig med hensyn til forekomst av salamander.

En kan imidlertid ikke helt se bort fra, som Mayr (1970) mener, at et nisjeskifte kan finne sted under påvirkning av uvanlige miljøfaktorer i isolerte populasjoner i periferien av utbredelsesarealet for en art, og at dette kan ha skjedd med T. cristatus opp mot nordgrensa for sin utbredelse.

4.4.2. Habitat - tilpasning

Voksne T. cristatus er i Trøndelagsområdet gjennom størstedelen av sommeren observert i vann, ofte lenge etter at T. vulgaris har gått på land. Vanlig er det også å finne akvatiske juvenile T. cristatus, dette i motsetning til T. vulgaris.

Det er mulig at T. cristatus kompenserer for de lyse sommernettene i Trøndelag ved å forlenge vannoppholdet og dessuten også ved å velge de dype brunfargete myrtjerna til oppholdssted. De skulle på denne måten finne en egnet belyningsgrad for sitt nattlige levesett. I enkelte noe grunne myrtjern i Rindal er T. cristatus funnet å grave seg ned i dyet om dagen.

Som også Gislén (1949) skriver, er T. cristatus på nordlige breddegrader (Ångermanland) svært mørke av farge. I Trøndelagsområdet er dyra svarte eller nesten svarte med et nokså smalt gult eller rødlig felt langs buken; i enkelte tilfelle kan dette fargete partiet være forsvinnende lite. I Osloområdet og i Sør-Sverige er T. cristatus brun (mørkere eller lysere) og vanligvis med et bredt farget bukfelt. Som Herre (1933) har påvist, skifter salamanderne raskt farge etter omgivelsene, og ettersom arten i alle fall i Trøndelagsområdet vesentlig lever i dype myrtjern blir fargen deretter. En må likevel rekne med en viss seleksjon av mørke individer mot nord, da dyra her, spesielt i den ikke-nattaktive perioden tidlig på våren, har bruk for all den strålingsvarme de kan få. T. cristatus fra Trøndelag holdt i akvarium mister heller ikke noe av den svarte fargen.

Adaptasjonen til dype, mørke tjern hos T. cristatus kommer også fram i artens oppførsel ved luftsnapping; dette innebærer en kvikk svømmetur opp i overflata, en rask utveksling av luft og umiddelbart deretter retur rett ned i dypet. T. vulgaris henger etter luftutvekslinga ofte litt i vannflata før den setter kursen nedover. Disse handlingsmønstrene er også observert av Collett (1918) og Steward (1969).

De to artene har i følge Freytag (1954) også ulik temperaturpreferanse, i det T. vulgaris under forsøk helst velger 23,5°C og T. cristatus 20,6°C (se også Kauri 1964). Dette er trolig en av årsakene til at T. vulgaris gjerne holder seg på de relativt grunne partiene av dype tjern. Øynenes struktur og tilpasning til lys (se side 53) og en mindre utpreget nattaktivitet enn en finner hos T. cristatus skulle også medvirke til dette. Det er således forståelig at T. vulgaris trives godt i smådammer som lett varmes opp av sola.

T. vulgaris har neppe behov for dype, mørke tjern i den grad T. cristatus har det. Med sin vide økologiske amplitude trives den imidlertid godt på disse lokalitetene, såvel som på andre lokalitetstyper. Et mer terrestrisk levevis og en større grad av tilpasning til lyse netter gjør det dessuten mulig for T. vulgaris å spre seg til flere lokaliteter enn T. cristatus, og det kan være grunnen til at den første arten også innen myrvannslokalitetene er vanligere enn den andre. Dessuten, som en skal komme tilbake til, ser T. vulgaris ut til å være mindre utsatt for predasjon fra fisk (se side 138).

Jeg har her diskutert unglelokalitetenes beskaffenhet. Det er trolig her avgjørelsen finner sted hvor stor populasjonen rundt tjernet

eller dammen skal bli. På land vil salamanderne oftest ha nok av både skjulesteder og byttedyr. I tjernet eller i dammen er tettheten av salamanderne mye større enn på land. Selv om det er bytte nok, vil stor tetthet av amfibier, liksom hos en del andre virveldyr, medføre liten reproduksjon. Dette er sannsynligvis organisert ut fra synsinntrykk via hypofysen (Frazer 1973). Femtjerna ved Rindal kan kanskje være et eksempel på dette. Selv om tjerna har en svært stor tetthet av voksne T. cristatus, har det vært relativt sjelden å se larver av arten der. De voksne dyra består av en svært stor prosent gamle dyr (bilag 11).

4.4.3. Uløste problemer med hensyn til habitatets beskaffenhet

I flere observerte tilfelle kan salamanderartene finnes i ei tjørn i et distrikt men ikke i tjørna noen få hundre meter borte. Slike tilfeller er også nevnt hos Collett (1918) og S. Johnsen (1919). Grunne myrpytter og sterkt brunfarget vann ser som oftest ut til å unngås av begge artene. Lokaltetstypen og hydrografien kan således bety en del, men flere eksempler har likevel ikke latt seg forklare ut fra dette. Et tilfelle er Tvibotntjørna i marka øst for Rindal sentrum. Den ligger knapt 150 meter sør-øst for Femtjerna, som er en av de beste lokalitetene for T. cristatus i hele Trøndelagsområdet og hvor også T. vulgaris fins. nokså tallrik. Formasjonene og vegetasjonen på land er tilsynelatende nokså lik ved de to tjerna. Et lite bekkesilder fører fra Femtjerna og ned i Tvibotntjørna som ligger 5-10 meter lavere ned. Begge tjerna er hva en i Trøndelagsområdet ville kalle typiske salamandertjern: myrtjern med grunne og dype partier, uten fisk og med sparsom vegetasjon bestående av Nymphaea candida (kantnøkkerose), Menyanthes trifoliata (bukkeblad) og Carex spp. (starr), Tvibotntjørna er litt dypere og med noe mer vegetasjon enn en finner i Femtjerna. De hydrografiske forhold i Tvibotntjørna likner de fra Femtjerna: pH ligger på 7,2 (Femtjerna 7,2), kloridinnhold 2,0 (2,0) mg/l, KMnO_4 -forbruk 46,5 (47,4) mg/l, total hardhet og CaO -hardhet 14,5 og 12,5 (14,0 og 12,0) mg/l og ledningsevne 54 (53) micro-siemens. Likevel har verken egne undersøkelser, Ola Løseth eller folk ellers i Rindal brakt for dagen T. cristatus eller T. vulgaris fra Tvibotntjørna.

4.4.4. Det terrestriske miljø

Ikke bare ynglelokaliteten, men også det terrestriske miljø kan begrense forekomsten av Triturus-artene. Erfaring viser at både T. vulgaris og T. cristatus foretrekker sjøer og dammer som ligger i nær tilknytning til skog eller buskas. Tjern og dammer på større myrområder uten skikkelig tørt land i nærheten mangler alltid salamander, og den myrvannslokaliteten i oversikten (bilag 18) som ligger lengst fra skogen, er S. Lokmyrtjern, Smistad (Trondheim) der de nærmeste trærne og det tørre landet ligger 40-60 meter unna både i øst og vest. Dette tjernet har tilsynelatende bare en liten populasjon av T. cristatus. På nesten alle andre lokaliteter vokser skogen bare få meter fra vannkanten der dyra leker.

Ren myr gir trolig få oppholdssteder for terrestriske salamandere. Dyra foretrekker noenlunde tørre omgivelser for sitt landopphold, og direkte våte steder unngås. Mose, stubber og røtter i skogkanten gir imidlertid ypperlig skjul og holder samtidig en viss grad av fuktighet. Mest avgjørende er likevel overvintringa som bare i sjeldne fall foregår i vann (se Hagström 1970, 1972). Oftest skjer den på land i ganger i jorda, i morkne stubber eller dypt under lyngen (se side 55). Høyden over havet setter i tillegg til den kortere sommeren også en grense for utbredelsen ved at den tette skogen forsvinner, og Picea abies (gran) og Pinus sylvestris (furu) skiftes ut med Betula sp. (bjørk) og Salix sp. (vier).

4.4.5. Byttedyr

Det er allerede nevnt (side 53) at T. cristatus bruker luktesansen i større grad enn T. vulgaris gjør det under jakt. En fullstendig blind T. cristatus viste seg endog under forsøk utført av Cooke & Fulford (1971) å være en bedre jeger enn normale dyr. I dette tilfelle ble det riktignok antatt at fysisk kontakt med byttet eller registrering av vannstrømminger var det avgjørende for salamanderens suksess, og at stor tetthet av byttedyr var nødvendig for resultatet.

Hvilke byttedyr T. vulgaris i Skandinavia lever av er til en viss grad undersøkt av Kauri (1959) og mer inngående av Dreyer Olsen (1974). Sett under ett ser her Chironomidae-larver, men også i høy grad cladocerer ut til å være viktige; dessuten inngikk både mollusker og terrestriske insekter i kosten. Avery (1968) fant at T. vulgaris,

T. cristatus og T. helveticus i England tok byttedyr som sto i et visst størrelsesforhold til salamanderne. Både T. vulgaris og T. cristatus tar rumpetroll av Rana temporaria (vanlig frosk) opp til henholdsvis 260 og 1000 mg dvs. 32-33 og 45-50 mm (Cooke 1974), og Sjøgren (1947) har vist at fiskeyngel på opptil 1,7 cm for T. vulgaris og 3 cm for T. cristatus kan inngå i dietten. T. cristatus er også rapportert, bl.a. av Hagström (1971), å sette til livs fullvoksne eksemplar av T. vulgaris. Steward (1969) forteller at T. vulgaris ofte svømmer i de fri vannmasser eller nær overflata og jakter på frittlevende krepsdyr og insekter, eller den undersøker små flytende objekt på vannflata. T. cristatus derimot menes i langt større grad å drive jakt på botn. Uten at det nevnes, framkommer dette også tydelig av Averys (1968) materiale.

Foreløpige undersøkelser fra Sætertjørna, Ekne (Levanger) der begge artene lever, indikerer at Stewards (1969) iakttakelser også stemmer for Trøndelagsområdet. Ventriklene hos T. cristatus herfra viser en stor prosent Gammarus lacustris, som først og fremst er et botndyr. T. vulgaris derimot har spist få G. lacustris, men store mengder cladocerer og dessuten pupper av Chaoborus, og disse hører de fri vannmasser og de øvre vannlag til. Det kan også i denne sammenheng nevnes at voksne T. cristatus i Sætertjørna har en sterkt rød bukfarge, mens den på alle andre undersøkte lokaliteter (der G. lacustris ikke fins) er orange eller gulaktig. Voksne T. vulgaris fra Sætertjørna viser ingen fargeforskjell fra andre lokaliteter. Den røde fargen hos T. cristatus skyldes sannsynligvis carotenoid fra G. lacustris. (Om rød kjøttfarge hos fisk se B.O. Johnsen 1973.)

Om voksne T. cristatus er botndyr og T. vulgaris i større grad er knyttet til selve vannmassene, er forholdet det motsatte hos larvene av disse artene. Selv om dette er helt iøynefallende ved besøk av et salamandertjern i juli-august, er fenomenet ikke nevnt i litteraturen: De middelstore larvene av T. cristatus henger i de midtre vannlag eller ofte ganske høyt i vannmassene og jakter på smådyr på en helt tilsvarende måte som beskrevet for voksne T. vulgaris. (Fullvoksne larver søker imidlertid ned mot botn.) Larvene av T. vulgaris er i langt større grad knyttet til botn (side 138). Dette vises også av mageprøvene fra Sætertjørna. T. cristatus-larver har riktignok noen få G. lacustris og en del Chironomidae-larver i ventriklene, men mest dominerende er de store mengdene av store og små cladocerer. Hos T. vulgaris-larvene er cladocerer svært sparsomme, mens G. lacustris, Chironomidae-larver og planorbider er vanlige.

En kan anta at denne nisjeforskjellen hos voksne larver av både T. vulgaris og T. cristatus for en del hindrer kanibalisme i den tid både voksne dyr og larver fins i vannet. Larvene av T. cristatus får også som regel være i fred av voksne T. vulgaris, som tidlig går på land. Artene inntar således i vann hver sin nisje både som voksne og larver, og går derfor utmerket sammen i et felles tjern eller dam.

Om betydning av G. lacustris som byttedyr for salamanderne se under diskusjonen om vekst hos T. vulgaris- og T. cristatus-larvene (side 88 og 92)

5. UTBREDELSE, ZOOGEOGRAFI

5.1. Historikk

Den første utførlige oversikt over norske amfibier og reptilier ble gitt av Collett (1879). Det grunnleggende verk, også fra Colletts hand (1918) ble utgitt av Alf Wollebæk etter forfatterens død. Her omtales Triturus vulgaris og T. cristatus over 33 sider, og det hovedmønster Collett gir for utbredelsen av artene er blitt fulgt av alle seinere forfattere som omtaler salamandernes utbredelse i Norge (Ruud 1949, Støp-Bowitz 1950, Kauri 1959, 1970). Nyere observasjoner har likevel kommet til i perifere strøk av det kjente utbredelsesområdet, og enkelte av disse finnestedene har ligget tilsynelatende isolert fra andre forekomster av arten (S. Johnsen 1919, 1935, Wollebæk 1932, 1936, Willgohs 1950, Soot-Ryen 1948, 1952, Dolmen 1972).

Tre områder i Norge har vært av spesiell interesse å få undersøkt med hensyn til forekomst og utbredelse av salamander:

1) Telemark. Collett (1879) nevner i sin første oversikt over amfibiene en meddelelse til fiskeri-inspektør Landmark om forekomst av T. vulgaris på et sted i Seljord, muligens så høyt oppe som i bjørkebeltet. I sin annen oversikt nevner Collett (1918) ikke noe om dette. S. Johnsen (1919) opplyser imidlertid at allerede kappelan Wille (1786) hadde omtalt "gramen", Lacerta palustris, fra Seljord; den holdt til i tjern og ødela fisken. Dessuten hadde Johnsen selv i 1909 sett salamandere i nabokommunen Kviteseid, men uten at han i skrivende stund (1919) kunne huske hvilken art det dreide seg om. Willes (1786) Lacerta palustris skulle imidlertid, dersom artsbestemmelsen var riktig, være ensbetydende med Triturus cristatus (LAURENTI). Selv om L. Müller & Mertens (1934) og Mertens & Müller (1940, 1960) mener at Linnés (1758, 1761, 1788) tre former Lacerta vulgaris, L. aquaticus og L. palustris er synonymmer for T. vulgaris (L), var det i alle fall Linnés ettertids alminnelige oppfatning at L. palustris betegnet hva vi i dag kaller T. cristatus. Collett (1879) hevder også dette syn. (Se også Statius Müller 1774.)

Telemarksforekomsten av salamander er også nevnt av Støp-Bowitz (1950), uten at nye funn er blitt gjort som kunne fastslå arten.

2) Vestlandet. T. cristatus er som eneste art funnet spredt fra Haugesund til Bergen. Zoologisk Museum i Bergen har imidlertid et

eksemplar av T. vulgaris fra gammel tid, som i følge journalen skal være funnet ved Bergen og være innkommet som gave fra konservator Hysing (S. Johnsen 1919). Dette nevnes også av Collett (1879, 1918). S. Johnsen (1935) setter imidlertid et lite spørsmålstegn ved riktigheten av opplysningen, og bortsett fra hos Støp-Bowitz (1950) nevnes ikke dette funnet av seinere forfattere.

På mange lokaliteter er T. cristatus lettere å finne enn T. vulgaris, og spesielt larver av T. cristatus oppdages lett under sin jakt i øvre vannlag. T. vulgaris kan derfor også muligens finnes på Vestlandet, kanskje til og med på de samme lokaliteter som T. cristatus.

3) Trøndelagsområdet. Collett (1879, 1918) angir seks finnesteder for T. vulgaris i Trøndelag: Selbu, Trondheims omegn, Rissa, Steinkjer, Snåsa og Grong. Siden er T. cristatus også funnet nordenfjells, og ytterligere noen få finnesteder for T. vulgaris er angitt herfra (Wollebæk 1932, Soot-Ryen 1948, 1952, Dolmen 1972, Dolmen, Sæther & Aagaard 1975). Colletts angivelse av Triton aquaticus eller T. punctatus (= Triturus vulgaris [L.]) i Rissa er seinere ikke bekreftet ved funn. Dette området ligger nær opp til der T. cristatus flere steder er funnet, og det er mest sannsynlig at den observasjon Collett oppgir egentlig gjelder sistnevnte art. Museumsmateriale fra Rissa eksisterer ikke, og en kjenner til at Collett i andre tilfeller har trukket feilaktige slutninger på grunnlag av det daværende kjente utbredelsesmønster for salamanderartene (S. Johnsen 1919).

Den tilsyntelatende isolerte forekomsten av T. cristatus i Stjørna på Fosenhalvøya har vært av interesse, da nærmeste finnested for arten i luftlinje har ligget over 160 km borte, i Undersåker, Sverige, og nærmeste norske funn har vært Ytre Rendal 230 km unna.

Av like stor interesse har Soot-Ryens (1948) opplysninger om salamander på Sømna vært. Heller ikke her har noe eksemplar blitt tatt vare på, og hvilken art observasjonene dreier seg om har derfor vært usikkert. Soot-Ryen (1952) angir imidlertid T. vulgaris fra Mostjørna i Vefsn, og en larve herfra er konserverv i Tromsø Museums samlinger. Notisen om dette funnet er blitt forbigått i seinere litteratur, og Grong i Namdalen er blitt stående som nordgrense for arten i Norge, med forbehold om den usikre forekomsten på Sømna (Kauri 1959, 1970, Lund 1964, Høst 1967).

S. Johnsen (1935) og Kauri (1959, 1970) antyder, som tidligere nevnt, muligheten for at populasjonen av T. vulgaris i Trøndelag henger

(eller har hengt) sammen med bestanden i Jämtland, og Kauri (pers. med.) har derfor vært interessert i en nærmere kartlegging av artens utbredelse i Trøndelag.

5.2. Metodikk

5.2.1. Kartleggingsarbeidet

Arbeidet med å kartlegge salamanderlokaliteter i Trøndelagsområdet tok til i 1971, men først sommeren 1973 kunne en for fullt drive innsamlingsarbeid. Artikler og opprop i 23 lokalaviser i Trøndelag, Nordmøre og sørlige deler av Nordland fylke, samt radioprogram i Trøndelags lokalsending er blitt benyttet. Videre er det blitt sendt forespørsler til ungdomsskoler og gymnas i det aktuelle området, samt til privatpersoner som skulle kunne ha kjennskap til forekomst av dyra. Biologer ved Universitetet i Trondheim og ved lærerskolene i Trøndelag er likeledes blitt forespurt og ellers andre som har hatt tilknytning til det biologiske faglige miljøet omkring Trondheim. Viktigst i kartleggingsarbeidet har imidlertid egne reiser vært. Nye observasjoner er på denne måten gjort, og de aller fleste oppgitte funn er dessuten kontrollert. En slik kontroll har vist seg nødvendig, ikke minst fordi salamandere i Trøndelagsområdet er temmelig ukjente dyr. Folk har i flere tilfelle forvekslet salamander med firfisle og også blandet sammen de to salamanderartene.

For å få et bedre bilde av salamandernes utbredelse i Norge utafor Trøndelagsområdet har jeg også sendt forespørsler til de zoologiske museene i Oslo og Bergen, og dessuten til de zoologiske avdelingene ved museene i Tromsø, Stavanger og Kristiansand. Et opprop er også blitt satt inn i tidsskriftet "Fauna" (1-1975). Dessuten har jeg besøkt enkelte områder sørafjells, spesielt øvre Telemark, for å få klarlagt forekomstene der. Likeså har undersøkinger vært gjort i midtre deler av Sverige.

Kartserien M 711 (topografiske kart i målestokk 1:50 000) bygd på flyfotos har vært til god hjelp under dette arbeidet, da spesielt mindre tjern og dammer uten betydelig utløp har vist seg å være tilholdssted for salamander. I de deler av landet som ennå ikke er dekket av serien M 711, er de mindre presise rektangelkart og gradteigskart i målestokk 1:100 000 brukt. I noen tilfelle har en i tillegg anvendt

flyfotos.

På denne måten er store deler, spesielt av Trøndelagsområdet, undersøkt i felt, først og fremst de lavereliggende deler i sentrale strøk som langs Trondheimsfjorden og de viktigste dalene som Rindal/Surnadal, Orkdal, Gauldal, Stjørdal, Verdal, Namdalen osv. På strekningen mellom Grong og Mosjøen er stort sett alle på kartet avmerkete dammer, tjern og mindre vatn i rimelig nærhet av europavegen (E-6) besøkt. Området dekkes imidlertid ennå ikke av den nyere kartserien, og betegnende nok er den tilsynelatende eneste eksisterende salamanderlokaliteten mellom Grong og Mosjøen ikke avmerket på kartet, og den ble heller ikke funnet under disse undersøkelsene.

Andre relativt grundig undersøkte strøk er Agdenesområdet, deler av vestlige Fosenhalvhøya, strekningen mellom Støren og Oppdal i Sør-Trøndelag, grensetraktene mot Sverige i Meråker-fjella, Inderøy og delvis Steinkjer/Snåsa-distriktet. I Trondheim kommune og dessuten i området mellom Trondheim, Hommelvik og Selbusjøen er praktisk talt alle på kartet avmerkete vannansamlinger undersøkt med hensyn til salamander. De nærværende undersøkelsene har gitt minst 174 finnesteder for T. vulgaris og 45 for T. cristatus i Trøndelagsområdet i mot henholdsvis 7-8 og 1 etter Collett (1918), Wollebæk (1932) og Soot-Ryen (1948, 1952). For områder sørafjells har en i tillegg fått inn opplysninger om ikke tidligere publiserte funn fra 31 lokaliteter for T. vulgaris og 10 for T. cristatus.

5.3. Resultat

5.3.1. T. vulgaris i Trøndelagsområdet

Lokalitetene for T. vulgaris i Trøndelagsområdet er oppført i bilag 18.

Arten har sin hovedutbredelse i de lavereliggende strøk sør-øst og øst for Trondheimsfjorden (fig. 42). I området mellom bykjernen i Trondheim og sørenden av Jonsvatnet inneholder så godt som alle fiskeløse sjøer og dammer T. vulgaris og/eller T. cristatus. I vestlig retning strekker T. vulgaris sitt utbredelsesområde i alle fall så langt som til Surnadalsøra, og arten er vanlig flere steder i Nordmarka i Surnadal, og dessuten i Rindal. Den følger ellers dalene i sør og øst og går her nokså høyt opp. Finnesteder i Oppdal og Nerskogen, Rennebu ligger på henholdsvis 560 og 537 m o.h. I tillegg kommer et usikkert funn (forveksling med firfisle?) også ved Nerskogen ved vegen til Jøldalshytta (UTM NQ 340665) i en høyde av 750 m o.h. I Meråkerfjella i Stordalen er larver av både T. vulgaris og T. cristatus funnet i noen små vatn på grensa mot Sverige (belegg på DKNVS, Museet, coll. kunstmaler Andreas Esaissen). Disse ligger opp mot 760 m o.h. Den aller høyeste kjente lokaliteten for salamander i Trøndelag - og også i Skandinavia - ligger imidlertid ved toppen av Geitfjellet, Grong, hvor siv.ing. Asbjørn Engen med flere i midten av august 1955 fant atskillige individer (mellom 20 og 40) i et grunt vatn 830 m o.h. Dyra, som først ble tatt for å være fisk, var i følge Engen (pers. med.) så store som en finger, hadde fire velutviklede bein og var røde under buken. Om en tok dem opp, lå de nokså slapt i handa, men i vannet var de kvikke. En ny undersøkelse av området på samme tid fem år seinere ga imidlertid negativt resultat, og undersøkelser i 1974 med Engen som vegviser likeså.

Mot kysten ser T. vulgaris ut til å være sparsomt utbredt. To lokaliteter er angitt ved Agdenes, men på Fosenhalvøya ser arten ut til å mangle (men se side 117). Innover langs østsida av Trondheimsfjorden, både i breidbygdene og langt opp i de tilstøtende dalene trives arten godt, men lengre nord avtar finnestedene i antall, selv om områdene her er like godt undersøkt som i sør. Nordligst er T. vulgaris funnet i Vefsn, like sør for Mosjøen, og dette stedet ligger på samme breddegrad som Kemi i Finland der arten nordligst er funnet (Mela & Kivirikko 1909, Hecht 1927). Funnene i Vefsn og ved Kemi representerer Europas (og verdens) nordligste kjente lokale populasjoner av T. vulgaris. I Sverige er det nordligste finnestedet et tjern på Långseleberget

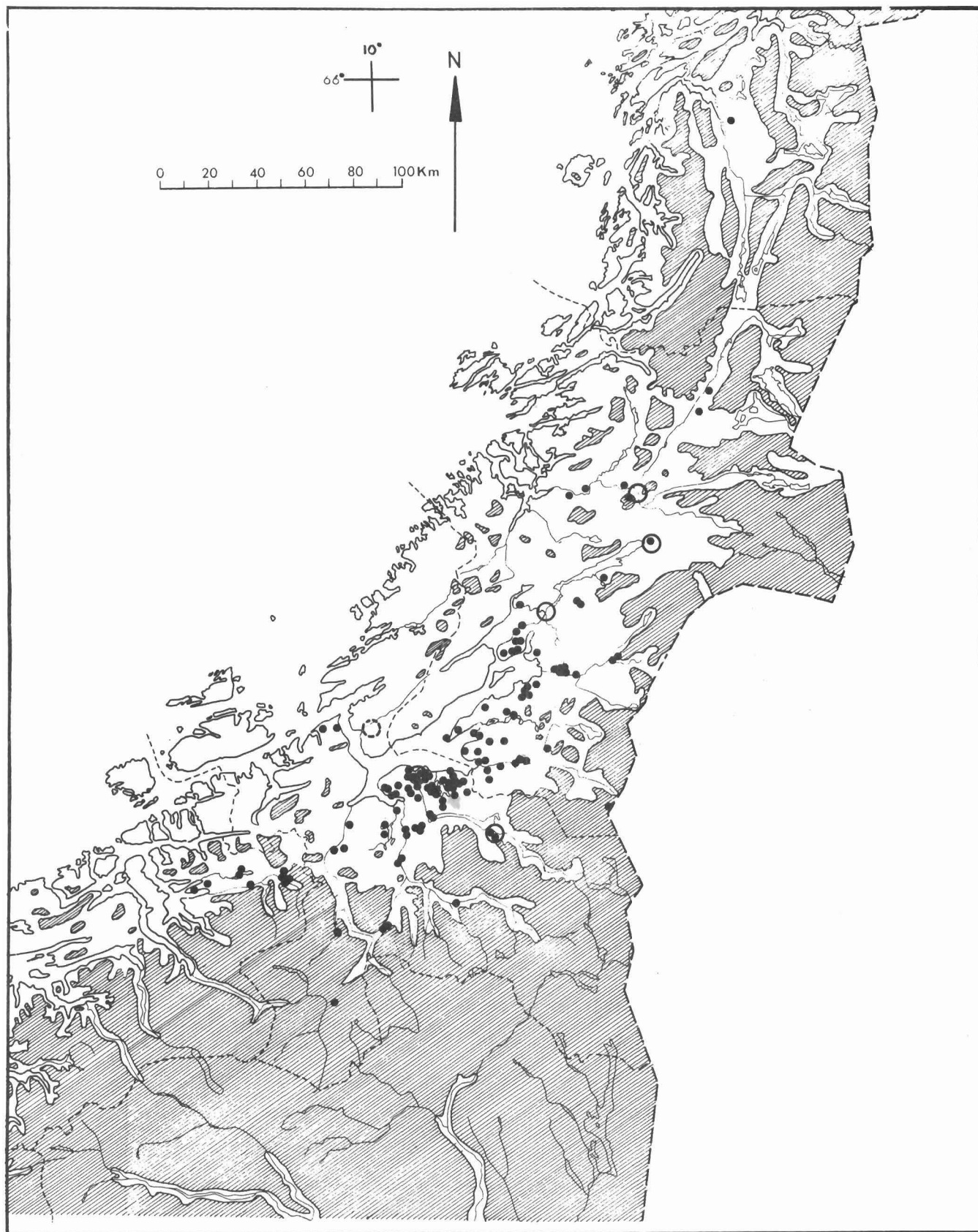


Fig. 42. Utbredelsen av *T. vulgaris* i Trøndelagsområdet. Sirkler betegner lokaliteter oppgitt av Collett (1918); sirkelen i Rissa er brutt, da funnet er usikkert. En prikk representerer ett eller flere lokaliteter for arten. Høyder over 500 m o.h. er skravert.

500 m o.h. ved Stensele der både T. vulgaris og T. cristatus har levd som neotener (se side 139).

Om forekomsten av salamander ved Sømna (fire usikre funn på Sømna og noen tvilsomme opplysninger fra Bindal og Velfjord, se Soot-Ryen 1948) sier lærer Sverre Bjøru, Sandvåg (pers. med.) (Soot-Ryen bodde hos Bjøru under sine undersøkelser av Sømna): "Salamander er ikke konstatert på Sømna." Om de omtalte finnestedene på halvøya sier han videre: "Opplysningene fra Sund og Kvervet er ikke pålitelige." Personlig befaring til dammer og tjern på Sømna i 1971 brakte heller ikke salamandere for dagen. Folk på gardene ved Heståsen, Sund og Kvervet (lokaliteter nevnt av Soot-Ryen [1948]) kjente ikke til salamander. Journalist Erling Nickolaisen, Sæterlandet hadde heller aldri hørt om salamander på Sømna, og en artikkel i Brønnøysund Avis har ikke resultert i nye opplysninger.

En kan likevel ikke avskrive muligheten for at opplysningene Soot-Ryen i sin tid fikk er korrekte og at salamander fins eller har eksistert på Sømna. Erfaringene viser at salamanderne lett forsvinner ved menneskers inngrep i naturen.

5.3.2. T. vulgaris på Østlandet/Sørlandet

Bilag 19 gir en oversikt over lokalitetene for T. vulgaris sør for Dovre. Fig. 43 viser utbredelsen av arten i Skandinavia og Finland.

Den nåværende kjente utbredelsen er i hovedtrekkene den samme som Collett (1918) angir: fra svenskegrensa langs kysten til Stavanger og på Østlandet i et avsmalnende felt fra Oslotrakten nordover til Fron i Gudbrandsdalen. En lokalitet utenfor dette området er blitt publisert av Wollebæk (1936) i Ytre Rendal, og en del finnesteder er ellers kommet til både øst og vest for Oslofjorden.

De nærværende undersøkelser har også ført til nye, interessante funn. Viktigst er kanskje lokaliteter i Kviteseid, som viser at salamanderne S. Johnsen (1919) hadde sett ved prestegarden i Kviteseid var T. vulgaris. Dette bekreftes bl.a. av folk som har hatt tilknytning til prestegarden (Erik Nybø, Oslo; Sverre Bergland, Sandefjord, pers.med.). Arten ble i 1975 ved undersøkelsene også funnet i Tveitgrendi ved Kviteseid. Et funn av T. vulgaris i Gjerpen (coll. Jan Økland 1966) indikerer den sannsynlige spredningsvegen for artene til øvre Telemark.

Collett (1918) oppgir noen små vatn ved Halvorsbøle seter (Jevnaker) som

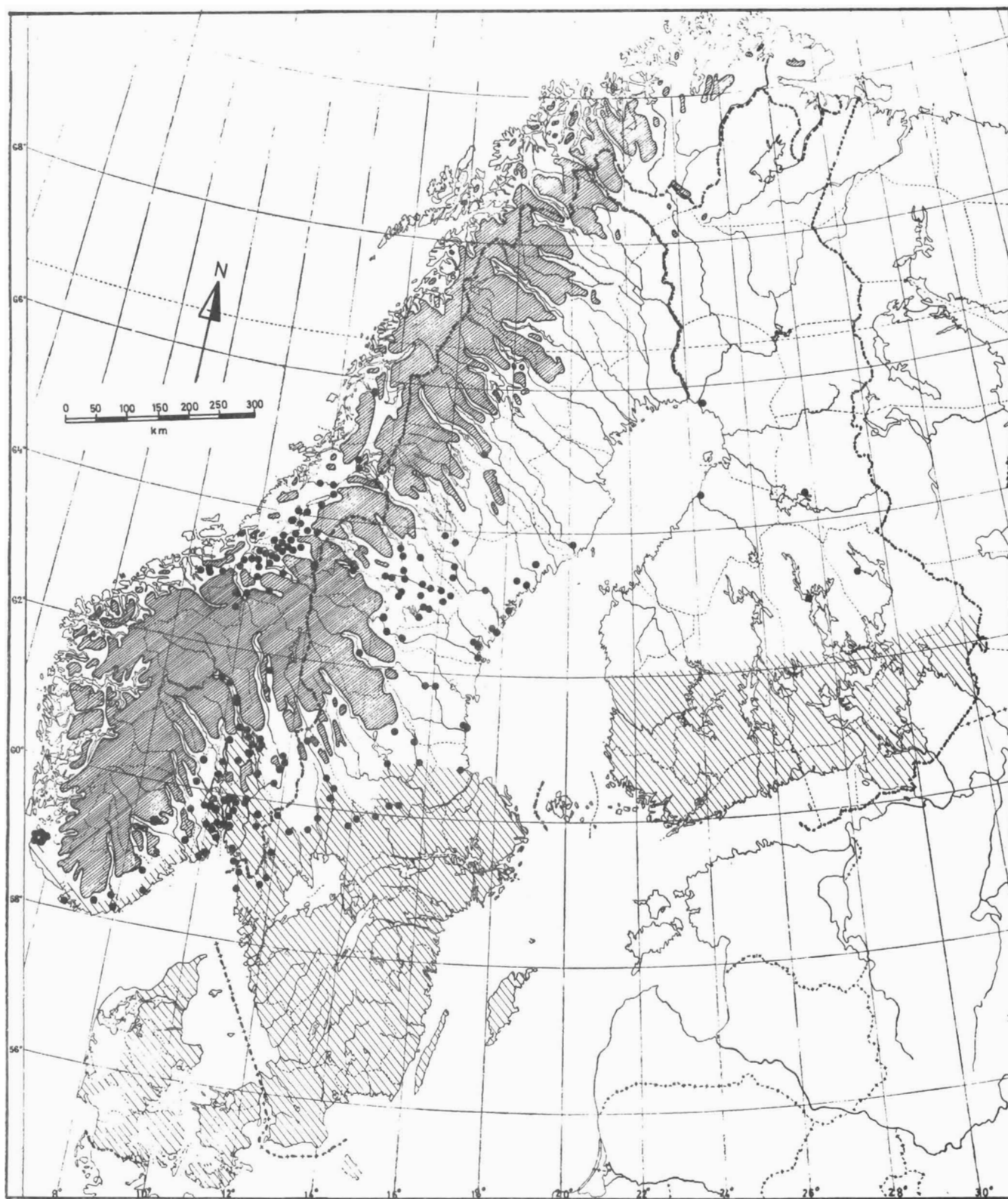


Fig. 43. Utbredelsen av *T. vulgaris* i Skandinavia og Finland. Colletts (1918) angivelser av områder hvor arten er vanlig utbredt, er skravert NV-SØ, likeså funnområder i Danmark, Sør-Sverige og Sør-Finland. (Rissa, se fig. 42, er avmerket med åpen sirkel.) Høyder over 500 m o.h. er tettekravert (NØ-SV). For Danmark bygger kartet på Pfaff (1943), for Sverige på Kauri (1959) og ett enkelt funn fra Dreyer Olsen (1974), for Finland på Mela & Kivirikko (1909) og Koli (1973).

det høyest liggende finnested for T. vulgaris i Norge på 300-340 m o.h. og at arten innover i landet stort sett følger dalbotn. Flere av de nyere funn viser likevel at T. vulgaris godt kan leve i større høyde over havet. Således ligger f.eks. tjern N f. Langtj. Gulsvik (Flå), Størtj. = Bingtj. (Hof) og tjern Nf. Smådamstian, Tveitgrendi (Kviteseid) på henholdsvis 500, 544 og 600 m o.h. Tidligere er nevnt flere funn fra Trøndelag på over 500 m o.h. og ett endog over 800 m o.h.

5.3.3. T. cristatus i Trøndelagsområdet

Triturus cristatus er i Trøndelagsområdet vanlig i tjern og dype myrdammer rundt sørenden av Jonsvatnet, Trondheim (se Dolmen 1972). På vestkanten av Trondheim kommune er den bare funnet i to tjern i Bymarka. Fig. 44 viser utbredelsen av T. cristatus i Trøndelagsområdet (se også bilag 18). Innover langs fjorden er arten funnet ved Hommelvik, i flere tjern ved Fornes, Stjørdal og dessuten ved Ekne, Levanger. I Meråkerfjella ble arten sammen med T. vulgaris funnet av Esaissen i 1944.

Et annet funnområde for T. cristatus er Fosenhalvøya. Det eldste funnet ligger i Blanktjørndalen, rapportert av Edvart Hov og publisert av Wollebæk (1932). Arten er nå funnet flere steder øst og vest for Gjøljavatnet (Bjugn), og en enkel observasjon er gjort så langt nord som på Harbakfjellet ved Stokkøy (Åfjord).

Et tredje område for T. cristatus ligger øst for Rindal sentrum (Dolmen 1972), der den er svært vanlig i ei rekke vannansamlinger.

Sett bort fra lokaliteten i Meråkerfjella på ca. 760 m o.h. ligger ingen av finnestedene for T. cristatus over 350 m o.h. Arten er imidlertid aldri funnet i dalbotn, men alltid noe i høyden, i tjern og dammer på myrlendte og skogbevokste åser og høydedrag.

5.3.4. T. cristatus på Østlandet og Vestlandet

Colletts (1879) kjennskap til T. cristatus sin utbredelse innskrenker seg til området rundt Oslofjorden samt i Mjøs-traktene, men Wollebæk anfører hos Collett (1918) også to nyoppdagete funn fra Hardanger og Haugesund.

I tida etter Collett (1918) har en fått flere opplysninger om funn av T. cristatus fra Vestlandet, nå i alt fem-seks finnesteder (om funn av T. cristatus på Vestlandet se Brinkmann 1916, S. Johnsen 1919, 1935

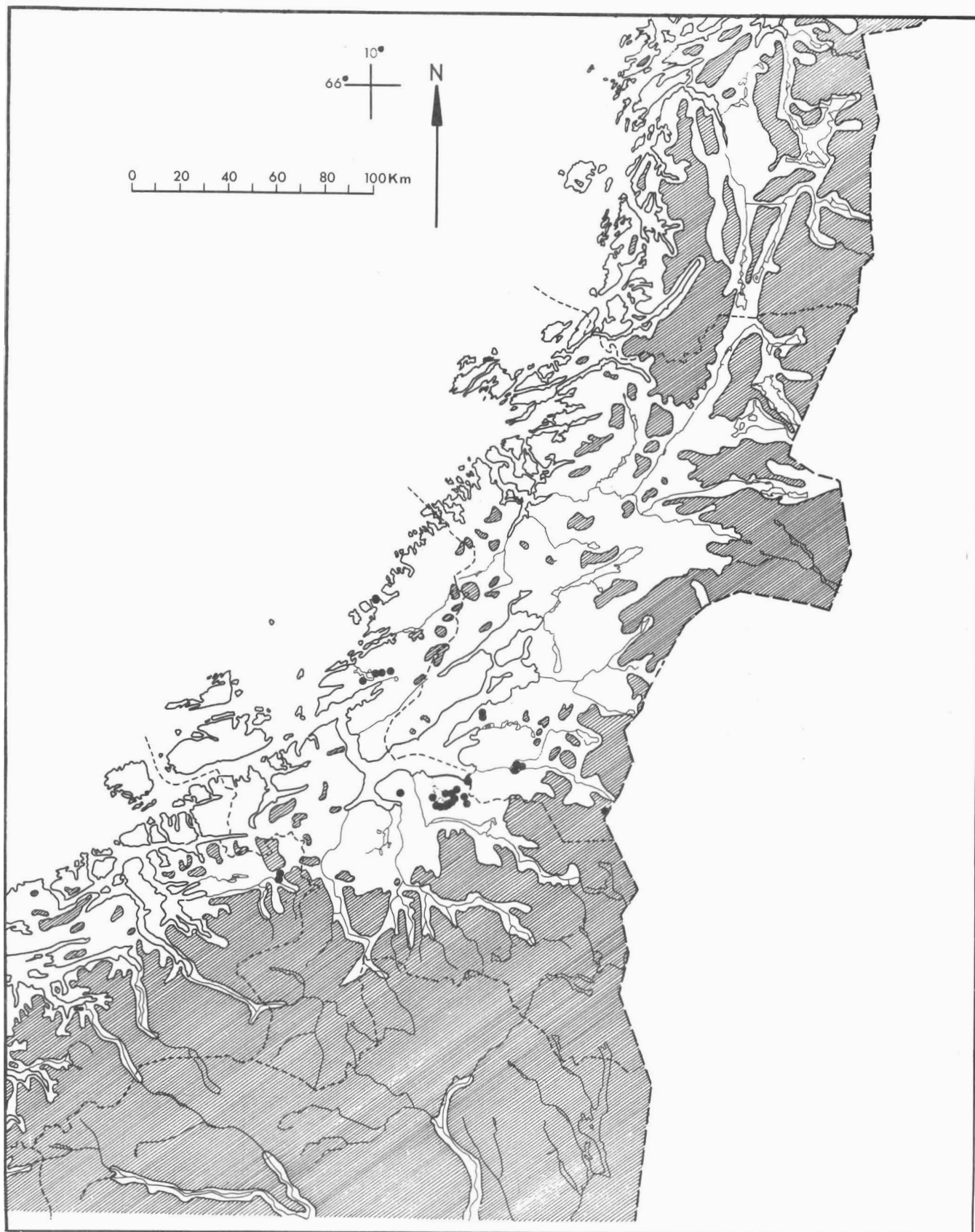


Fig. 44. Utbredelsen av T. cristatus i Trøndelagsområdet.

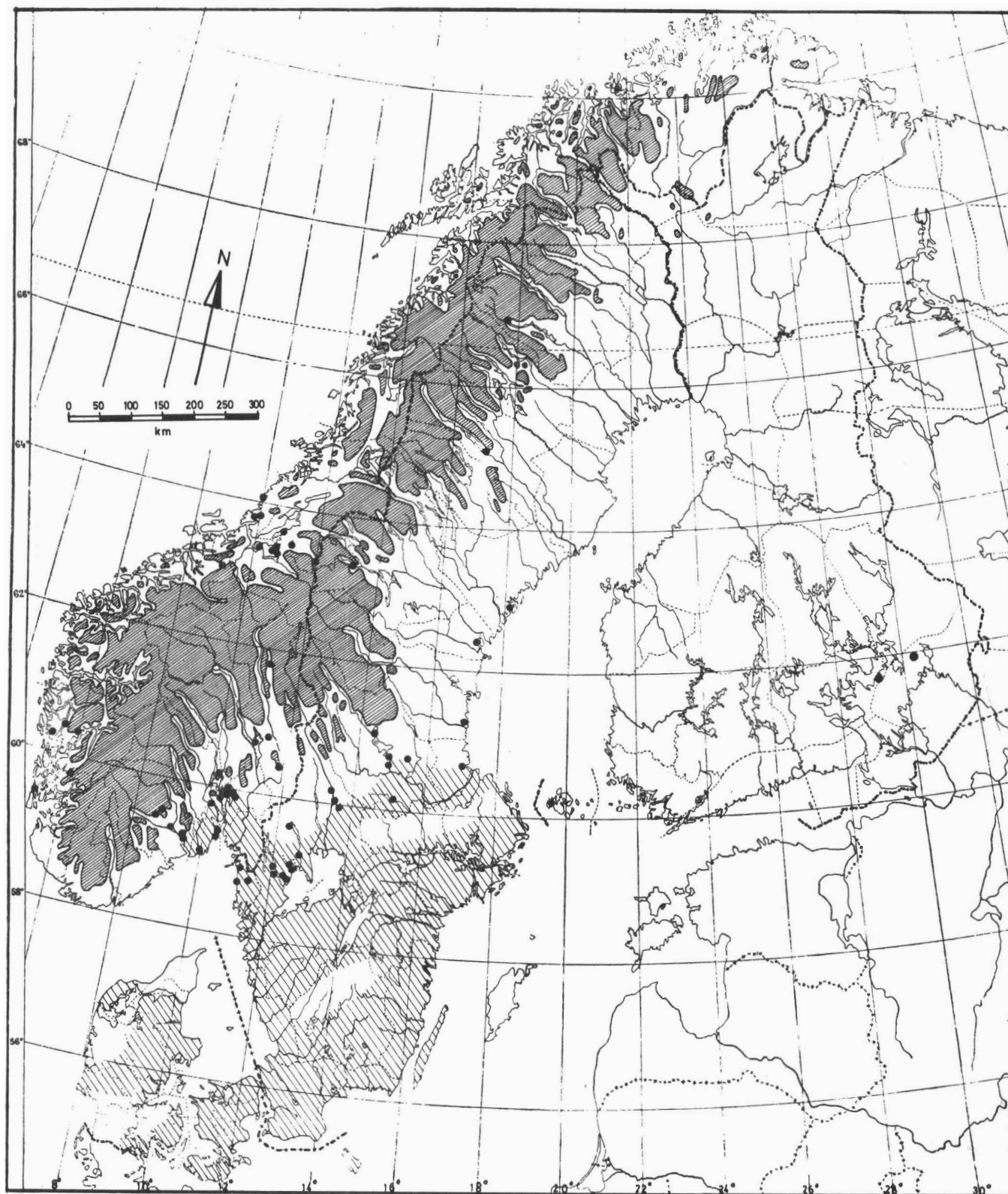


Fig. 45. Utbredelsen av T. cristatus i Skandinavia og Finland.
Forklaring som i fig. 42.

og Willgohs 1950). Arten er siden også funnet i Ytre Rendal sammen med T. vulgaris (Wollebæk 1936). I tillegg har Zoologisk Museum i Oslo en del eksemplarer fra perifere strøk av det utbredelsesområde Collett (1918) har angitt. T. cristatus er også funnet ved Kirkenær i Solør sammen med T. vulgaris.

Under undersøkelserne av øvre Telemark har en dessuten stadfestet Willes (1786) utsagn om forekomsten av Lacerta palustris (= Triturus cristatus) i Seljord, i det en på Seljordsheii fant arten i en dyp myrdam. Kan hende gjalt også meddelelsen om salamander til fiskeriinspektør Landmark (Collett 1879) fra dette området i virkeligheten T. cristatus, da en forekomst av T. vulgaris ennå ikke er stadfestet herfra. I Kviteseid ble T. cristatus funnet i flere myrtjern hvorav T. vulgaris også levde i ett. Likeledes ble T. cristatus funnet ved Lunde, der arten kalles "huldrefisk." Telemarksforekomsten av salamander skulle således være oppklart. Den høyeste funne lokaliteten lå 600 m o.h., men Olav Breiddalen, Kviteseid (pers. med.), hevder også å ha sett T. cristatus i et tjern 640 m o.h.

Fig. 45 viser utbredelsen av T. cristatus i Skandinavia og Finland. Bilag 19 gir lokalitetene av T. cristatus på Østlandet og Vestlandet.

5.4. Diskusjon

5.4.1. Innvandringa til Den skandinaviske halvøy

Både T. vulgaris og T. cristatus måtte fra sine refugier i Sør-Europa (se Steward 1969) i spredningsperioden etter siste istid ha nådd England tidligere enn år 7000-6000 f.Kr. På denne tid steg nemlig havet, samtidig som at landområdene sank nok til å oversvømme Den engelske kanal (Zeuner 1946, Steward 1969). I samme tidsperiode, dvs. i boreal tid (7500-5500 f.Kr.) da Ancylussjøen dekket Østersjøområdet med ferskvann, hadde det lenge vært landforbindelse mellom Danmark og Skåne (Flint 1957). I denne varme og relativt tørre tidsperioden hadde Pinus sylvestris og Corylus avellana (hassel) innvandret til Sør-Sverige og dannet skyggefulle skoger (Flint 1957, Fries 1965) samtidig som et mylder av større og mindre uteroderte og oppdemte vannansamlinger etter istida lå spredt omkring i landskapet. På denne tid skulle begge salamanderartene i Norden ha nådd fram til Danmark og spredt seg over på det

skånske landskap. Det ferske vannet i Ancylussjøen lettet trolig også spredningen av salamander langs strendenes mange dammer og sumper, slik tilfellet var for Emys orbicularis (sumpskilpadda) (Ekman 1922). Også S. Johnsen (1935) og Kauri (1959) regner med at salamanderartene nådde Sverige under tidlig boreal tid. Sett på bakgrunn av det store antall mindre vannansamlinger, og dessuten det gode klimaet, skulle salamanderne kunne spre seg raskt nordover og vestover fra Sør-Sverige. Spesielt den atlantiske tid, 5500-300 f.Kr., med sitt varme og fuktige klima skulle gi amfibiene gode spredningsvilkår. Den egentlige varmetida som begynte her i Atlanticum varte henimot 5000 år. Hafsten (1963) har funnet at middeltemperaturen for juli i Oslotrakten måtte ha vært minst 2°C høyere enn i dag og januar-middel minst 3-4°C høyere (se også Berglund 1968). Isberg (1929) har ut fra Emys orbicularis sin utbredelse i varmetida, vist at de klimatiske forholdene i Sør-Sverige tilsvarte hva en i våre dager finner seks-sju breddegrader lengre sør. Disse temperaturforholdene gjorde at lavereliggende deler av Skandinavias snaufjell den gang var skogbekledte områder, og skoggrensa lå minst 4-500 meter høyere enn i nåtida. Under den atlantiske tid vokste også myrene, og forutsetningene skulle være til stede for salamanderne til å forsere fjellpass både fra Østlandet til Vestlandet og fra Østlandet eller Jämtland til Trøndelag. De sistnevnte passene er også i våre dager delvis skogkledte med Pinus sylvestris og Betula pubescens. Selv om Triturus-artene i våre dager neppe trives i det tørre sand- og morenelandskapet i Østerdalen, var både fuktighet og vegetasjon en annen for 6-7000 år siden.

Både T. vulgaris og T. cristatus er i første rekke lavlandsdyr, men de går i Mellom- og Sør-Europa opp i høyder over 1000 m o.h. (Steward 1969, Mertens 1972). Freytag (1954) oppgir for T. vulgaris i De karniske alper 2250 m. Passene fra Østlandet til Trøndelag over Kvikne eller Røros ligger begge under 700 m o.h., og de laveste partiene mellom Jämtland og Trøndelag, f.eks. Storlien, er ikke høyere enn 600 m o.h.; overgangen til Verdal over Sul er endatil under 500 m o.h.

5.4.2. Småvannene i Meråkerfjella

At begge salamanderartene kom til Trøndelag fra Jämtland må anses som sikkert i og med funn av T. vulgaris og T. cristatus i fjellstrøka i Stordalen, Meråker. De innsamlete dyr herfra består av tre T. cristatus-larver og tre T. vulgaris-larver, foruten et nesten

metamorfosert rumpetroll av Rana temporaria. Størrelsen av larvene samsvarer godt med størrelsen av larver funnet i andre deler av Trøndelag på samme årstid. Dyra, som ble gitt som gave til Museet, ble den gang av professor Erling Sivertsen registrert som T. vulgaris. Sivertsen (1944) angir lokaliteten som "noen små vann i Stordalen, Meråker, borti-mot grensen til Sverige." Kartoteket ved Zoologisk avdeling samt etiketten som følger med dyra gir opplysningene: "Småvannene (Grensen, Sverige) Stordalen, Meråker 13.8.1944." "Noen små vann" eller "Småvannene" menes å være de små vatna som inkluderer Småtjørna mellom fjella Storekluken og Lillekluken, like ved turiststien og på det laveste partiet mellom Norge og Sverige (fig. 46) (Bjerna Bendiksen, Stordalen, pers. med.). Dette stedet ligger på vannskillet ca. 760 m o.h. og like over den lokale skoggrensa (Pinus sylvestris). Besøk på stedet i 1972 og 1973 ga negativt resultat med hensyn til funn av salamander. Lengre ned i dalen ligger dammer og tjern som skulle egne seg bedre for en salamanderpopulasjon enn Småtjørna og vatna deromkring, men heller ikke her ble salamander funnet. At Småtjørna eller de nærliggende vannansamlinger er riktig lokalitet skulle det imidlertid neppe herske tvil om. Stedsangivelsen er god nok, i det disse vatn, tjern og dammer er de eneste i Stordalen i umiddelbar nærhet av grensa. Esaissen oppgir dessuten for funn av Rana temporaria fra det samme området: 1) "Småvannene 'Sverige' Grensen, Kluklan Fjeld Stordalen Meråker) og 2) "Klykkvannet 'Grensen' 'Sverige'." Disse stedene,

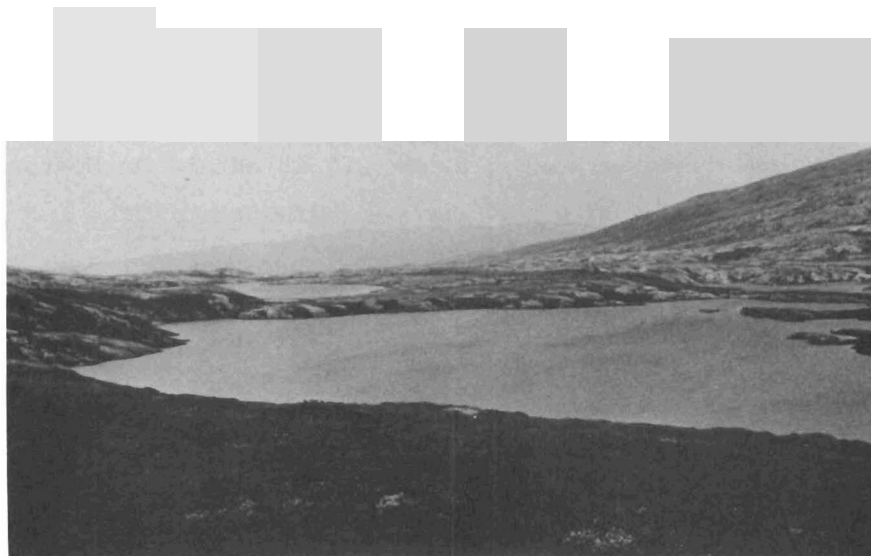


Fig. 46. Småvannene, Stordalen, Meråker, på grensa mot Sverige.

våre dagers Storekluken og Kluktjørna, ligger i umiddelbar nærhet av Småttjørna og de tilhørende vatn og dammer, og viser at disse vannan-samlingene er synonyme med Småvannene.

Velvoksne salamanderlarver og nyforvandlete småfrosk i midten av august viser at selv om sommeren kommer seint i Meråkerfjella kan amfibiene greie å fullføre larveutviklinga i området. Brinkmann (1916) forteller likeledes om rumpetroll av Rana temporaria ved Haugastøl og Smittestøl i 1000 meters høyde over havet allerede 21. juli hadde bak-bein og oppnådd en størrelse på henholdsvis 35 og 37 mm. Som tidligere nevnt (s.88) har UV-lys (høyfjellet) positiv virkning på amfibiers ut-vikling. Temperaturen i smådammer på fjellet kan dessuten i følge Brinkmann ofte ligge betydelig høyere enn lufttemperaturen og således bevirke en rask larvevekst. Muligheten foreligger også at salamanderne i Meråkerfjella var neotener, dvs. de mistet ikke gjellene og forlot aldri vannet.

Dytiscidae-faunaen i de små vatna på grensa til Sverige likner den en finner på salamanderlokaliteter i lavereliggende strøk, ikke minst i myrtjern og myrdammer. Foruten dytiscider ble også funnet rumpetroll av Rana temporaria og to eksemplar av Polyartemia forcipata (tusenbein-kreps) i de mindre dammene (se Aagaard, Dolmen & Straumfors 1975).

Salamanderlokaliteten i Meråkerfjella ligger omkring 40 km fra nærmeste norske finnested for T. vulgaris og T. cristatus (myrtjern ved Flora, Stjørdal) og ca. 70 km fra nærmeste svenske funn av artene (ved Undersåker, se Olsson 1896, Lang 1927, Kauri 1959).

Den rimeligste grunn til at salamander ved de seinere års under-søkelser ikke er blitt funnet i Meråkerfjella er utslipp og spredning av fisk i området (Bjerna Bendiksen pers. med.), og som en skal komme tilbake til, er nettopp dette en viktig årsak til at salamanderbestanden i Trønde-lag, men også i andre steder av Europa, har gått tilbake i historisk tid.

5.4.3. Spredningen innen Trøndelagsområdet

Etter etableringsfasen i Stjørdalen spredte salamanderne seg også nordover og sørover. Sannsynligvis hadde en også andre overganger fra Jämtland og dessuten fra Østlandet til Trøndelag. Hvordan T. cristatus har kommet over til Fosenhalvøya er ikke lett å forklare. En mulig veg går om Steinkjer og Hjøllbotn, men ingen funn i dette området kan under-bygge antakelsen. Kryssning av fjorden på flytende trær kan imidlertid

ikke utelukkes. Stjørdalselva fører store mengder vann ut i fjorden, og delvis svinger disse vannmassene østover forbi Frosta, men en annen del strømmer videre tvers over fjorden (fig. 47). I følge forsker Per Jacobson ved Vassdrags- og Havnelaboratoriet, NTH (pers. med.) har en tømmerstokk ført ut med Stjørdalselva store sjanser for å strande ved Leksviklandet på nordsida av fjorden. Saltholdigheten på overflatevannet

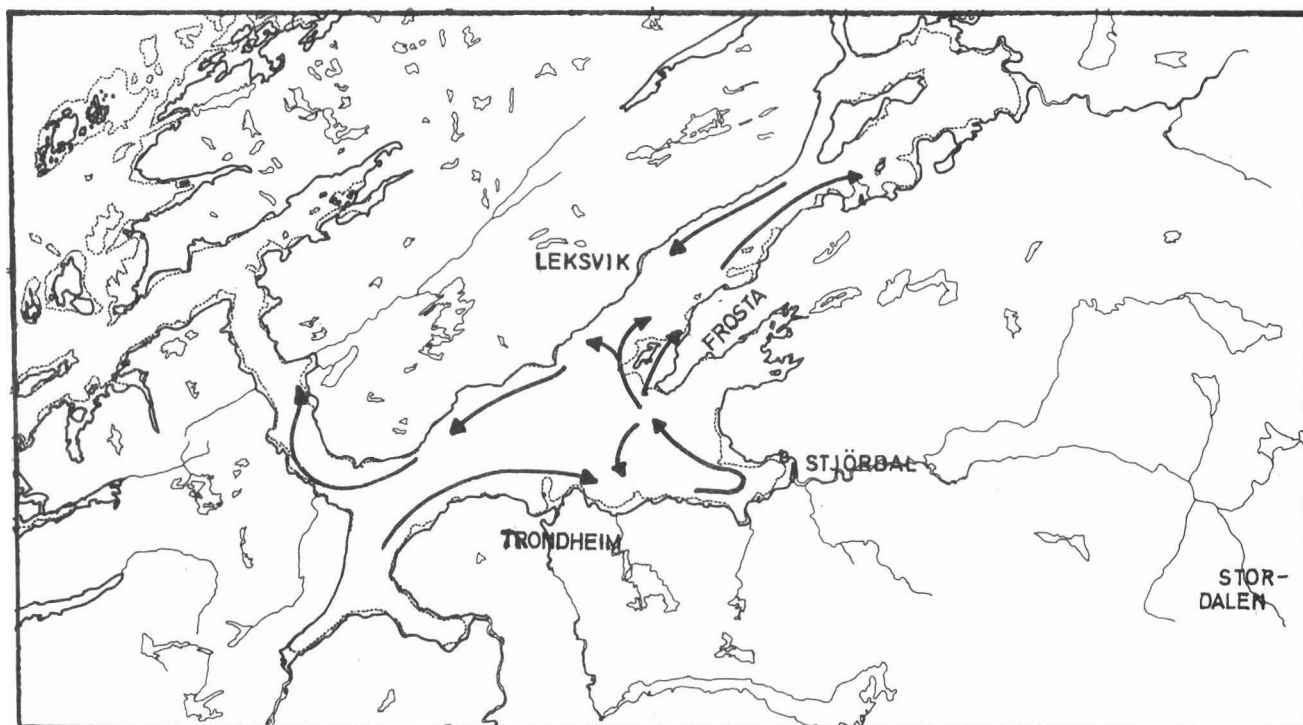


Fig. 47. Strømforholdene i Trondheimsfjorden. (Basert på opplysninger fra cand.real. E. Lande.) Drivved fra Stjørdalselva (Stjørdalen) kan med stor sannsynlighet strande på Frosta eller ved Leksvik.

i en slik strøm kan også i gunstige fall komme ned mot 5-10 ‰ i vårflomstida, selv flere kilometer fra utløpet. Fra funnene av terrestriske T. cristatus ved Hokmyra og Tuvmyra, Øvre Jervan (Trondheim) (coll. N.A. Sørensen) vet en at arten gjerne kryper inn under stokker og tar opphold mellom barken og veden på døde trær. Professor Sørensen fant således en hel del eksemplarer ved undersøkelse av en enkelt nedfallsstokk. Om en slik stokk ble tatt av vårflommen (eller leirfall) skulle den teoretisk sett godt kunne frakte salamandere til Frosta eller til Fosenhalvøya.

Lönnberg (1920) antar noe liknende har skjedd for å spre T. vulgaris til Källskären ytterst i Stockholms skjærgård, over en norsk mil fra land, og S. Johnsen (1935) gjetter på at forekomsten av T. vulgaris på Hvaler utafor munningen av Glomma (endog helt ute på Akerøya) kan tilskrives transport på flytende gjenstander. Lönnberg (1920, 1925) har også vist at i alle fall T. vulgaris kan tåle opphold i vann med saltgehalt på 6 ‰ (brakkvann i Østersjøen øst for Stockholm) over ett døgn uten å ta skade. (For amfibier og sjøbarrierer se Myers [1953].)

I Trøndelagsområdet spredte også T. vulgaris seg nordover og sør- over fra Stjørdalsområdet. Utbredelsesarealet kom først og fremst til å dekke de indre fylkesdelene, men arten nådde også kysten sør for Trondheimsfjorden. Mot nord spredte T. vulgaris seg i alle fall så langt som til Mosjøen, men Saltfjellet i Rana ville trolig være en uoverkommelige økologisk barriere for dyra.

5.4.4. Innvandring til Vestlandet

For T. vulgaris skulle spredningsbetingelsene være noenlunde de samme som for T. cristatus eller sannsynligvis noe bedre (se side 143). I øvre Telemark ser det imidlertid ut som om T. cristatus er vanligere enn T. vulgaris og det kan skyldes en større hardførhet hos T. cristatus klimatisk sett. Arten er funnet lengre nord enn T. vulgaris i Sveriges innland, nemlig i Kvikkjokk, dersom Sundevalls (1850) opplysninger er korrekte (se Kauri 1959).

Begge salamanderartene lever i Tveitgrendi, Kviteseid i alle fall opp til 600-640 m o.h., og med over 2°C bedre sommertemperatur og 3-4°C høyere vintertemperatur (påvist, se side 128) skulle en under den postglaciale varmetid få tilnærmet de samme temperaturforhold på 1000 meters høyde over havet som en i dag har 400 meter lavere. Passene mellom Østlandet og Vestlandet, f.eks. over Haukeligrend-Haukeliseter, kunne ha minst like bra klima og den samme vegetasjon og dyreliv som Tveitgrendi har i dag. Det er derfor overveiende sannsynlig at T. cristatus kom til Vestlandet gjennom disse passene, og artens fravær på Sørlandet skulle også tilsi dette.

Det er også mulig at T. vulgaris i likhet med T. cristatus greide å forsere Langfjella, men at den etter klimaforverringa er slått ut eller i det minste er blitt mer sjelden på Vestlandet.

5.4.5. Begrensende faktorer for utbredelsen på Vestlandet

Vestlandet har en viss likhet med Fosenhalvøya i Trøndelag i og med at T. cristatus også der er funnet som eneste art. Dreyer Olsen (1974) har vist at larvene av T. vulgaris på Stavangerkanten trenger hele fire måneder på sin utvikling, og ofte må de overvintre i dammen under isen, hvilket neppe er særlig gunstig for arten. Han antar derfor at Vestlandet, som gjennomgående har lavere sommertemperatur enn Stavanger og Jæren, er for hardt klimatisk for T. vulgaris, og at T. cristatus, som oftest foretrekker dype tjern og dammer, skulle bedre klare larval overvintring enn T. vulgaris. (Til det kan en si at også T. vulgaris ofte fins i de samme dype tjern som T. cristatus og skulle følgelig greie vinteren like så godt som denne.) Hvor representative Dreyer Olsens salamanderlokaliteter er for Jæren er ikke godt å si. Et funn fra Klepp på Jæren (coll. Jan Økland) (bilag 10 og 19) viser at larver herfra mot slutten av juli har metamorfose-størrelse, men disse dyra kan være overvintrede larver fra året før (sml. Dreyer Olsen 1974).

Dersom Dreyer Olsen (1974) har rett i sin antakelse om at områdene nord for Stavanger utgjør en klimatisk barriere for T. vulgaris sin utbredelse, men ikke for T. cristatus, skyldes det vel neppe at T. cristatus greier larval overvintring bedre enn T. vulgaris, men heller at T. cristatus klarer å gjennomføre larveutviklinga på Vestlandet. Brinkmann (1916) målte larvene av T. cristatus fra Hardanger gjennom en sommer og konkluderte med at den maksimale størrelse (ca. 60 mm total-lengde) og tegn til begynnende metamorfose fikk larvene herifra i begynnelsen av september dvs. to-tre uker seinere enn på Østlandet. Da høsten og vinteren på Vestlandet er mild og sjelden har frost (mildere enn på Stavangerkanten, se Ekman 1922), skulle dette imidlertid være tilstrekkelig for arten. Undersøkelsene fra Trøndelagsområdet viser dessuten at metamorfose godt kan skje ved en lengde under 40 mm (kroppslengde 25 mm) om veksten har foregått langsomt (Fosen).

Det faktum at T. cristatus oppnår en høyere levealder enn T. vulgaris, gir den førstnevnte et fortrinn dersom gytinga eller larveoppveksten gjentagne år skulle slå feil.

Temperaturpreferansen hos Triturus-artene (se side 111) skulle tilsi at T. vulgaris foretrekker varmere sommere enn T. cristatus gjør, og det kan ha betydning for utbredelsen. (Sammenlikn utbredelse og vekst hos artene i Trøndelagsområdet. Arten mangler tilsynelatende på Fosenhalvøya, og på Agdenes skjer larveutviklinga nokså langsomt; det minste

kjønnsmodne dyr [unntak Oppdal] i Trøndelagsområdet, Jämtland og Østlandet er dessuten tatt her.) Vestlandet har i følge Ekman (1922) noe kjøligere sommere enn Jæren, men enkelte områder, f.eks. Bergen, har bedre klimatiske forhold om sommeren enn f.eks. Sola har. Fotoperioden og aktivitetsperioden for larvene er også lengre i nord. Den relative solskinnstid er imidlertid betydelig mindre på Vestlandet (Bergen) enn på Jæren i sommermånedene (Norsk Meteorologisk Årbok 1969-71) og dette kan være avgjørende for temperaturen i yngledammene og dermed også for larvenes vekst og utvikling.

Når dette er sagt må en legge til at T. vulgaris er vist å kunne leve og forplante seg normalt under strengere klimatiske forhold enn dem en finner på Vestlandet. Eksempler på dette er populasjonene i Oppdal og Vefsn. Intensiteten i solstrålinga (Oppdal 560 m o.h.) og daglengden (Vefsn 66° n.br.) kan ha en så avgjørende og positiv virkning på populasjonene at de holdes oppe. Disse isolerte salamanderlokalitetene inneholder dessuten usedvanlig store bestander av byttedyr for salamander.

En klimatisk barriere for T. vulgaris nord for Stavanger kan neppe fastslås med full sikkerhet. Det syns rimelig at også de mange fjorder, spesielt Boknafjorden med sine fjordarmer og dessuten også fjell-landskapet i Ryfylke skulle være betydelige hindringer for en videre utbredelse for arten nordover.

5.4.6. Klimaets betydning for utbredelsen på

Den skandinaviske halvøy

Den nåværende kjente utbredelsen av salamander i Norge faller i sin helhet innafor de grenser som settes av vårens gjennomsnittlig siste frostnatt mellom 21. mai og 1. juni (basert på perioden 1901-30) (Myklebost & Strømme 1965) og følger i Trøndelag dessuten til en viss grad 13°C -isotermen for juli måned (for isotermene se Ekman 1922) hvor T. vulgaris mest fins i de indre deler av landsdelen og T. cristatus også går ut mot kysten. Hovedutbredelsesområdet for T. vulgaris (langs østsida av Trondheimsfjorden) avgrenses stort sett av 14°C -isotermen. På Østlandet følger hovedutbredelsen av salamanderartene nokså godt 15°C -isotermen, bortsett fra at T. cristatus stopper i Telemark og T. vulgaris fins helt vest til Stavanger som ligger i 14°C -sonen. Nord for Stavanger og Jæren blir juli-temperaturen noe lavere, mellom 13 og 14°C . Februar-isotermene viser at Vestlandet har en mildere vinter

enn Stavangerområdet, og nettopp her, nord for Stavanger, slutter også den nemorale biotiske sone (Sjörs 1963).

I Sverige ligger hovedutbredelsen av både T. vulgaris og T. cristatus innenfor 14°C-isotermin, med unntak for enkelte isolerte funn i nord, samt Østersundsområdet der julimiddel er på omkring 13°C.

Selv om utbredelsen av salamanderartene delvis lar seg forklare ut fra temperaturforhold i sommerhalvåret, skulle neppe verken juli-middeltemperaturen eller sommerens varmesum gi noen fullgod forklaring på alle detaljer i bildet. Ekstremt lave temperaturer om vinteren, f.eks. i Nord-Sverige, kan knekke en salamanderbestand på tross av tilstedeværelsen av vanligvis egnete overvintringslokaliteter, og snødybden under slike tider vil naturlig nok også influere på dyras overlevelsesmuligheter. Det motsatte forhold kan trolig også virke negativt (aktuelt for kyststrøk), nemlig at vinteren er så mild at metabolismen hos dyra forhøyes uten at næring er tilgjengelig.

I sommersesongen skulle natt-temperaturen i lufta være mer avgjørende enn dagtemperaturen for de terrestriske og for en stor del nattaktive dyra. Natt-temperaturen i den aktuelle vannansamling skulle bety mest for akvatiske metamorfoserte dyr, og dag-temperaturen i vannet for larvene, i alle fall for T. vulgaris-larvene (se side 47). Dessuten, som tidligere nevnt, har daglengden og tussmørkets varighet betydning for aktivitetsperiodens lengde og trolig også for utbredelsen av dyra.

5.4.7. Berggrunnens betydning

T. cristatus er i Norge ikke direkte knyttet til leire eller kalksteinsområder slik det er rapportert fra Storbritannia (Ford 1954, Taylor 1963, Smith 1964), men det er interessant å legge merke til at artens kjente utbredelsesareal i Norge nesten i sin helhet følger de kambro-siluriske (i Oslofeltet også permiske) bergarter. Tydlige unntak utgjør bare øvre Telemark og Solør (se Holtedahl & Dons 1960). T. cristatus mangler således tilsynelatende i de sure grunnfjellsområdene på Sørlandet, og ingen sikre funn er kjent fra Østfoldsområdet, selv om Collett (1918) kan fortelle at arten fins omkring Oslofjorden. Dette kan tyde på at arten prefererer visse geologiske forhold, eller at sterkt surt vann, kombinert med f.eks. lite kalk (og dermed dårlig bufferevne slik en finner det på Sørlandet) er lite gunstig for dyra.

5.4.8. Fiskens betydning for utbredelsen av salamander

Av stor betydning for utbredelsen og spredning av salamanderartene er forekomsten av fisk i området. Selv om Vogel (1966) skriver om T. vulgaris at den ofte fins i fiskedammer og Sjögren (1947, 1973) har påvist at både T. vulgaris og T. cristatus kan gjøre skade på fiskeyngel slike steder, er hovedregelen den at dersom fisk slippes ut i et salamandervatn, synker bestanden av disse amfibiene katastrofalt og dyra forsvinner ofte helt. (Se P. Müllers [1968] artikkel om amfibier og fisk i Sveits.)

Spesielt forekomsten av Gasterosteus aculeatus (trepigget stingsild) ser ut til å være skjebnesvanger for salamander. Både Avery (1968) og Dreyer Olsen (1974) kjenner til tilfelle der T. vulgaris er funnet sammen med G. aculeatus. Av de over 170 finnestedene for T. vulgaris i Trøndelagsområdet er det imidlertid bare 4 lokaliteter hvor G. aculeatus er funnet, enda denne fiskearten har en vid utbredelse i landsdelen. Smith (1964) skriver for De britiske øyer at "introduction of sticklebacks into a pond has been known to clear it of newt larvae in a few months."

De fire salamanderlokalitetene i Trøndelagsområdet som også har G. aculeatus er Krokstaddammen, Fornesevja og Kvålsdammen i Gauldalen (Melhus) samt Tyandalsdammen, Trolla (Trondheim). På den førstnevnte lokaliteten fins foruten G. aculeatus også Salmo trutta (ørret) og Carassius vulgaris (karuss). Det eneste funnet av salamander herfra gjelder en T. vulgaris-larve fra 1969 (Dolmen, Sæther & Aagaard 1975). Dette året ble relativt mange arter av evertebrater og vertebrater notert fra lokaliteten, men ikke G. aculeatus. Olav P. Krogstad, Hovin (pers. med.) forteller imidlertid at arten har eksistert der i lengre tid. I 1974 ble stedet igjen undersøkt. Store mengder G. aculeatus ble registrert denne gang, mens utbyttet med hensyn til andre arter var minimalt, og ingen salamandere ble funnet.

Også i Fornesevja er salamander blitt funnet bare én gang (1969, se Dolmen, Sæther & Aagaard 1975), og den gang var forekomsten av G. aculeatus bare sparsom.

I Kvålsdammen lever både T. vulgaris og G. aculeatus side om side. Bestanden av sistnevnte har imidlertid aldri greid å bli særlig stor. Dammen er sterkt eutrofiert ved kloakkutslipp og jordbruk og har en tett bestand av Equisetum fluviatile (elvesnelle).

Tyandalsdammen har en temmelig stor bestand av G. aculeatus, og i 1973 ble også mange T. vulgaris funnet her. En stor prosent er imidlertid eldre dyr (bilag 8). Trolig har det forbindelse med fiskens predasjon av salamanderlarver. Voksne dyr vil alltid greie seg, men egg og mindre larver vil lett bli bytte for de mange G. aculeatus. Likevel har salamanderne overlevd på de grunne Equisetum- og Carex-bevokste partiene hvor fisken ikke er så tallrik. Andre steder i Tyandalsdammen er T. vulgaris ikke funnet, og ved undersøkelser på stedet høsten 1974 var det ingen larver å finne i noen del av vatnet.

Sannsynligvis er utbredelsen av G. aculeatus i tjern og dammer i daler som Surnadal, Orkdal, Gauldal, Stjørdal, Verdal og Namdal en hovedgrunn til at salamandere her totalt mangler (med unntak av de tre ovenfor nevnte lokaliteter i Gauldalen). Collett (1918) skriver at for Gudbrandsdalens vedkommende er T. vulgaris utbredt i selve dalbotn og ikke kjent høyere opp i liene. I forbindelse med de ovenfornevnte dalene i Trøndelagsområdet ligger de fleste salamanderlokalitetene i høyden og i god avstand fra elvene, da evjer og dammer som har en nær historisk tilknytning til elva oftest inneholder G. aculeatus.

Utbredelsen av G. aculeatus i Trøndelagsområdet strekker seg i hovedtrekkene under og opp til den marine grense, som i Trondheim, i følge Høltedahl & Andersen (1960), ligger på knapt 200 m o.h. Men på grunn av artens evne til å ta seg opp gjennom elver og bekker og erobre nye ferskvatn, samt utsetting ved mennesker (frivillig eller ufrivillig), fins den ofte også over marin grense både i skogstjern og i myrrområder. Da arten ofte forekommer i flere vatn på ett sted blir dette området en hindring for salamandernes spredningsmulighet.

Stortjørna (Indre Mostjørna) i Vefsn, som ikke har noen populasjon av G. aculeatus, ligger midt i blant tre vatn og myrtjern der arten fins tallrik. Bare i Stortjørna lever T. vulgaris, selv om de andre stedene tilsynelatende har minst like gode miljøbetingelser for arten (om en ser bort fra fisken).

T. cristatus er i Trøndelagsområdet aldri funnet sammen med G. aculeatus.

Utsetting av Salmo trutta har også i mange tilfelle vist seg å være katastrofal for salamanderartene. En bestand av T. cristatus er i Trøndelagsområdet aldri funnet i "ørretvatn", verken i større tjern eller i dammer, og dersom S. trutta er blitt utsatt på en T. cristatus-lokalitet - og overlevd - har salamanderen raskt forsvunnet. Wille

(1786) skriver fra øvre Telemark om den fryktelige "gramen" som lever i tjern og ødelegger fisken. Johnsen (1919) forteller om lokaliteter for T. cristatus på Vestlandet, at fisk ikke kunne trives der, og vatna ble kalt "dauvand" eller vatn fullt av "troid." I mange fall vil vel ikke fisk trives i de dype, kanskje oksygenfattige og humøse myrtjerna T. cristatus ofte lever i, og dør derfor ut. I flere tilfelle har en imidlertid sett at S. trutta har trivdes utmerket og vokst seg stor på kort tid - på salamander. På grunn av T. cristatus-larvenes nektoniske levevis, i motsetning til de bentiske larvene til T. vulgaris, oppdages førstnevnte lettest av fisken og blir lettest utryddet.

I Lomtjørna, Øvre Jervan S. (Trondheim) hadde det vært satt ut S. trutta, men i følge professor N.A. Sørensen (pers. med. 1968) ville ikke lokalbefolkningen fiske der på grunn av svarte "øgler" i tjernet. Ved en undersøkelse på stedet i 1968 kunne en telle atskillige larver av T. cristatus og dessuten én av T. vulgaris. I perioden 1970-75 er aldri T. cristatus blitt observert og bare én gang er (en voksen) T. vulgaris sett. Helt tilsvarende eksempel har en i et tjern S f. Kroktjørna, Hammer (Trondheim) og et tjern NØ f. Rundhøgda, Gjølja i Bjugn hvor T. cristatus nå ser ut til å være forsvunnet.

Også på Harbakfjellet, Åfjord og i Stordalen, Meråker antas utsettinga av fisk å være årsaken til at salamanderne i dag har kommet bort.

T. vulgaris har vist seg noe mindre sårbar overfor predasjon fra S. trutta og har i enkelte vatn greid å opprettholde en viss størrelse på populasjonen også hvor denne fisken fins. Ved siden av sitt bentiske levevis er T. vulgaris-larvene også bra godt kamuflert hva fargene angår. I fire tilfelle har en funnet voksne T. vulgaris i magen på S. trutta (Damtjørna, Surnadal; Gåstjørna, Rindal; Almlitjørna, Levanger og Stabelstjørna, Verdal).

Utenom disse er i noen få tilfelle et enkelt individ eller noen få eksemplarer av T. vulgaris funnet i ørretvatn: Krokstaddammen, Melhus; Austlitjørna i Estenstadmarka (Trondheim); Store Vasseljevatn, Malvik; Skalitjørna og Langåsdammen, Levanger; samt Granavatnet, Inderøy.

Følgende vatn huser imidlertid en noe større populasjon av T. vulgaris, til tross for den bestand av S. trutta som fins der: Høglivatnet, Surnadal; Svartvatnet, Rindal; Sætervatnet i Stod, Steinkjer og Stortjørna, Vefsn. Felles for disse vatna, i motsetning til de tidligere nevnte, er forekomsten av Gammarus lacustris - tildels i store

mengder. Dette krepsdyret er å finne hele året (Macan 1973), og en kan tenke seg at fisken i slike vatn til en viss grad preges på G. lacustris som byttedyr og i mindre grad benytter seg av salamander som føde. Disse vatna består dessuten til dels av temmelig grunne partier hvor fisken sjelden går opp, og det er på disse grunne områdene at T. vulgaris er funnet.

I noen tilfelle har en fått demonstrert hvordan bestanden av T. vulgaris har tatt seg raskt opp etter at den utsatte S. trutta er blitt fisket bort. Dette gjelder f.eks. Røystjørna, Rindal; tjernet NØ f. Garli st. i Midtre Gauldal; Prestmodammen, Verdal og Skålpundtjørna, Inderøy. Carassius vulgaris (karuss) og Salvelinus alpinus (røye) med sine næringsvaner synes ikke å ha den samme bestandsreduserende effekt på salamanderne som S. trutta har. Ingen steder er imidlertid salamander og Esox lucius (gjedde) funnet sammen, om de enn fins i de samme områdene og ofte i samme slags myrtjern.

Illustrerende ble et eksempel fra Göteborg-trakten på hvilken innflytelse fisk kan ha på amfibiefaunaen i et tjern (Torkel Hagström pers.med.): Etter at tjernet ved hjelp av rotenon ble ryddet for fisk har samtlige amfibier tatt seg eksplosivt opp i tjernet.

Dersom populasjonen i tjernet er isolert fra andre populasjoner, og dyra ikke har en terrestrisk "reserve" på land, vil amfibiefaunaen lett utryddes helt ved utslipp av fisk.

5.4.9. De neotene salamanderne ved Stensele

Neoteni, best kjent fra den mellom-amerikanske "axolotl" av Ambystoma tigrinum (tigersalamander), er benevnelsen på det fenomen at larvene ikke gjennomgår metamorfose, men beholder gjellene og en del andre larvale karakterer og forblir i vannet. Her gjennomgår dyra kjønnsmodning, forplantning og det adulte liv. Neoteni hos europeiske Triturus-arter er beskrevet hos bl.a. Hermann & Rotmann (1940), Smith (1951, 1964), Kauri (1959), Steward (1969), van Gelder (1973) og Roček (1974). For en oversikt over teorier og litteratur i emnet se Kauri (1959).

Fra Sverige kjenner en til tre finnesteder for neotene salamandere (Kauri 1959), men bare på én lokalitet: Skrattabbortjärn på Långseleberget, Forsvik ved Stensele, har neotene dyr gjentagne ganger blitt samlet. Fra Danmark er labil neoteni hos T. vulgaris beskrevet én gang (Walhovd 1974), og fra Norge er et liknende tilfelle kjent (fra "Kjosdammen"

i Lier 1972) gjennom lektor Per Hafslunds TV-serier.

Salamanderforekomsten på Långseleberget har bestått av både T. vulgaris og T. cristatus og er nevnt allerede av Ekman (1922) som en meddelelse fra K. Gram om at T. vulgaris var funnet i Forsvik nær Stensele kirkeby.

I 1942 fanget Ivar Almgren en del larver av T. cristatus på Långseleberget (Cyrén 1945) og en av disse ble holdt i akvarium med gjellende noenlunde i behold gjennom to år før dyret ble konservert i formalin. I følge Kauri (1959) har dessuten folk fra Umeå Läroverk i 1923 og Per Bjur i 1953 fanget neotene T. vulgaris ved Stensele. Det første funnet er bare datert "Stensele", det andre kommer fra Långseleberget, og høyst sannsynlig representerer disse funnene én og samme lokalitet. Ved et besøk på stedet i 1973 kunne flere personer påvise "Skrattabborrtjärn", men ingen kjente til andre steder der salamander har forekommet.

Tjernet på Långseleberget er visstnok den eneste lokalitet, i alle fall i Nord-Europa, der T. vulgaris og T. cristatus er funnet utelukkende som neotener.

Kauri (1959) siterer en personlig meddelelse fra dr. Sune Andersson som besøkte tjernet i 1954: "It is a deep tarn, on the Långsele mountain, about 500 metres above sea level, in a large conifer forest. I should estimate the diameter of the tarn at 75-100 metres and it was fairly deep; at 5 metres from the shore I could not reach the bottom with a 3 metre long pole. The forest grew right to the edge of the tarn. Beside the shore there were large patches of moss, about 1½ metres thick, floating on the water. One could easily push a stick through them and feel the water underneath. Further out in the tarn there were patches of peat moss apparently floating. The vegetation along the shores was mostly Sphagnum and there was no specially distinctive vegetation in the water." Fig. 48 viser Skrattabborrtjärn sett mot nord-øst.

Til Sune Anderssons beskrivelse kan en tilføye at tjernet har et lite avløp på Forsvik-sida av Långseleberget og ser ikke ut til å skille seg vesentlig fra mange salamanderlokaliteter i Trøndelag. Tjørna er dessuten ikke vegetasjonsfri, men har små bestander av Nymphaea sp. (nøkkerose), Potamogeton sp. (tjønnaks) og langs kanten dessuten Carex spp. (starr) og Menyanthes trifoliata (bukkeblad). Skrapetrekke avslørte i tillegg store mengder submers vegetasjon. Fontinalis dalecarlica (elvemose) så ut til å dekke et betydelig areal av botn. De undersøkte



Fig. 48. Skrattabborrtjärn på Långseleberget, Forsvik, Stensele.

hydrologiske forhold skulle også være normale for myrtejern i indre deler av Lappland. I begynnelsen av august (2. august) 1973 et par-tre timer over middagstid viste vanntemperaturen i armlengdes avstand ut fra bredden 21°C , pH lå over 6,0 (kanskje betydelig over), kloridinnholdet var på 0,5 mg/l og det organiske innhold i vatnet målt til et forbruk av 34,8 mg KMnO_4 pr. l. Den spesifikke ledningsevnen (K_{18}) lå på 15,5 mikrosiemens.

Faunaen på stedet var i 1974 fattig. Blant iøynefallende insektarter fant en Notonecta sp. (ryggsvømmere, et betydelig antall nymfer), dessuten enkelte corixider (buksvømmere), Odonata (øyenstikkere) og dytiscider som Acilius sulcatus, Agabus- og Ilybius-arter.

Om salamanderne i Skrattabborrtjärn kan Martin Stenvall, Forsvik (pers. med. 1973) fortelle at tjernet tidligere hadde vært fullt av "skrattabborrer." Ved å gå rundt tjernet kunne en få øye på flere hundre eksemplarer, og 15-16 kunne telles i hver liten bukt. Alle størrelser kunne dessuten forekomme, og de lengste dyra nådde opp i fire tommer. Aldri så en "skrattabborrer" på land. Fig. 49 viser et neotent juvenilt eksemplar av T. vulgaris fra Skrattabborrtjärn.

Omkring 1965 hadde imidlertid noen gutter fanget fem-seks 20 cm lange "laxöringar" (Salmo trutta) fra innsjøen Storuman og sluppet ut i tjernet. Alle disse ble i følge Stenvall fisket opp igjen etter tre-fire år, og de hadde da en individuell vekt på opp til to kilo. På det

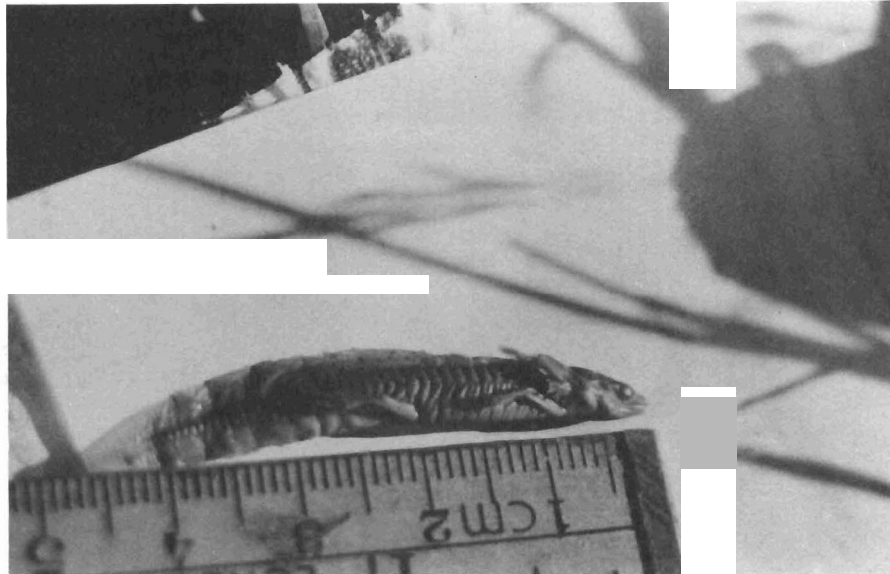


Fig. 49. Neotent juvenilt eksemplar av T. vulgaris fra Skrattabbortjærn (eier: Per Bjur, Forsvik).

tidspunkt var imidlertid alle "skrattabborrer" for lengst forsvunnet, og ingen er sett siden. Andre personer i Forsvik kunne også fortelle det samme, og besøket i 1973 resulterte heller ikke i funn av salamander på Långseleberget.

Som nevnt var populasjonen av neotene T. vulgaris og T. cristatus i Skrattabbortjærn den eneste kjente av sitt slag i Nord-Europa. Forekomsten viser trolig hvordan enkelte amfibier under ekstreme klimatiske forhold, der larvene aldri klarer å fullføre utviklinga i løpet av én sesong, kan overleve ved naturens seleksjon av hva en vanligvis ville kalle abnorme individer.

5.4.10. Salamanderartenes spredningskapasitet i Trøndelagsområdet

Spredning av salamandere fra en lokalitet til en annen kan skje ved både terrestriske og akvatiske dyr. På grunn av en utpreget filopatri hos landindividene, i alle fall hos T. vulgaris, er det mest "mistete" og "overflødige" individer blant de terrestriske dyra som sprer arten (se side 55). I et sumpet terreng med kanaler og mange små sammenhengende dammer, som f.eks. ofte forekommer ved bredden av en sjø, kan spredning av populasjonen skje ved akvatiske dyr, ikke minst ved befruktete hunner som vandrer langs strendene. Tendensen til å vandre oppover bakke etter vannoppholdet, samt den positive rheotaxis kunne også medføre spredning

spesielt oppover elvedalene (se sidene 55 og 45).

I nordlige områder som Trøndelag og Jämtland skulle en anta for T. cristatus at den terrestriske spredningen var mindre enn i sørligere områder, fordi de lyse sommernettene gir de nattaktive terrestriske dyra mindre tid til vandringer. Det utpregete akvatiske liv arten fører (side 110) minsker også spredningskapasiteten over tørt land og begrenser ekspansjonen ut fra myrområdene der den lever i dag.

De akvatiske T. vulgaris og T. cristatus vil etter forplantninga imidlertid ei tid for en stor del være dagaktive (side 29), og da vandringene nettopp i dette tidsrommet viser en økning (side 45), skulle spredning av akvatiske dyr i nordlige områder kunne ha relativt stor betydning.

Etter klimaforverringa de siste 2500 år er det lite trolig at T. cristatus i Trøndelag, artens marginalområde mot nord, ekspanderer sitt utbredelsesareal. En ville snarere tro at et status quo i heldigste fall opprettholdes der menneskelig innflytelse ennå ikke har gjort seg gjeldende.

T. vulgaris ser ut til, både ut fra sin relativt vide økologiske amplitude, døgnrytmikk og mer terrestriske levevis, å ha større spredningskapasitet enn T. cristatus. Dertil kommer at arten ikke så lett lar seg utrydde av fisk i et vatn.

5.4.11. Menneskets innflytelse på amfibiefaunaen

En skal ikke se bort fra at menneskelig virksomhet, spesielt i tidligere tider, kan ha hatt en positiv virkning på salamandernes spredning. Ved siden av utgraving av vannreservoir og brønner for mennesker og husdyr, der i alle fall T. vulgaris trives, kan salamanderegg og larver ufrivillig ha blitt transportert sammen med fisk (helst karpefisk) som skulle settes ut på nye steder. Johnsen (1935) gjetter at spredning av Carassius vulgaris, Cyprinus carpio (karpe) og muligens Esox lucius kan ha brakt salamandere til nye steder. I så fall skulle en imidlertid vente å finne en viss overensstemmelse mellom utbredelsen av salamander og forekomsten av disse fiskeartene, og en slik sammenheng er ikke funnet. En kunne også som Lund (1964) anta at akvarister kunne ha satt ut salamandere på nye steder etter først å ha holdt dem i fangenskap.

Slike antakelser er spesielt gjort fordi forekomsten av salamanderartene har vært lite kjent i Norge, og en har sittet med bildet av et flekkvist utbredelsesmønster. Spesielt undersøkelsene i Trøndelagsområdet har vist at utbredelsen av T. cristatus er langt mindre "flekktvis" enn tidligere antatt, og T. vulgaris har i hovedtrekkene et kontinuerlig utbredelsesmønster. En må rekne med at dette er eller har vært tilfelle også på Vestlandet. Ingen ting tyder på at salamandernes forekomst utafor Østlandet ikke skulle være naturlig.

Menneskelig innflytelse har også på flere måter bidratt til å gjøre salamanderne mindre vanlige. Her må i første rekke nydyrking og moderne skogsdrift nevnes. Bare i de siste tretti år har 35 salamanderlokaliteter i oversikten over Trøndelagsområdet (bilag 18) blitt drenert ut eller fylt igjen.

Fra Sør-Sverige rekner en med at landskapsforandringer og senkning av grunnvannstanden sammen med forsurening av nedbøren og biocidspredning står bak den betydelig nedgang i herpetofaunaen (Hagström 1972, 1975).

I Danmark er det i gang aksjoner for å bevare de siste restene av enkelte amfibier og deres habitat (utredning om dette ble bl.a. gjort på Nordisk Herpetologisk Symposium i 1975).

I Sveits har Heusser (1968) og Meisterhans & Heusser (1970) gått i spissen for store vernetiltak for amfibier.

Når det gjelder stillingen til de britiske amfibiene er det salamanderartene en vet minst om, men i alle fall T. cristatus og T. helveticus har vært på rask tilbakegang i sør-østre deler av England (Prestt, Cooke & Corbett 1974, Beebee 1975). Ved overgang til moderne vanningsmetoder for husdyra har en etter hvert mistet mange av de typiske "cattle-ponds" i det engelske parklandskap.

Woollacott (1963) og Simms (1969) beskriver fra England hvordan den lokale forandringen i amfibiefaunaen kan skje, og store anstrengelser blir gjort for å hindre forurensninger, gjengroing eller annen form for ødeleggelse av amfibiens yngleplasser. (Nevnes må også at samlere og akvarister er blitt klandret for å ha forvoldt mye av nedgangen i herpetofaunen i Storbritannia [Prestt, Cooke & Corbett 1974].)

Som et ledd i bevarelsen av de britiske amfibieartene har en ved sida av et storstilet kartleggingsarbeid (se Arnold 1973) foreslått utrenskning av de gamle gjengrodde ynglelokalitetene, utviding av enkelte oppfylte dammer, spesielt for å få dem dypere, og dessuten forme nye dammer

på egnete steder. En har også prøvd å re-introdusere dyr der de tidligere har holdt til, men har forsvunnet. Om dette kan en lese i British Herpetological Society's Conservation Committee (1973) sin programforklaring.

Også i Danmark og Sverige drives nå et spesielt kartleggingsprosjekt med sikte på klargjøring av herpetilenes utbredelse og evt. endring i status de seinere år; i Norge starter en slik inventering sommeren 1976 (se Fog & Wederkinch 1976).

Når dette er sagt må en også nevne at mange av våre herpetiler lever i ytterkanten av sitt utbredelsesområde og derfor ved relativt små klimaforandringer kan vise svingninger i populasjonen. Dette gjelder imidlertid neppe salamanderartene i sentrale strøk i Trøndelagsområdet, på Østlandet, i Sør-Sverige, Danmark eller på De britiske øyer.

5.4.12. Herpetofaunaen på Den skandinaviske halvøy

Om en sammenlikner salamandernes utbredelse med det en kjenner fra andre amfibier og reptilier i Norge, ser en at nordgrensa for T. vulgaris, i Mosjø-området, faller bra sammen med tilsvarende grense for både Bufo bufo (padde), Anguis fragilis (stålorm), Natrix natrix (buorm) og Vipera berus (huggorm). Dersom salamander virkelig er funnet på Sømna og er representert ved T. cristatus (se side 122) kommer også denne arten med i samme kategori. Ellers ligger det nordligste funn av T. cristatus ved Harbak, Åfjord.

B. bufo har sin nordgrense ved Vistenfjorden, og både A. fragilis og N. natrix er funnet så langt nord som på Sømna (Soot-Ryen 1948). V. berus har i tidligere tider hatt tilhold i Dunderlandsdalen i Rana (Collett 1918), men er i seinere år ikke observert her. Sømna skulle derfor også for V. berus være det nordligst kjente tilholdssted (Soot-Ryen 1948). I den indre del av landet fins blant disse herpetilene bare B. bufo utbredt, f.eks. i Grong (Collett 1918), og den ble dessuten under disse salamanderundersøkelsene funnet ved Gartland i Namdalen. De andre artene (bortsett fra T. vulgaris) går ikke så langt inn i landet.

Blant Norges 10 amfibie- og reptiliearter finner altså fem-seks sin nordgrense omkring Sømna-Mosjøen, evt. Rana. Dette området danner også rent klimatisk i følge Ekmans (1922) isothermkart en varmelomme hva sommertemperaturen angår.

Det er rimelig å anta at klimaet er den viktigste begrensende faktor i utbredelsen av disse vekselvarme dyra som krever høy temperatur for å overleve og samtidig en relativt lang sommer for reproduksjonen.

Av de resterende herpetiler fins Rana temporaria (buttsnutet frosk) og Lacerta vivipara (vanlig firfisle) stort sett over hele landet, mens Rana arvalis (spissnutet frosk) og Coronella austriaca (slettsnok) bare er funnet på Sørlandet og rundt Oslofjorden (en usikker observasjon av C. austriaca fra Dovretrakten er omtalt av Collett [1918]).

I Sverige (se Gislén & Kauri 1959), er det tidligere nevnt, fins T. vulgaris nordligst ved Stensele, og arten er i Finland funnet ved Kemi innerst i Bottenviken. T. cristatus er observert så langt nord som i Kvikkjokk i Lule-Lappmark og er ellers også funnet ved Stensele.

Stort sett viser amfibie- og reptilieartene den samme innbyrdes geografiske fordeling i Sverige som i Norge. R. temporaria og L. vivipara fins over hele landet. B. bufo, V. berus og N. natrix går også såvidt over polarsirkelen, men V. berus noe lengre enn de to andre. A. fragilis går langs Østersjøkysten opp til Västerbotten, men er i de indre landsdeler sjelden. Hva geografiske utbredelse angår, kan den stilles sammen med de to salamanderartene. R. arvalis fins mest i Sør-Sverige opp til Gästrikland. Enkelte individer er funnet også nordover til Medelpad, og i Bottenviken opptrer arten på ny tallrik, visstnok i form av en annen, østlig rase. Den vestlige/sørlige rasen faller godt sammen med utbredelsen av C. austriaca som er relativt tallrik bare nord til Stockholms-trakten, men med enkelte lokaliteter helt opp mot Medelpad og Ångermanland.

Etter Sjörs (1963) sin inndeling i biotiske områder fins salamanderartene på Den skandinaviske halvøy i følgende soner: Både T. vulgaris og T. cristatus er relativt tallrike i den boreo-nemorale sone (med blandingsskog), mer sparsom i den sørlige boreale undersone. Dessuten følger begge artene den boreale hovedsone (med barskog og Sphagnum-myrer) og delvis også den subarktiske og boreo-montane undersone nord til omkring den 66. eller 67. breddegrad. Lengst nord her er bestanden imidlertid svært spredt. I Norge fins bare T. vulgaris i den nemorale sone (på Sørlandet, med temperert løvskog) og bare T. cristatus er funnet med sikkerhet i den nord-atlantiske furu-bjørk- og lyng-regionen (på Vestlandet).

6. SAMMENDRAG

Trøndelagsområdet (Sør- og Nord-Trøndelag, Nordmøre og sørlige del av Nordland fylke) og til en viss grad deler av Østlandet og Jämtland er undersøkt med hensyn til utbredelsen av salamandere, T. vulgaris og T. cristatus. En har videre studert døgnaktivitet og vandringer, vekst og habitat hos de to artene, og sett dette i sammenheng med utbredelsen av dyra.

T. vulgaris er utbredt på Østlandet, Sørlandet og i Trøndelagsområdet, T. cristatus på Østlandet, Vestlandet mellom Haugesund og Bergen, og i enkelte deler av Trøndelag og Nordmøre.

Voksne dyr av både T. vulgaris og T. cristatus er skumrings- og demringsaktive. I alle fall hos T. vulgaris er det en klar forskjell på kjønnenes aktivitetsmønster, i det hannene hovedsakelig driver sitt kurtisespill mens det ennå er så lyst at farger skimtes (kveld og morgen) og hunnens egglegging i første rekke er knyttet til nattemørket.

T. cristatus foretrekker lavere lysintensiteter for sin aktivitet enn T. vulgaris gjør. Både i begynnelsen og slutten av vannoppholdet viser artene en arytisk oppførsel.

Larvene av T. vulgaris er dagaktive med aktivitetsmaksimum rundt middag. Svært sterk bestråling ser imidlertid ut til midt på dagen å nedsette aktiviteten hos eldre larver. T. cristatus-larver er ikke undersøkt i denne sammenheng, men Himstedt (1971) fant i laboratorium en tendens til nattaktivitet hos disse.

Blant faktorer som styrer døgnrytmikken hos salamanderartene er lyset den viktigste.

Hos T. vulgaris er terrestriske dyr filopatiske, mens de i vannet vandrer over større avstander. Akvatiske hanner ser i begynnelsen ut til å ha et visst "home range" eller territorium; det samme gjelder muligens for T. cristatus. Spredning av artene er antatt hovedsakelig å skje ved akvatiske dyr eller terrestriske individer som er kommet bort fra den lokale populasjonen.

Bertalanffys vekstfunksjon brukt for larvematerialet viser en noe raskere vekst for T. vulgaris-larvene i Trøndelagsområdet enn på Østlandet. T. cristatus-larvene fra Østlandet vokser tilsynelatende raskere enn de fra Trøndelag.

Juvenile dyr er aldersbestemt ut fra størrelsesfrekvensdiagram, og hanner ved "multiple testes" metode. (Hunnene har ikke latt seg

aldersbestemme.) T. vulgaris viser raskest vekst i Trøndelag, og T. cristatus vokser raskest på Østlandet. For T. vulgaris er skumring/demring- og fuktighetsforholdene i Trøndelag gunstige for veksten, og oppveier fordelen med høy temperatur på Østlandet. De lyse sommernettene i nord er imidlertid en ulempe for den mer nattaktive T. cristatus.

Det lengste hunndyr av T. vulgaris som overhodet er kjent fra Europa kommer fra Trøndelag, og også det lengste hannlige eksemplar funnet i Skandinavia. T. vulgaris i Trøndelag bryter med Kauris nord-sør-gradient for totallengde hos arten. Gradienten stemmer bedre for de kontinentale strøk av Skandinavia og Europa ellers, med de minste dyra nord i Jämtland.

Liksom på Østlandet er T. vulgaris i Trøndelagsområdet vanligere enn T. cristatus. Sistnevnte art er likevel den eneste funnet på Fosen-halvøya. En liknende situasjon finner en lengre sør i landet der T. cristatus alene med sikkerhet er funnet på Vestlandet. Muligens klarer ikke T. vulgaris det atlantiske klimaet langs vestkysten av Norge.

I Trøndelagsområdet fins T. vulgaris i et vidt spekter av lokalitetstyper, mens T. cristatus er knyttet til myrvannslokaliteter og er mest funnet i polyhumøst vann. Begge artene lever i sterkt surt, svakt surt og nøytralt vann; bare T. vulgaris er funnet i alkaliske vann-typer. Høyeste kloridinnhold målt på lokaliteter for T. vulgaris lå på 128 mg/l, mens tilsvarende for T. cristatus var 17 mg/l. Total hardhet kunne komme opp i 230 mg/l på lokaliteter for T. vulgaris, 29 mg/l for T. cristatus, som i regelen bare er tatt i kalkfattig vann. Spesifikk ledningsevne på lokaliteter for T. vulgaris nådde opp i 1050 microsiemens, mens for T. cristatus-lokaliteter noe over 100 microsiemens.

Det er påvist forskjell på artene og utviklingsstadienes næringsvaner. Voksne T. vulgaris og larver av T. cristatus jakter gjerne i midtre og øvre vannlag, mens voksne T. cristatus og larver av T. vulgaris mer er knyttet til botn og lever av botndyr. T. cristatus jakter i større utstrekning ved hjelp av luktesansen enn T. vulgaris, som er mer avhengig av synet. T. vulgaris prefererer dessuten høyere temperatur enn T. cristatus og lever på grunnere vann, mens T. cristatus oftest fins på dypt vann på de samme lokalitetene.

Til Trøndelagsområdet har både T. vulgaris og T. cristatus innvandret over Meråkerfjella fra Sverige, muligens også fra Østlandet over Røros eller Kvikne. T. cristatus på Vestlandet kan ha kommet fra Øvre Telemark der arten er vanlig opp i 6-700 meters høyde over havet,

og hvor T. vulgaris også er funnet.

På grunn av T. cristatus sitt nattlige og dessuten mer akvatiske levesett, dens tilsynelatende strenge krav til miljø og habitat, har arten mindre spredningskapasitet enn T. vulgaris, spesielt mot nord i utbredelsesområdet.

Selv om klima-forverringa etter den postglaciale varmetid må ha innskrenket utbredelsesarealet for salamanderartene, har også menneskelig aktivitet, f.eks. utsetting av fisk i tjern og dammer, vært en betydelig faktor i desimering av amfibiene lokalt. **Eksempel på dette er** Skrattabborrtjärn ved Stensele, Sverige, der en enestående populasjon av neotene T. vulgaris og T. cristatus ble utryddet. Også drenering av myrtjern og gjenfylling av gamle vanningsdammer for husdyr har de seinere ti-åra ført til nedgang i amfibiefaunaen.

I Norge ser Sømna-Vefsn-Rana-området ut til å danne en naturlig klimatisk nordgrense for fem-seks av våre herpetil-arter, blant dem T. vulgaris, og dersom de rapporterte funnene av salamander på Sømna medfører riktighet, muligens også T. cristatus.

7. LITTERATUR

- Almanakk for Norge 1974, 1975, 1976. Almanakkforlaget, Oslo. 96 pp.
- Almer, B. 1972. Försurningens inverkan på fiskbestånd i västkust-sjöar. Information från Sötvattens-Laboratoriet Drottningholm 12 (12), 47 pp.
- Anderson, J.D. & Williamson G.K. 1974. Nocturnal stratification in larvae of the mole salamander, Ambystoma talpoideum. Herpetologica 30: 29-31.
- Anderson, J.D. & Worthington, R.D. 1971. The life history of the Mexican salamander Ambystoma ordinarium Taylor. Ibid. 27: 165-176.
- Andreasson, S. 1972. Dag- och nattaktiva simpor. Fauna och Flora 67: 229-232.
- Arnold, H.R. 1973. Provisional atlas of the amphibians and reptiles of the British Isles. Biol. Records Centre, Monks Wood Exper. station, Huntingdon. (Upag)
- Aschoff, J. 1954. Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwissenschaften 41 (3): 49-56.
- 1958. Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. 15: 1-30.
 - 1964. Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. Revue Suisse Zool. 71: 528-558.
 - (ed.). 1965. Circadian Clocks. Proceedings of the Feldafing summer school 7-18 Sept. 1964. North-Holland Publishing Company, Amsterdam. 479 pp.
 - 1969. Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. Oecologia 3: 125-165.
- Aschoff, J. & Wever, R. 1962. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. J. Ornith. 103 (1): 2-27.
- Avery, R.A. 1968. Food and feeding relations of three species of Triturus (Amphibia Urodela) during the aquatic phases. Oikos 19: 408-412.
- Beebee, T.J.C. 1975. Surveys of British amphibians and their habitats. Environ. Cons. 2 (2): 136.
- Bell, G. & Lawton, J.H. 1975. The ecology of the eggs and larvae of the smooth newt (Triturus vulgaris [Linn.]). J. Anim. Ecol. 44: 393-423.

- Berglund, B.E. 1968. Vegetasjonsutvecklingen i Norden efter istiden. Sveriges Natur. Svenska Naturskyddsföreningens Årsbok 1968: 31-53.
- Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II). Hum. Biol. 10 (2): 181-213.
- Breder, C.M. jr. 1960. Design for a fry trap. Zoologica (N.Y.) 45: 155-159.
- Brehm, A.E. & Ekman, S. 1956. Kräldjur, groddjur, fiskar. Djurens liv 5. 6. utg. Sohlmans Förlag, Stockholm. 750 pp.
- Brinkmann, A. 1916. Notiser om norske padder. Naturen 40: 92-93.
- British Herpetological Society, Conservation Committee. 1973. The conservation of British amphibians and reptiles - a policy. Brit. J. Herpet. 4: 339-341.
- Bruce, R.C. 1972. Variation in the life cycle of the salamander Gyrinophilus porphyriticus. Herpetologica 28: 230-245.
- Bråten, L.G. 1974. En regionalstudie av planktoniske ferskvannskreps og hydrografi i Hølandaområdet, Sør-Trøndelag. Hovedfagsoppgave i zoologi (upubl.), Universitetet i Trondheim. 100 pp.
- Bua, B. & Snekvik, E. 1972. Klekkeforsøk med rogn av laksefisk 1966-1971. Virkning av surhet og saltinnhold i klekkevannet. Vann 7 (1): 86-93.
- Bünning, E. 1963. Die physiologische Uhr. 2. utg. Springer Verlag, Berlin. 153 pp.
- 1969. Die Bedeutung tagesperiodischer Blattbewegungen für die Präzision der Tageslängenmessung. Planta 86: 209-217.
 - 1972. Symptoms, problems and common features of circadian rhythms in plants and animals. Proc. Int. Symp. Circadian Rhythmicity, Wageningen the Netherlands, 26-29 April 1971: 11-31.
- Champy, C. 1913. Recherches sur la spermatogénèse des Batrachiens et les éléments accessoires du testicule. Archs. Zool. Exp. Gén. 52: 13-304.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1961. Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. Academic Press, New York. 236 pp.
- Cochran, D.M. 1961. Living amphibians of the world. Hamish Hamilton Ltd., London. 199 pp.
- 1967. Amfibier. Verdens Dyreliv 7. Norsk utg. Høst. P. Studieførlaget A.S., Oslo. 238 pp.

- Collett, R. 1879. Bemerkninger om Norges reptilier og batrachier. Vid.-Selsk. Forh. 1878: 1-12. Christiania (Oslo).
- 1918. Norges krybdyr og padder (utg. A. Wollebæk). Aschehoug, Kristiania (Oslo). 104 pp.
- Collins, D. 1964. An investigation of the correlation of testicular lobing in Desmognathus with age. J. Ohio Herp. Soc. 4 (4): 107.
- Conant, R. 1958. A field guide to reptiles and amphibians of the United States and Canada east of the 100th meridian. Houghton Mifflin Company, Boston. 366 pp.
- Conway, E.J. 1942. Mean geochemical data in relation to oceanic evolution. Proc. R. Ir. Acad. 48 B (8): 119-159.
- Cook, F.R. 1967. An analysis of the herpetofauna of Prince Edward Island. National Museum of Canada, Bull. 212, Biol.Ser. 75, Ottawa. 60 pp.
- Cooke, A.S. 1974. Differential predation by newts on anuran tadpoles. Brit. J. Herpet. 5: 386-390.
- Cooke, A.S. & Fulford, W.G. 1971. Observations on the feeding behaviour of a blind warty newt (Triturus cristatus). Ibid. 4: 216.
- Creed, K. 1964. A study of newts in the New Forest. Ibid. 3 : 170-181.
- Cummings, B.F. 1912. Distant orientation in Amphibia. Proc. Zool. Soc. Lond. (J. Zool.) 1912: 8-19.
- Curry-Lindahl, K. 1963. Nordens djurvärld. Forum, Stockholm. 464 pp.
- Cyrén, O. 1945. Fynd av större vattenödlan ved Stensele. Fauna och Flora 40: 238.
- Czopek, J. 1963. Tolerance to submersion in water in amphibians. Acta Biol. Cracov., Ser. Zool. 5: 241-251.
- Dahl, F. 1925. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Erster Teil. Verlag von Gustav Fischer, Jena. 207 pp.
- Dahl, K. 1926. Vandets surhetsgrad og dens virkninger paa ørretyngel. Tidsskr. norske Landbr. 33: 232-242.
- Dannevig, G. 1968. Surt vann og dødelighet på ørret. Zool. Revy 29 (2): 53-60.
- Davis, D.E. 1962. Manual for analysis of rodent populations. The Pennsylvania State University, Pennsylvania. 82 pp.
- Denstadli, S.O. 1972. Forplantning, vekst og ernæring hos torsk (Gadus morhua L.) i Borgenfjorden, Nord-Trøndelag. Hovedfagsoppgave i marin zoologi (upubl.), Universitetet i Trondheim. 111 pp.

- Doetsch, H. 1949. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der ultravioletten Strahlen auf Wachstum und Entwicklung von Amphibienlarven. Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org. 144: 25-30.
- Dolmen, D. 1972. Stor salamander, Triturus cristatus, på Nordmøre og i Trøndelag. Fauna 25: 79-83.
- Dolmen, D., Sæther, B. & Aagaard, K. 1975. Ferskvannsbiologiske undersøkelser av tjønner og evjer langs elvene i Gauldalen og Orkdalen, Sør-Trøndelag. K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1975-5. 47 pp.
- Dreyer Olsen, Ove. 1974. Intraspecifikk variasjon hos liten salamander, Triturus vulgaris (Linnaeus), i Skandinavia. Hovedfagsoppgave i spesiell zoologi (upubl.), Universitetet i Bergen. 147 pp.
- Efford, I.E. & Mathias, J.A. 1969. A comparison of two salamander populations in Marion Lake, British Columbia. Copeia 1969 (4): 223-236.
- Ekman, S. 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön. Albert Bonniers Forlag, Stockholm. 614 pp.
- 1956. Se Brehm & Ekman 1956.
- Eliasson, U. 1965. Något om vertebratfaunan inom Töllsjö socken samt några i anslutning till denna belägna lokalitet. Fauna och Flora 60: 1-16.
- Eriksson, L.-O. 1972. Free-running circadian rytm hos bäckröding (Salvelinus fontinalis Mitchell) under naturliga ljusförhållanden. Ibid. 67: 233-234.
- 1973. Spring inversion of the diel rhythm of locomotor activity in young sea-going brown trout, Salmo trutta trutta L., and atlantic salmon, Salmo salar L. Aquilo Ser. Zool. 14: 68-79.
- Erkinaro, E. 1961. The seasonal change of the activity of Microtus agrestis. Oikos 12: 157-163.
- 1969 a. Der Verlauf desynchronisierter, circadianer Periodik einer Waldmaus (Apodemus flavicollis) in Nordfinnland. Z. Vergl. Physiol. 64: 407-410.
- 1969 b. Der Phasenwechsel der lokomotorischen Aktivität bei Microtus agrestis (L.), M. arvalis (Pall.) und M. oeconomus (Pall.). Aquilo Ser. Zool. 8: 1-31.
- 1970. Wirkung von Tageslänge und Dämmerung auf die Phasenlage der 24-h Periodik der Waldmaus Apodemus flavicollis Melch. im Naturtag. Oikos 13: 101-107.

- Erkinaro, E. 1972 a. Fasväxling hos djur. Fauna och Flora 67: 215-219.
- 1972 b. Phase shift of locomotory activity in a birch mouse, Sicista betulina, before hibernation. J. Zool. 168: 433-438.
- Feldmann, R. 1968. Bestandsaufnahmen an Laichgewässern der vier süd-westfälischen Molch-Arten. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde 2: 21-30.
- Flint, R.F. 1957. Glacial and pleistocene geology. John Wiley & Sons, Inc., New York. 553 pp.
- Fog, K. & Wederkinch, E. 1976. Vejledning til atlasundersøgelsen af padder og krybdyr/grod- og krældjur. Natur (særnr.), København. 24 pp.
- Ford, R.L.E. 1954. British reptiles and amphibians. Black's Young Naturalist's, London. 88 pp.
- Frazer, J.F.D. 1973. Amphibians. Wykeham publications, London. 122 pp.
- Freytag, G. 1954. Der Teichmolch. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg. 71 pp.
- Fries, M. 1965. The late-quaternary vegetation of Sweden. Acta Phytogeogr. Suec. 50: 269-280.
- Frommhold, E. 1959. Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas. Neumann Verlag, Radebeul. 184 pp.
- 1965. Heimische Lurche und Kriechtiere. 3. erweit. Aufl. Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg. 112 pp.
- Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55. Publs. Ontario Fisheries Res. Lab. 68. Toronto. 62 pp.
- 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature. pp. 375-409 in Rose, A.H. (ed.): Thermobiology. Academic Press, London. 653 pp.
- Gelder, J.J. van. 1973. Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. II. Triturus helveticus Razoumowski: Migration, hibernation and neoteny. Neth. J. Zool. 23: 86-108.
- Geyer, H. 1909. Ueber die Landwanderung der Molche. Bl. Aquar.-u. Terrarienk. 20: 387.
- Gislén, T. 1949. Stora vattenödlan i Ångermanland. Fauna och Flora 44: 266-267.
- Gislén, T. & Kauri, H. 1959. Se Kauri 1959.

- Glaesner, L. 1925. Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulgaris). I Keibel, F.: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere 14. 49 pp.
- Grande, M. 1966. Effect of copper and zinc on salmonid fishes. Int. Conf. Wat. Pollut. Res. 3 rd. 1 (5): 1-12.
- Grøterud, O. 1972. Hydrographical data from two soft water lakes with special reference to precipitation (melt water). Arch. Hydrobiol. 70: 277-324.
- Gwinner, E. 1967. Circannuale Periodik der Mauser und Zugunruhe bei einem Vogel. Naturwissenschaften 54: 447.
- Hafsten, U. 1963. Oslotrakten gjennom 10 000 år. Universitetsforlaget, Bergen. 71 pp.
- Hagen, A. & Langeland, A. 1973. Polluted snow in southern Norway and the effect of the meltwater on freshwater and aquatic organisms. Environ. Pollut. 5: 45-57.
- Hagström, T. 1970. Några svenska amfibiearters övervintring. Göteborgs Naturhistoriska Museum Årstryck 1970: 17-22.
- 1971. Stora vattansalamandern i Västsverige - en predator på sin mindre släkting. Fauna och Flora 66: 71-72.
 - 1972. Göteborgstraktens amfibiefauna. Göteborgs Djurskyddsförenings årsskrift 1972: 22-27.
 - 1974. Tadpoles and metamorphosed young of the smooth newt (Triturus vulgaris L.) in a pond in Gothenburg, Sweden. Brit. J. Herpet. 5: 404-409.
 - 1975. Herpetilerna och naturvården. Sveriges Natur. Svenska Naturskyddsföreningens Årsbok 1975: 131-140.
- Hardin, J.W., Schafer, J.P. & Barbour, R.W. 1969. Observations on the activity of the seal salamander, Desmognathus monticola. Herpetologica 25: 150-151.
- Hartwig, H. & Rotmann, E. 1940. Experimentelle Untersuchungen and einem Massenaufreten von neotenen Triton taeniatus. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org. 140: 195-251.
- Hecht, G. 1927. Kriechtiere und Lurche in Lappland. Das Aquarium 1927: 88-90, 1928: 5.
- 1931. Winterschlaf und Paarungszeit deutscher Amphibien. Sber. Ges. Naturf. Freunde Berl. 1930: 316-329.
- Hellmich, W. 1956. Die Lurche und Kriechtiere Europas. Winters naturwiss. Taschenbücher 26, Heidelberg. 168 pp.

- Hellmich, W. 1962. Reptiles and amphibians of Europe. Eng. ed. A. Leutscher. Blandford Press, London. 160 pp.
- Herre, W. 1933. Zur Kenntnis der Zeichnung und Färbung des Teichmolches Triturus vulgaris L. Zool. Anz. 104: 177-193.
- Heusser, H. 1968. Wie Amphibien schützen? (2. erwit. Aufl.) Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen, Flugblatt-Serie II - Nr. 3.
- Higginbotham, A.C. 1939. Studies on amphibian activity. Ecology 20: 58-70.
- Himstedt, W. 1971. Die Tagesperiodik von Salamandriden. Oecologia 8: 194-208.
- Hoffmann, K. 1969. Zum Einfluss der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik. Z. Vergl. Physiol. 62: 93-110.
- Holtedahl, O. & Andersen, B.G. 1960. Glacial map of Norway. Bilag til Holtedahl, O. (ed.): Geology of Norway. Norges Geologiske Undersøkelse 208.
- Holtedahl, O. & Dons, J.A. 1960. Geologisk kart over Norge. Berggrunns-kart. Bilag til Holtedahl, O. (ed.): Geology of Norway. Norges Geologiske Undersøkelse 208. Oslo. 540 pp.
- Humphrey, R.R. 1922. The multiple testis in urodeles. Biol. Bull. 43: 45-67.
- Hutchinsson, G.E. 1957. A treatise on limnology. I. Geography, physics, and chemistry. John Wiley & Sons, Inc., New York. 1015 pp.
- Hvass, H. 1936. Danmarks padder og krybdyr. G.E.C. Gads forlag, København. 170 pp.
- 1971. Krybdyr og padder i farver. Politikens Forlag, København. 148 pp.
- Høst, P. 1967. Se Cochran 1967.
- Isberg, O. 1929. Das ehemalige Vorkommen der Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis* L.) in Schweden und damit zusammenhängende klimatische Erscheinungen. Ark. Zool. 21 A (3): 1-52.
- Jensen, J.W. 1968. Planktoniske ferskvanns-Crustacea på Hitra i Sør-Trøndelag, med en hydrografisk oversikt og notater om littorale Crustacea. Hovedfagsoppgave i zoologi (upubl.), Universitetet i Oslo. 109 pp.
- Johnsen, S. 1919. Litt om vore krybdyr og padder. Naturen 59: 97-111.
- 1935. Om utbredelsen av vannsalamandrene i Norge. Ibid 43: 295-304.

- Johnsen, B.O. 1973. Ernæring hos ørret, Salmo trutta L. i Dalsvatn, Sør-Trøndelag. Hovedfagsoppgave i zoologi (upubl.), Universitetet i Trondheim. 87 pp.
- Johnsson, A. 1972. Den gåtefulla biologiska klockan. Forskning och Framsteg 6 (1972): 3-7.
- Joly, J. 1959. Données sur l'écologie de la salamandre tachetée Salamandra salamandra taeniata Düringen (1897). Bull. Soc. Zool. France 84: 208-215.
- Juday, C. & Birge, E.A. 1932. Dissolved oxygen consumed in the lake waters of northeastern Wisconsin. Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett. 27: 415-486.
- Jungersen, H.F.E. 1907. Krybdyr og padder. Danm. Fauna 1, G.E.C. Gads forlag, København. 87 pp.
- Kalmus, H. 1940. Diurnal rhythms in the axolotl larva and in Drosophila. Nature 145: 72-73.
- Kasperczyk, M. 1971. Comparative studies on colour sense in Amphibia (Rana temporaria L., Salamandra salamandra L. and Triturus cristatus Laur.). Folia Biol. 19: 241-288.
- Kauri, H. 1959. Triturus vulgaris (Laurenti). Smooth newt. Mindre vattenödlä. p. 209-242 i Gislén & Kauri: Zoogeography of the Swedish amphibians and reptiles with notes on their growth and ecology. Acta vertebratica 1: 193-397.
- 1964. Grod och Kräldjur. Djurens Värld 7. Förlagshuset Norden AB, Malmö. 606 pp.
 - 1970. Amfibiene. pp. 314-333 i Frislid & Semb-Johansson. Norges Dyr 3, J.W. Cappelen, Oslo. 353 pp.
- Kenney, J.W. & Rose, F.L. 1974. Oxygen requirements and activity rhythms of the tiger salamander, Ambystoma tigrinum (Amphibia: Caudata). Herpetologica 30: 333-337.
- Kjensmo, J. 1965. Some notes on the use of filters in KMnO_4 analyses. Hydrobiologia 26: 574-578.
- 1966. Electrolytes in Norwegian lakes. Schweiz. Z. Hydrol. 28: 29-42.
- Knight, M. 1962. Frogs, toads and newts in Britain. Brockhampton Press Ltd., Leicester. 88 pp.
- Koksvik, J.I. 1975. Årtidsvariasjon og døgnrytmikk hos littorale Cladocera (Crustacea) i Målsjøen, Sør-Trøndelag. Hovedfagsoppgave i zoologi (upubl.), Universitetet i Trondheim. 129 pp.

- Koli, L. 1973. Retkeilijän kalaopas. Kalat, sammakkoeläimet ja matelijat. Helsingissä, Kustannusosakeyhtiö Otava, Helsinki. 127 pp.
- Lagler, K.F. 1971. Capture, sampling and examination of fishes. pp. 7-44 i Ricker, W.E.: Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP handbook No 3, 2. ed. Blackwell, Oxford. 348 pp.
- Lang, K. 1926. Groddjurens och kräldjurens utbredning inom Bara härad (Malmöhus län). Fauna och Flora 21: 145-150.
- 1927. Några anteckningar om grod- och kräldjurens utbredning i Anebodatrakten. Södra Sveriges fiskeriförening. Skrifter. 1927. (3, 4): 114-119.
- Leutscher, A. 1961. Vivarium life. 2 ed. Cleaver-Hume Press Ltd., London. 252 pp.
- Linné, Carl von. 1758. Systema Naturae. Regnum Animale. A photographic facsimile of the first volume of the tenth edition (1758). London 1956. V + 824 pp.
- 1761. Fauna Suecica. Mammalia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes. ed. 2. Stockholmiae (Stockholm). 578 pp.
- 1788. Systema Naturae ed. 13 1 (3): 1033-1516.
- Lofts, B. 1970. Animal photoperiodism. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 62 pp.
- Lund, Hj.M.-K. 1964. Dyreliv i vann og vassdrag. 2. utg. J.W. Cappelen, Oslo. 116 pp.
- Lunde, S.E. 1926. Surt vand dræper laks- og ørret yngel. Norsk Jaeg.- og FiskForen. Tidsskr. 55: 121-124.
- Lönnberg, E. 1920. Egendommelig förekomst av vattenödlor. Fauna och Flora 15: 143.
- 1925. Et litet bidrag till kännedomen om groddjurens utbredningsförmåga. Ibid. 20: 241-249.
- Macan, T.T. 1973. Ponds and lakes. George Allen & Unwin Ltd., London. 148 pp.
- Machon, R. & Himstedt, W. 1970. Ein neuer kapazitiv arbeitender Aktograph. Oecologia 14: 211-217.
- Madsen, B.L. 1967. Om rytmisk aktivitet hos døgnfluenymfer. Flora og Fauna 73: 148-154.
- Mayr, E. 1970. Populations, species, and evolution. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 453 pp.

- Meisterhans, K. & Heusser, H. 1970. Amphibien und ihre Lebensräume. Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen, Flugblatt-Serie II - Nr. 8. Schaffhausen. 20 pp.
- Mela, A.J. & Kivirikko, K.E. 1909. Suomen Luurankoiset. Vertebrata Fennica. Werner Söderström Osakeyhtio, Porovoossa. 532 pp.
- Mertens, R. 1947. Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes. Verlag dr. Waldemar Kramer, Frankfurt a.M. 144 pp.
- 1960. The world of amphibians and reptiles. (Transl. Parker, H.W.) McGraw-Hill Book Company, Inc. New York. 207 pp.
 - 1972. Kriechtiere und Lurche. Kosmos Naturführer, Stuttgart. 98 pp.
- Mertens, R. & Müller, L. 1940. Die Amphibien und Reptilien Europas. Abh. Senck. Ges. 451: 1-56.
- Mertens, R. & Wermuth, H. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. (Dritte Liste.) Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt a.M. 264 pp.
- Myers, G.S. 1953. Ability of amphibians to cross sea barriers, with especial reference to pacific zoogeography. Proc. Pacif. Sci. Congr. 7: 19-27.
- Myklebost, H. & Strømme, S. 1963. Land og folk. Norge 1. J.W. Cappelen, Oslo. 415 pp.
- Müller, K. 1968. Freilaufende circadiane Periodik von Ellritzen am Polarkreis. Naturwissenschaften 55: 140.
- 1970 a. Phasenwechsel der lokomotorischen Aktivität bei der Quappe Lota lota L. Oikos Suppl. 13: 122-129.
 - 1970 b. Die Tages- und Jahresperiodik der Buntflossenkoppe Cottus poecilopus Heckel am Polarkreis. Ibid 13: 108-121.
 - 1972. Messaurestationen. Presentasjon, målsättning och några resultat av biorytmikforskningen. Fauna och Flora 67: 186-190.
- Müller, K. & Thomas, E. 1972. Bäcksländornas rytmik i Messaureområdet. Ibid 67: 191-195.
- Müller, L. & Mertens, R. 1934. Ueber Linné's Lacerta palustris. Sbr. Geo. Naturf. Freunde Berl. 1933: 453-458.
- Müller, P. 1968. Amphibien und Fischbesatz. pp. 12-13 i Heusser, H. 1968.
- Möller, A. 1951. Die Struktur des Auges bei Urodelen verschiedener Körpergrösse. Zool. Jb., Allgemeine Zoologie 62: 138-182.
- Nilsson, S. 1842. Amfibierna. Skandinavisk Fauna 3. Lund. 120 pp.

- Noble, G.K. 1954. The biology of the amphibia. Dover Publications, Inc., New York. 577 pp.
- Norsk Meteorologisk Årbok 1969, 1970, 1971, 1972. Det norske meteorologiske institutt, Oslo. Ca. 160 pp.
- Nyholm, E.S. 1965. Zur Ökologie von Myotis mystacinus (Leisl.) und M. daubentoni (Leisl.) (Chiroptera). Annls. Zool. Fenn. 2: 77-123.
- Odén, S. 1971. Nederbördens försurning - ett generellt hot mot ekosystemen, pp. 63-98 i Mysterud, I.: Forurensning og biologisk miljøvern. Universitetsforlaget, Oslo. 251 pp.
- Ohle, W. 1937. Kalksystematik unserer Binnengewässer und der Kalkgehalt Rügener Bäche. Geologie Meere Binnengewäss. 1: 291-316.
- Olsson, P. 1896. Bidrag till kännedomen om Jemtlands och Herjedalens fauna. Öfvers. K. VetenskAkad. Förh. 53: 73-100.
- Organ, J.A. 1961. Studies of the local distribution, life history and population dynamics of the salamander genus Desmognathus in Virginia. Ecol. Monogr. 31: 189-220.
- Park, O., Barden, A. & Williams, E. 1940. Studies in nocturnal ecology, 9. Further analysis of activity of Panama rain forest animals. Ecology 21: 122-134.
- Persson, O. 1946. Studier över könkvoten hos vattenödlor. K. fysiogr. Sällsk. Lund. Förh. 16: 218-224.
- Pfaff, J.R. 1943. De danske padders og krybdyrs udbredelse. Flora og Fauna 49: 49-123.
- Prestt, I., Cooke, A.S. & Corbett, K.F. 1974. British amphibians and reptiles, pp. 229-254 in Hawksworth, D.L. (ed.): The changing flora and fauna of Britain. Academic Press, London. 461 pp.
- Ray, C. 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. J. Morph. 106: 85-108.
- Roček, Z. 1974. Beitrag zur Erkennung der Neotenie des Alpenmolches Triturus alpestris (Laurenti, 1768). Věst. Čs. spol. zool. 38: 285-294.
- Ruttner, F. 1970. Fundamentals of limnology. 3 ed. Univ. of Toronto Press, Toronto. 295 pp.
- Ruud, G. 1949. Amfibiene, pp. 21-28 i Føyn, B., Ruud, G. & Røise, H. (red.): Norges dyreliv 3. J.W. Cappelen, Oslo. 382 pp.
- Sahlin, F. 1929. Bidrag til kännedomen om reptiliers och amphibiers förekomst i Skåne. Fauna och Flora 24: 127-131.

- Schiøtz, A. 1970. Padder, pp. 93-169 i Hvass, H.: Danmarks dyreverden 5. Rosenkilde og Bagger, Danmark. 259 pp.
- Schreiber, E. 1875. Herpetologia Europaea. Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig. 639 pp.
- Sever, D.M. 1974. The occurrence of multiple testes in the genus Eurycea (Amphibia: Plethodontidae). Herpetologica 30: 187-193.
- Simms, C. 1969. Indications of the decline of breeding amphibians at an isolated pond in marginal land. Brit. J. Herpet. 4: 93-96.
- Sivertsen, E. 1944. Krypdyr- og paddesamlingen. K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Årsberetn. 1944: 33.
- Sjögren, B. 1947. Vattenödlor skadegörare i fiskdammar. Svensk Fisk-Tidskr. 1947: 9-11.
- 1973. Våra groddjur, ödlor och ormar. Zindermans, Uddevalla. 152 pp.
- Sjörs, H. 1963. Amphi-Atlantic zonation, Nemoral to Arctic, pp. 109-125 in Löve, A. & D. (ed.): North Atlantic biota and their history. Pergamon Press, Oxford. 430 pp.
- Smith, M.A. 1949. The British reptiles and amphibians. King Penguin Books, Harmondsworth. 33 pp.
- 1951. Neoteny in British newts. Brit. J. Herpet. 1: 91-92.
 - 1964. The British amphibians and reptiles. 3rd ed. Collins new Naturalist, London. 322 pp.
- Snedecor, G.W. & Cochran, W.G. 1972. Statistical methods. 6 ed. 5 print. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. 593 pp.
- Snekvik, E. 1969. Forsuring av elver og vann. Innvirkning på ørret- og laksefisket. Vann 4 (3): 113-119.
- Solem, J.O. 1973 a. Diel rhythm of fry and young of Lota lota (Pisces). Oikos 24: 325-327.
- 1973 b. Diel rhythmic pattern of Leptophlebia marginata L. and L. vespertina L. (Ephemeroptera). Aquilo Ser. Zool. 14: 80-83.
 - 1974. Laken og dens vaner/oppførsel. Trondheim Omland Fiske-administrasjon. Årbok 1973/74: 61-64.
- Soot-Ryen, T. 1948. Krypdyr og padder i Nord-Norge. Fauna 1: 76-84.
- 1952. Den lille salamanderen funnet i Vefsn. Ibid 5: 40.
- Sova, C. 1973. Morphometric researches in the genus Triturus from Rumania (Sereth River Basin). Muzeul de Stiintele Naturii Bacau Studii Comm. 1973: 85-286.

- Spight, T.M. 1967. Population structure and biomass production by a stream salamander. Am. Midl. Nat. 78: 437-447.
- Standard methods for the examination of water and wastewater. 1965. 12 ed. American Public Health Association, Inc., New York. 769 pp.
- Statius Müller, P.L. 1774. Des Ritters Carl von Linné ... vollständiges Natursystem 3. Von den Amphibien. Nürnberg. 366 pp.
- Stephensen, K. 1926. Til frågan om groddjurens förmåga att fördraga salthalt i vattnet. Fauna och Flora 21: 95.
- Steward, J.W. 1969. The tailed amphibians of Europe. David & Charles, Devon. 180 pp.
- Strand, A. 1943. Inndeling av Norge til bruk ved faunistiske oppgaver. Norsk Ent. Tidsskr. 6: 208-224.
- Ström, K.M. 1939. Conductivity and reaction in Norwegian lake waters. Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrog. 38: 250-258.
- Støp-Bowitz, C. 1950. Norske padder (Amphibia). Fauna 3: 15-20.
- Sundevall, C. 1850. Samtlige observasjoner på djur, under år 1847. K. svenska Vetensk-Akad. Förhandl. 1849: 210-226.
- Svendsen, R. 1959. Funn av liten salamander. Fauna 12: 29.
- Swade, R.H. & Pittendrigh, C.S. 1967. Circadian locomotor rhythms of rodents in the Arctic. Am. Nat. 101: 431-466.
- Sæther, O.-A. 1965. Limnologi, pp. 9-72 i Brun, E., Hoeg, O.A. & Sæther, O.-A.: Østensjøvannet. Østl. Naturvern. Småskr. 7. 111 pp.
- Taylor, R.H.R. 1963. The distribution of amphibians and reptiles in England and Wales, Scotland and Ireland and the Channel Isles: a revised survey. Brit. J. Herpet. 3: 95-115.
- Terent'ev, P.V. 1965. Herpetology. A manual on amphibians and reptiles. (Moskva 1961). Transl. Israel Prog. Scient. Transl., Jerusalem. 313 pp.
- Terent'ev, P.V. and Chernov, S.A. 1965. Key to amphibians and reptiles. (Moskva 1949). Transl. Israel Prog. Sceint. Transl., Jerusalem. 315 pp.
- Trutnau, L. 1975. Europäische Amphibien und Reptilien. Belser Verlag, Stuttgart. 212 pp.
- Twitty, V.C. 1959. Migration and speciation in newts. Science 130: 1735-43.

- Twitty, V.C. 1966. Of scientists and salamanders. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 178 pp.
- Vogel, Z. 1966. Reptiles and amphibians. Transl. Schierl, M. Paul Hamlyn Ltd., London. 262 pp.
- Volsøe, H. 1949. Padder (Amphibia). I Bræstrup, F.W., Thorsen, G. & Wesenberg-Lund, E. (red.): Vort lands dyreliv I. Gyldendalske boghandel-Nordisk forlag, København. 502 pp.
- Walhovd, H. 1974. Et tilfælde af neoteni hos lille salamander (Triturus vulgaris). Flora og Fauna 80: 102-104.
- Walls, G.L. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Institute of Science. Bull. No. 19. Michigan. 785 pp.
- Ward, R.R. 1972. The living clocks. Collins, London. 319 pp.
- Werešćagin, G.J. 1931. Methoden der hydrochemischen Analyse in der limnologischen Praxis. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Standardisations-komm. 1: 1-230.
- Wermuth, H. 1957. Taschenbuch der heimischen Amphibien und Reptilien. Urania-Verlag, Leipzig. 108 pp.
- Wesenberg-Lund, C. 1922. Contributions to the biology of Danish Amphibia. Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr. 10: 23-30, 209-232, 321-361.
- Whitford, W.G. & Massey, M. 1970. Responses of a population of Ambystoma tigrinum to thermal and oxygen gradients. Herpetologica 26: 372-376.
- Wilkins, M.B. 1965. The influence of temperature and temperature changes on biological clocks, pp. 146-163 i Aschoff, J. (ed.). 1965.
- Wille, H.J. 1786. Beskrivelse over Sillejords præstegjeld i Øvre-Tellemarken i Norge. Gyldendals Forlag, København (København). 296 pp.
- Willgoos, J.F. 1950. Stor vannsalamander (Triton cristatus) funnet i Bergen omegn. Fauna 3: 108-109.
- Wollebæk, A. 1932. Den store vannsalamander. Naturen 56: 351-352.
- 1936. Nye finnesteder for våre salamandere. Ibid 60: 318.
- Wolterstorff, W. 1921. Die Molche Deutschlands und ihre Pflege. Biol. Arb. 13: 1-56.
- Woollacott, A. 1963. Notes on the distribution and ecology of reptiles and amphibians in the Erewash Valley area of Nottinghamshire and Derbyshire. Brit. J. Herpet. 3: 83-85.

- Zeuner, F.E. 1946. Dating the past. An introduction to geochronology.
Methuen & Co. Ltd. London. 444 + XXIV pp.
- Økland, J. 1959. Om tangloppen Gammarus duebeni som ble funnet ved
Borrevann i sommer. Fauna 12: 1-14.
- 1961. Om Østensjøvann i Oslo og faunaen der. Ibid 14:
121-143.
 - 1969. Om forsurening av vassdrag og betydning av surhetsgraden
(pH) for fiskens næringsdyr i ferskvann. Ibid 22: 140-147.
 - 1975. Ferskvannsøkologi. Universitetsforlaget, Oslo. 289 pp.
- Åberg, B. & Rodhe, W. 1942. Über die Milieufaktoren in einigen süd-
schwedischen Seen. Symb. Bot. Upsal. 5 (3): 1-256.
- Aagaard, K., Dolmen, D. & Straumfors, P. 1975. Litt om "tusenbeinkreps"
i Norge. Fauna 28: 16-19.

PRIMÆRTABELLER

BILAG

1 - 20

side I-LXX

er tilgjengelige ved henvendelse til forfatteren



