

Transporteren eenden vissen naar voortplantingswateren van amfibieën?

Benedikt R. Schmidt

Regelmatig worden in stilstaande wateren vissen gevonden, die daar duidelijk niet zelfstandig terecht konden komen. Watervogels, zoals eenden, worden dan vaak als waarschijnlijke verspreider van vis eitjes aangewezen en dus oorzaak van de vestiging van de vissen. Maar zou dat werkelijk zo zijn, of is de mens wellicht meestal toch de oorzaak?

Het verschijnen van vissen in geïsoleerde wateren is een veelbesproken onderwerp onder herpetologen en terreinbeheerders. Transport door vogels wordt daarbij vaak benoemd, maar bewijzen daarvoor zijn er nauwelijks. De redactie vond het artikel dat hierover verscheen in het Zeitschrift für Feldherpetologie daarom relevant genoeg om vertaald op te nemen in ons eigen tijdschrift.

Het origineel

Schmidt, B.R., 2013. Transportieren Enten Fische in natürlicherweise fischfreie Amphibienlaichgebiete? Zeitschrift für Feldherpetologie, 20(2):137-144.

Introductie

In de ecologie worden twee soorten niches onderscheiden (Chase, 2011). De “fundamentele niche” beschrijft het bereik van de omgevingsomstandigheden (zoals temperatuur, pH en zoutgehalte) waarin een soort kan leven en de populatie toeneemt. De “gerealiseerde niche” is een deel van de fundamentele niche en beschrijft waar de soort effectief leeft. De gerealiseerde niche is kleiner dan de fundamentele niche, omdat interacties tussen soorten voorkómen dat een soort overal leeft waar de omstandigheden geschikt zijn voor die soort. Een bekend voorbeeld van een dergelijke interactie tussen soorten is predatie. Predatoren kunnen er voor zorgen dat een soort ergens niet voor kan komen.

Dit fenomeen is goed bekend in de herpetologie, omdat vissen predatoren zijn die kunnen voorkómen dat amfibieën in een vijver leven, ondanks dat deze daarvoor geschikt is (Werner & McPeck, 1994; Knapp *et al.*, 2005; Vredenburg, 2004). De fundamentele niche is in dit geval een vijver met zijn abiotische kenmerken, de gerealiseerde niche een visvrije vijver.

Stilstaande wateren kunnen op basis van de aan- of afwezigheid van predatoren, in combinatie met de waterhoudendheid, in drie categorieën ingedeeld worden (Wellborn *et al.*, 1996): permanente wateren met vis, permanente wateren zonder vis en tijdelijke wateren (zonder vis). Tijdelijke wateren zijn vaak vrij van predatoren, terwijl in permanente,



Is de wilde eend een belangrijke verspreider van visseneitjes? (Foto: Arie Ouwerkerk)



visvrije wateren ongewervelden zoals larven van libellen de dominante predatoren zijn. De categorieën kunnen ongetwijfeld nog verder verfijnd worden (zie voor tijdelijke wateren: Snodgrass *et al.* 2000; Van Buskirk, 2003; voor permanent zonder vis: Hecnar & M'Closkey, 1997, Haider *et al.*, 2007), maar de meeste soortgroepen van aquatische fauna kunnen hiermee ingedeeld worden (Wellborn *et al.*, 1996). Dit geldt in het bijzonder voor amfibieën (Werner & McPeck, 1994; Smith & Van Buskirk, 1995; Skelly, 1996; Snodgrass *et al.*, 2000; Van Buskirk, 2003). Deze hebben, met uitzondering van de gewone pad (*Bufo bufo*) en Amerikaanse brulkikker (*Lithobates catesbeianus*), een duidelijke voorkeur voor tijdelijke wateren en permanente wateren zonder vis (Van Buskirk, 2003).

Deze indeling van stilstaande wateren in drie categorieën maakt duidelijk dat er wateren bestaan waar van nature geen vissen voorkomen en dat visvrije wateren voor de meeste amfibieënsoorten ideaal zijn.

Wanneer kan een water visvrij zijn? Er zijn in principe twee mechanismen die dat mogelijk maken: de eigenschappen van het water voorkomen het ontstaan van vispopulaties, of het water kan niet worden gekoloniseerd door vis. Wanneer een water regelmatig droogvalt, kan er zich geen vis vestigen (Wellborn *et al.*, 1996). In koudere gebieden kan het ook zijn dat bevriezing van het water leidt tot de eliminatie van vis (Eaton *et al.*, 2005). Natuurlijke kolonisatie van een stilstaand water is alleen mogelijk als deze in verbinding staat met een stromend water. Dit hoeft geen permanente verbinding te zijn. Vaak is het genoeg als het stilstaande water bij hoogwater in contact staat met de beek of rivier (Peter, 1986; Scheffel, 2007; Clausnitzer, 2010). Peter (1986) stelt dat het tegenwoordig niet meer mogelijk is om onderscheid te maken tussen viswateren en visvrije wateren, omdat de mens de wateren te sterk beïnvloedt. Uitzetting van vis vindt zelfs in afgelegen alpiene wateren al honderden jaren

plaats (Miró & Ventura, 2013). Herpetologen vinden regelmatig vissen in stilstaande wateren, die daar duidelijk niet zelfstandig terecht konden komen. Het is in zo'n geval de vraag hoe vissen in het water zijn geraakt. Vaak is het zo dat vissen om verschillende redenen door mensen worden uitgezet.

Er wordt echter ook vaak beweerd dat vissen er door eenden terecht zijn gekomen. Green & Elmberg (2014) verwijzen naar Wallace (1876) voor de eerste publicatie over deze bewering. Ook in de Noord-Amerikaanse literatuur is deze bewering te vinden (bijvoorbeeld in Ray *et al.*, 2004). Schuilt er waarheid in deze "eendehypothese"? Deze kwestie wordt in dit artikel besproken.

Kunnen eenden vissen naar wateren transporteren?

Als eenden vissen zouden transporteren, dan moet het om kuit (eieren van de vis) gaan. Riehl (1991) vermeldt dat het vervoer van vis mogelijk, maar onwaarschijnlijk is. Green & Elmberg (2014) hebben een uitgebreid overzicht samengesteld over de ecologische functies van watervogels. Een van de functies is de verspreiding van zaden, ongewervelden en niet-pathogene microben. De verspreiding van zaden wordt beschouwd als één van de meest belangrijke ecosysteemfuncties van watervogels (Sekercioglu, 2006). Het is duidelijk dat watervogels, en in het bijzonder eenden, belangrijke vectoren zijn van vele planten- en diergroepen die zich niet over land kunnen verspreiden en te groot zijn om te worden vervoerd door de wind (Green & Elmberg, 2014). Het is belangrijk op te merken dat het vervoer meestal gebeurt terwijl de organismen zich in het spijsverteringskanaal van de eenden bevinden (Green & Elmberg, 2014). Het is algemeen bekend dat zaden van planten de passage door het maag-darmkanaal van vogels kunnen overleven. Interessant genoeg kunnen ook ongewervelde dieren deze passage overleven en geldt dit niet alleen voor de ruststadia. Zo tonen experimentele studies aan, dat land- en waterslakken

de passage kunnen overleven. Van Leeuwen *et al.* (2012) beschrijven dat maar één (wadslakje, *Hydrobia (Peringia) ulvae*) van de vier slakkensoorten tot vijf uur lang overleeft in het spijsverteringskanaal (de andere bestudeerde soorten waren de Jenkins' waterhoren (*Potamopyrgus antipodarum*), kleine diepslak (*Bithynia leachii*) en het riempje (*Bathymphalus contortus*)). In deze tijd kan een eend echter al 300 kilometer ver gevlogen zijn (Van Leeuwen *et al.*, 2012)! Wada *et al.* (2013), hebben landslakken gevoed aan vogels en hebben waargenomen dat ongeveer één van de zeven slakken dit overleefde.

Green & Elmberg (2014) concluderen dat de verspreiding van aquatische organismen door watervogels plaatsvindt, maar dat het vrijwel onmogelijk is het belang hiervan te kwantificeren. Green & Elmberg (2014) geven ook expliciet aan dat de rol van watervogels in de verspreiding van vissen en amfibieën, zoals voor het eerst door Wallace (1876) gepostuleerd, nog steeds niet onderzocht is. Het is interessant om in het artikel "Verspreiding van inheemse zoetwatervissen door de lucht" (Schmidt *et al.*, 1991) te lezen dat de verspreiding van vis door eenden alleen vermoed wordt, maar niet bewezen is. Dat is verrassend, omdat "eend" een vaak gehoord antwoord is bij de discussie over de oorsprong van vis in voortplantingswateren van amfibieën (bijvoorbeeld Clausnitzer, 2010).

Het is lastig het bewijs te leveren dat eenden kuit kunnen vervoeren naar een visvrij water, waaruit vervolgens een vispopulatie kan ontstaan. Als dit inderdaad mogelijk blijkt te zijn, moet de categorie "van nature visvrije wateren", zoals hierboven genoemd, heroverwogen worden. Voor de verdere discussie ga ik er, net zoals de visecologen (Schmidt *et al.*, 1991) vanuit, dat het vervoer van kuit in het spijsverteringskanaal van eenden onwaarschijnlijk is.





Gewone pad (Foto: Frank Spikmans)

Het bewijsmateriaal voor vistransport door eenden dient ten minste de volgende elementen te omvatten:

1. Eenden maken gebruik van water waar vis voorkomt.
2. Eenden gebruiken deze wateren op het moment dat vissen paaien.
3. Eenden gebruiken de microhabitats van wateren waar vissen paaien.
4. Eenden hebben rechtstreeks fysiek contact met kuit en dit blijft aan de poten of veren kleven.
5. Het kuit blijft bij het opvliegen en

tijdens de vlucht kleven.

6. De eend verplaatst zich naar een van nature visvrij water.
7. Het kuit overleeft de vlucht.
8. Het kuit komt in het nieuwe water los van de eend.
9. Het kuit ontwikkelt zich en dit leidt tot een populatie van de vissoort.
10. De punten 1 tot en met 9 moeten gelden voor alle vissoorten die op onverklaarbare wijze in voortplantingswateren van amfibieën aanwezig zijn.

Punten 1, 2 en 3 kunnen voor waar worden aangenomen. Dat is al lastiger voor punt 4. Hoewel het aannemelijk is dat eenden in rechtstreeks contact met kuit komen, wordt bijna nergens bericht over de vondst van kuit dat aan eenden kleeft. Veel vissoorten zetten hun eieren af op waterplanten en ander substraat (bijvoorbeeld snoek (*Esox lucius*), karper (*Cyprinus carpio*) en vetje (*Leucaspius delineatus*) (Riehl, 1991)). Riehl (1991) doet melding van snoekeieren die aan poten van watervogels kleven. Hierbij zijn “honderden” watervogels onderzocht en zijn slechts bij drie wilde eenden (*Anas platyrhynchos*) zes, zeven en negen snoekeitjes klevend aan de poten gevonden. Vier van de zes eieren ontwikkelden zich in een aquarium tot levensvatbare jonge vis. Aanvullend bewijs over kuit dat aan poten van watervogels kleeft, lijkt er niet te zijn. Het zou interessant zijn om te weten waar Riehl (1991) zijn waarnemingen gedaan heeft: in een water met paaiende snoeken, of een water zonder snoeken (dus voor of na het transport van de eieren). Daarom kan over punt 5, hoe goed en hoe lang het kuit aan de eenden blijft hangen, geen duidelijkheid verkregen worden. Punt 6 lijkt aannemelijk. Het kan echter zijn, dat lang niet alle eendensoorten regelmatig in voortplantingswateren van amfibieën aan te treffen zijn. Er zijn studies gericht op punt 7 (zie ook Scheffel, 2007). Viseieren kunnen overleven buiten water, zolang ze nat blijven. Schmidt *et al.* (1991) experimenteerden met een windtunnel en stelden vast dat eieren van snoek, baars (*Perca fluviatilis*) en blankvoorn (*Rutilus rutilus*) tot een maximum van 120 minuten in de luchtstroom kunnen overleven. De meeste eieren waren echter dood na de helft van de tijd. Dit is toch genoeg voor een vlucht van een eend naar een ander water. Punt 8 lijkt aannemelijk. Voor zover het kuit overleefd, moet dit zich kunnen ontwikkelen tot jonge vis (punt 9). De sterfte van jongen is echter hoog. Er is dus relatief veel kuit nodig om het mogelijk te maken dat er zich een populatie met mannetjes en vrouwtjes vestigt. In eerste instantie zal de populatie nog klein zijn en is er



dus een groot risico op uitsterven. Over punt 10 valt te vermelden dat er maar van weinig vissoorten gegevens beschikbaar zijn over de punten 1 tot en met 9.

Discussie

Voor de onverklaarbare aanwezigheid van vissen in voortplantingswateren van amfibieën wordt vaak de verklaring aangevoerd dat eenden of andere watervogels in staat zijn om kuit te transporteren en zo vissen in staat te stellen om visvrije wateren te koloniseren. In de literatuur is hiervoor echter geen bewijs te vinden. Slechts voor enkele aspecten van dit transport, zoals het kleven van eieren aan de poten van watervogels of voor uitdrogingsresistentie van eieren, bestaat er voldoende bewijs (Riehl, 1991; Schmidt *et al.*, 1991).

De resultaten van de onderzoeken van Riehl (1991) en Schmidt *et al.* (1991) moeten evenwel worden gerelativeerd. Riehl (1991) concludeert: “dus kon voor de eerste keer aangetoond worden dat wilde eenden bevruchte snoekeieren, vastgekleefd aan hun poten, kunnen transporten en verspreiden. Dit maakt het ook waarschijnlijk dat klevende eieren van andere beenvissen eveneens op deze manier vervoerd kunnen worden.” Hier gaat de interpretatie van de resultaten duidelijk een stap te ver. Het resultaat is: bevruchte eieren van snoek kunnen blijven kleven aan eenden en deze eieren kunnen uitgroeien tot jonge vis. Omdat niet duidelijk is waar de eenden werden gevangen (in de wateren waar de snoeken gepaaid hebben of na het

transport), bewijst Riehl (1991) niet overtuigend of er transport heeft plaatsgevonden. Schmidt *et al.* (1991) tonen aan dat kuit zo'n 30 minuten overleeft, zodat de eenden dus snel naar een volgend water dienen te vliegen.

Hier is aan toe te voegen dat volgens Riehl (1991) “honderden” watervogels onderzocht waren, en er bij drie vogels in totaal slechts 22 snoekeieren werden gevonden. Waarschijnlijk zijn deze watervogels nauwkeurig gecontroleerd, omdat het om een onderzoek naar parasieten ging. Van zes snoekeieren die in een aquarium werden geplaatst, ontwikkelden er zich vier. Dit suggereert, dat kuit aan eendpoten kan kleven en dat transport en verdere ontwikkeling van de eieren mogelijk zijn. Mijns inziens is dit echter een zeldzaam fenomeen. Voor veel andere vissoorten die vaak voorkomen in voortplantingswateren van amfibieën (karper, vetje, zeelt (*Tinca tinca*), kroeskarper (*Carassius carassius*), goudvis (*Carassius auratus*), driedoornige stekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*) (Meinich, 2008; Clausnitzer, 2010; eigen waarneming) zijn er geen meldingen van eieren die kleven aan eendenpoten. De verklaring van Green & Elmberg (2014) is juist; de rol van watervogels bij de verspreiding van vis is nog steeds te weinig onderzocht.

Het lijkt erop dat visserijbiologen graag bereid zijn om de weinige bewijzen voor het vervoer van viseieren via eenden voor waar aan te nemen. De opvatting van visserijbiologen dat vissen niet zo slecht zijn voor amfibieën, kan er mee samenhangen dat zij ook voorstellen om vissen uit te zetten in wateren die voor amfibieën bedoeld zijn (Schmidt, 1984; waarover op te merken is dat ook voor amfibieën zogenaamd onschadelijke vissoorten amfibieënlarven eten: Leu *et al.*, 2009). Maar ook in de “amfibievriendelijke” literatuur wordt onnauwkeurig geciteerd. Bijvoorbeeld Clausnitzer (2010) die Schmidt *et al.* (1991) aanhaalt als bewijs dat eenden vissen kunnen vervoeren. Dit draagt er aan bij dat “eendehypothese” door velen

geloofd en doorgegeven wordt. Na kritische beschouwing van de spaarzame literatuur over dit onderwerp wordt geconcludeerd dat het vervoer van viseieren door eenden niet onmogelijk is. Het is daarmee dus ook niet uitgesloten, dat vissen via eenden geïsoleerde wateren kunnen koloniseren. Scheffel (2007) heeft het waarschijnlijk bij het rechte eind als hij schrijft dat watervogels slechts in uitzonderlijke gevallen verantwoordelijk zijn voor de kolonisatie van voortplantingswateren van amfibieën door vissen en dat andere factoren, met name de verspreiding door de mens, veel belangrijker en vaker voorkomend zijn.

Clausnitzer (2010) schrijft dat vissen vooral voorkomen in wateren die voor mensen (en niet eenden!) gemakkelijk toegankelijk zijn, omdat afgelegen wateren (ook grote), gedurende 25 jaar visvrij bleven. Copp *et al.* (2005, 2010) komen tot dezelfde conclusie in hun onderzoek naar de verspreiding van vissen. Zij hebben de verspreiding van inheemse vissoorten buiten hun natuurlijke areaal en uitheemse vissoorten in kaart gebracht en onderzocht welke factoren het voorkomen van deze soorten het beste verklaren. De belangrijkste factoren waren de afstand van een vijver tot de dichtstbijzijnde weg en tot de dichtstbijzijnde bebouwing (Copp *et al.*, 2005). Voor uitheemse vissoorten waren de factoren aantal mensen en aantal tuincentra in de omgeving van de wateren van belang, evenals het aantal viskwekerijen. Deze analyses laten zien dat de mens de belangrijkste factor is bij de verspreiding van vis. Uit eigen ervaring is bekend dat in wateren zonder vis, vanuit het perspectief van sportvissers, noodzakelijkerwijs vis uitgezet moet worden (eigen waarneming, zie ook Schmidt, 1984). De visserijbioloog Peter (1986) noemt wateren die van nature visvrij zijn “vis-leeg”. Deze woordkeuze impliceert dat er iets aan het water ontbreekt. Daaraan kunnen aquariumhouders en tuinvijverbezitters toegevoegd worden die genoeg hebben van hun vis en er van af



Snoek (Foto: blikonderwater.nl)





Poelkikker (Foto: Frank Spikmans)

willen. Ook zij zetten vissen uit in amfibieënwateren. Vaak schuilt daar geen kwade opzet achter, maar zijn de consequenties voor amfibieën fataal (Knapp *et al.*, 2001; Kats & Ferrer, 2003). Dit is de reden waarom Clausnitzer (2010) aanbeveelt om jagers en (omwonende) grondeigenaren te informeren over de betekenis en het doel van nieuw gecreëerde wateren.

Het is niet bewezen dat vissen via eenden terecht komen in wateren die van nature visvrij zijn en welke bedoeld zijn als voortplantingswater voor amfibieën. Het voorliggende artikel toont dit aan en dit is ook de conclusie van Green & Elmberg (2014). Er is enig bewijs dat het vervoer van viseieren door vogels mogelijk is. Het moet echter gezien worden als een zeer zeldzaam verschijnsel (Scheffel, 2007). Wanneer vissen worden aangetroffen in wateren die zij niet zelfstandig kunnen koloniseren, dan is de meest waarschijnlijke verklaring daarvoor de mens. Naar mijn mening geldt dit ook

voor gevallen waarbij vissen “aantoonbaar niet zijn uitgezet”, omdat veel mensen om allerlei redenen vissen uitzetten.

Opmerking

De interpretatie van onderzoeken is nooit neutraal en wordt beïnvloed door waarden en belangen. In dit opzicht wil ik stellen dat voor mij de bescherming van amfibieën een belangrijk aandachtspunt is.

Dankwoord

B. Schmidt bedankt M. Hachtel en B. Thiesmeier voor het becommentariëren van het originele manuscript. De redactie van RAVON bedankt B. Schmidt en B. Thiesmeier voor hun toestemming voor deze vertaling.

Summary

Do ducks act as vectors for the colonization of amphibian breeding sites by fish?

Fish are often found in ponds that fish

cannot colonize by themselves. A common explanation is that ducks may act as vectors because fish eggs may stick to their feet and ducks may therefore transport fish eggs and may facilitate colonization of ponds by fish. Here I review the evidence for the »duck transport fish« hypothesis. While there is some evidence that ducks might act as vectors and that fish eggs may survive transport, there is no evidence for the duck-mediated colonization of ponds by fish. Other explanations (i.e. vectors such as humans) are much more likely than ducks.

Literatuur

- Chase, J.M., 2011. Ecological niche theory. In: Scheiner, S.M., & M.R. Willig (Hrsg.): The theory of ecology, p. 93-108. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Clausnitzer, H.J., 2010. Amphibien, Fische und Amphibienschutzgewässer. RANA 11: 28-36.
- Copp, G.H., K.J. Wesley & L. Vilizzi, 2005.



- Pathways of ornamental and aquarium fish introductions into urban ponds of Epping Forest (London, England): the human vector. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 263-274.
- Copp, G.H., L. Vilizzit & R.E. Gozlan, 2010. The demography of introduction pathways, propagule pressure and occurrences of non-native freshwater fish in England. *Aquatic Conservation* 20: 595-601.
- Eaton, B.R., W.M. Tonn, C.A. Paszkowski, A.J. Danylchuk & S.M. Boss, 2005. Indirect effects of fish winterkills on amphibian populations in boreal lakes. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1532-1539.
- Green, A.J. & J. Elmberg, 2014. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews* 89: 105-122.
- Hartel, T., S. Nemes, D. Cogălniceanu, K. Öllerer, O. Schweigerm, C.I. Moga & L. Demeter, 2007. The effect of fish and aquatic habitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia* 583: 173-182.
- Hecnar, S.J. & R.T. M'Closkey, 1997. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation* 79: 123-131.
- Kats, L.B. & R.P. Ferrer, 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions* 9: 99-110.
- Knapp, R.A., P.S. Corn & D.E. Schindler, 2001. The introduction of nonnative fish into wilderness lakes: good intentions, conflicting mandates and unintended consequences. *Ecosystems* 4: 275-278.
- Knapp, R.A., C.P. Hawkins, J. Ladau & J.G. McClory, 2005. Fauna of Yosemite National Park lakes has low resistance but high resilience to fish introductions. *Ecological Applications* 15: 835-847.
- Leu, T., B. Lüscher, S. Zumbach & B.R. Schmidt, 2009. Small fish (*Leucaspius delineatus*) that are often released into garden ponds and amphibian breeding sites prey on eggs and tadpoles of the common frog (*Rana temporaria*). *Amphibia-Reptilia* 30: 290-293.
- Meinich, L., 2008. A study of the impact of fish on the distribution of amphibians in an agricultural region. Masterarbeit, Universität Neuchâtel, Schweiz.
- Miró, A. & M. Ventura, 2013. Historical use, fishing management and lake characteristics explain the presence of non-native trout in Pyrenean lakes: implications for conservation. *Biological Conservation* 167: 17-24.
- Peter, A., 1986. Abgrenzung zwischen Fisch- und Nichtfischgewässern. Bundesamt für Umweltschutz, Bern.
- Ray, H.L., A.M. Ray & A.J. Rebertus, 2004. Rapid establishment of fish in isolated peatland beaver ponds. *Wetlands* 24: 399-405.
- Riehl, R., 1991. Können einheimische Fische anhand ihrer Eier durch Wasservögel verbreitet werden? *Zeitschrift für Fischkunde* 1: 79-83.
- Scheffel, H.J., 2007. Wie können Fische isolierte Kleingewässer ausserhalb von Überschwemmungsgebieten erreichen und welcher Einfluss besteht auf Amphibienbestände? Eine Literaturstudie. *RANA* 8: 22-25.
- Schmidt, G.W., 1984. Fische in geschützten Gewässern? Theoretische Überlegungen und praktische Hinweise zur Fischbesiedlung von künstlichen Gewässern in Naturschutzgebieten sowie von Teichen für den Fischartenschutz und für die Fütterung fischfressender Vögel. *Natur und Landschaft* 59: 487-491.
- Schmidt, G.W., M. Migliarina & G. Feldhaus (1991): Zur Verbreitung einheimischer Süswasserfische durch die Luft. *Fischökologie Aktuell* (5): 8-10.
- Sekercioglu, C.H. (2006): Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 464-471.
- Skelly, D.K., 1996. Pond drying, predators, and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia* 1996: 599-605.
- Smith, D.C. & J. Van Buskirk, 1995. Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species. *American Naturalist* 145: 211-233.
- Snodgrass, J. W., A. L. Bryan, JR. & J. Burger, 2000. Development of expectations of larval amphibian assemblage structure in southeastern depression wetlands. *Ecological Applications* 10: 1219-1229.
- Van Buskirk, J., 2003. Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. *Diversity and Distributions* 9: 399-410.
- Van Leeuwen, C.H.A., G. van der Velde, B. van Lith & M. Klaasen (2012): Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. *PLoS ONE* 7: e32292. doi:10.1371/journal.pone.0032292
- Vredenburg, V.T., 2004. Reversing introduced species effects: experimental removal of introduced fish leads to rapid recovery of a declining frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 101: 7646-7650.
- Wellborn, G.A., D. K. Skelly & E.E. Werner, 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337-363.
- Wallace, A.R., 1876. *The Geographical Distribution of Animals with a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface.* Macmillan and Co., London.
- Wada, S., K. Kawakami & S. Chiba, 2012. Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography* 39: 69-73.
- Werner, E.E. & M.A. McPeck, 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75: 1368-1382.

Benedikt R. Schmidt

KARCH, Passage Maximilien-de-Meuron 6, CH-2000 Neuchâtel, Zwitterland
 Institut für Evolutionsbiologie und Umweltwissenschaften, Universität Zürich, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich, Zwitterland
 benedikt.schmidt@unine.ch

