

Lebensraumanalyse für die Kreuzkröte (*Bufo calamita*)

MARIO LIPPUNER

Büro für angewandte Ökologie, Regionalvertretung KARCH Kanton Zürich,
Aegertenstr. 6, CH-8003 Zürich, Schweiz, office@mario-lippuner.ch

Habitat modeling for the natterjack toad (*Bufo calamita*)

Attempts to manage the habitat of the natterjack toad (*Bufo calamita*) have had mixed success. Therefore, I performed an analysis of habitats as a basis to manage habitats of the natterjack toad. Six biotic and abiotic parameters in 112 breeding sites of amphibians in north-eastern Switzerland were measured to explain presence and absence of the natterjack toad. Information-theoretic methods (Akaike's Information Criterion AIC) and logistic regressions were used to analyse the data. The analyses show the importance of pond drying, bare ground, and exposure to sunlight. Pond drying inhibits large populations of competitors and efficient aquatic predators, whereas exposure to sunlight induces warm water. Both parameters together allow a sufficient number of larvae to reach metamorphosis. Natterjack toad larvae are poor competitors and physiologically and ethologically badly protected from predators. Bare diggable ground offers the natterjack toad humid and warm microhabitats which are necessary because of species specific physiological requirements. However, to promote the natterjack toad, it will be necessary to build and enhance sunny temporary ponds and terrestrial habitats with diggable substrate or structures which allow similar micro habitats.

Key words: Amphibia, *Bufo calamita*, natterjack toad, habitat analysis, habitat modeling, pond drying, bare ground, diggable substrate, conservation measures.

Zusammenfassung

Die Bilanz von Fördermaßnahmen für die Kreuzkröte ist in vielen Fällen ernüchternd. Daher habe ich als Basis für eine griffige Kreuzkrötenförderung eine Lebensraumanalyse durchgeführt. Es wurden 6 biotische und abiotische Parameter in 112 Amphibienlaichgebieten der Nordostschweiz untersucht. Als abhängige Variable wurde die Präsenz der Kreuzkröte gewählt. Die Datenanalyse erfolgte mit logistischer Regression und Modellselektion (mittels Akaike's Information Criterion AIC). Die Analyse zeigt die große Bedeutung der Faktoren Gewässeraustrocknung, Rohböden und Besonnung. Die Austrocknung bewirkt prädatoren- und konkurrenzarme, die Besonnung warme Verhältnisse in den Gewässern. Beide Faktoren zusammen dürften ermöglichen, dass eine ausreichend große Anzahl der konkurrenzschwachen sowie physio- und ethologisch schlecht vor Prädatoren geschützten Kreuzkrötenlarven die Metamorphose erreicht. Rohböden ermöglichen der Kreuzkröte oftmals, sich einzugraben. Dadurch findet sie feucht-warme Mikrohabitate, die sie aufgrund ihrer physiologischen Voraussetzungen braucht. Um die Kreuzkröte

vor dem Aussterben zu bewahren, wird es in vielen Regionen nötig werden, besonnte Lebensräume mit ephemeren Gewässern und grabbarem Substrat oder Strukturen, die ähnliche Mikrohabitate ermöglichen, konsequent neu zu schaffen oder aufzuwerten.

Schlüsselbegriffe: Amphibia, *Bufo calamita*, Kreuzkröte, Lebensraumanalyse, Lebensraummodellierung, Austrocknung Gewässer, Rohböden, grabbares Substrat, Schutzmaßnahmen, Fördermaßnahmen.

Einleitung

Ausgangslage

Die Kreuzkröte war in der Schweiz ursprünglich eine typische Art des Umlagerungsbereiches der Flussaue mit seinen Sand- und Kiesbänken sowie Tümpeln (GROSSENBACHER 1988). Mit der zunehmenden Nutzung der Landschaft durch den Menschen entstanden neue Lebensräume. Dabei war für die Kreuzkröte vor allem der Ackerlebensraum wichtig gewesen (SINSCH 1998), der durch Meliorationen, Drainagen und Nutzungsintensivierung an Bedeutung verlor, die ursprüngliche Flussaue war schon früher beseitigt worden (LIPPUNER & HEUSSER 2001).

Mit dem Bauboom ab den 1950er Jahren entstanden viele Materialabbaugebiete, die der Kreuzkröte wiederum gute Lebensräume boten. Materialtransporte von Abbaugebieten zu Baustellen, Materialdepots und andern Gruben dürften für die Ausbreitung eine gewichtige Rolle gespielt haben, denn Kreuzkröten vergraben sich vorzugsweise in lockerem Sand und Kies wie er bei Depots vor dem Abtransport oft vorliegt. Seit den 1990er Jahren wird in Gruben derart intensiv abgebaut und rasch wiederaufgefüllt, dass sie von Kreuzkröten kaum mehr nutzbar sind. Seitdem ist erstmals kein Ersatzlebensraum mehr vorhanden und die Kreuzkröte verschwindet innerhalb weniger Jahre aus verschiedensten Regionen (MEIER et al. 2002, LIPPUNER 2013a).

Unter Berücksichtigung, dass nur wenige neue Habitate dazukommen, diese oft nicht kolonisierbar sind und bestehende ungünstiger werden, muss die Kreuzkröte in vielen Regionen als vom Aussterben bedroht betrachtet werden. Die Rote Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz (SCHMIDT & ZUMBACH 2005) verzeichnet für die Kreuzkröte mit 60 % den dramatischsten Rückgang aller Arten. Die verbleibenden Populationen sind in der Regel räumlich isoliert und individuenarm. Die Bilanz von Fördermaßnahmen ist in vielen Fällen ernüchternd. Gezieltes und umfassendes Handeln ist angezeigt, dies mit hoher Dringlichkeit. Eine Grundlage dazu soll die vorliegende Lebensraumanalyse bieten.

Biologische Herleitung der Lebensraumfaktoren

Die Kreuzkröte zeigt für eine terrestrisch lebende Anurenart eine ausgesprochen geringe Toleranz gegenüber Wasserverlusten (OROMÍ et al. 2010, SINSCH & LESKOVAR 2011). Auf der anderen Seite enden lange Wasseraufenthalte letal, da auf osmotischem Weg zu viele Ionen ausgespült werden (SINSCH et al. 1992). Zudem ist die Kreuzkröte auf vergleichsweise warme Mikrohabitate angewiesen (SINSCH 1998). Diese physiologischen Gegebenheiten setzen spezielle Lebensräume mit feuchten und zugleich

warmen Rückzugsmöglichkeiten voraus. Solche Mikrohabitate kann die zum Graben befähigte Kreuzkröte am einfachsten in besonntem, grabbarem Substrat wie Sand, lockerem und sandigem Kies oder leichten Kulturböden finden. Aus dieser Erkenntnis lässt sich ableiten, dass die Lebensraumfaktoren Rohböden und Besonnung vermutlich von Bedeutung sind.

Die Larven der Kreuzkröte sind konkurrenzschwächer als alle andern in Mitteleuropa vorkommenden Anurenlarven (SINSCH 1998), und Kreuzkrötenlaich wird oft von Larven frühlaichender Arten, wie Grasfrosch und Erdkröte, gefressen (z. B. HEUSSER 1970, 1971, 2000, BEEBEE 1977, 1979, HEUSSER et al. 2002). Zudem sind Larven der Kreuzkröte physiologisch und ethologisch schlecht vor Prädatoren geschützt (DENTON & BEEBEE 1997, SINSCH 1998, VAN BUSKIRK 2002). In hydroperiodischen Lebensräumen mit häufigen Austrocknungsereignissen sind die konkurrenzstarken und effizient Laich räubernden Arten Grasfrosch und Erdkröte wenig erfolgreich (SINSCH 1998), und die Abundanz von aquatischen Prädatoren ist in der Regel deutlich geringer (z. B. BARANDUN 1995, SKELLY 1996, WELLBORN et al. 1996, SNODGRASS et al. 2000, VAN BUSKIRK 2003). Demnach ist die Kreuzkröte mit ihren prädatationsanfälligen Larven und Eiern sowie konkurrenzschwachen Larven darauf angewiesen, dass regelmäßiges Austrocknen der Laichgewässer das Etablieren von Prädatoren und Konkurrenten verhindert. Warme Verhältnisse ermöglichen eine raschere Entwicklung und reduzieren den Zeitraum, während dem die Eier, Embryonen und Larven Konkurrenz und Prädation ausgesetzt sind. Demnach dürften die Lebensraumfaktoren Austrocknung, Besonnung, Flachufer und Deckungsgrad Vegetation von Bedeutung sein.

Kreuzkröten passen tendenziell in das r-Strategie-Konzept. Dies gilt vor allem auch für die Mobilität und die vergleichsweise geringe Standorttreue von Juvenilen und Weibchen, die sich häufig mit benachbarten lokalen Populationen austauschen und effizient kolonisieren (SINSCH 1998). Dementsprechend ist es naheliegend, dass eine ökologische Vernetzung für Kreuzkrötenvorkommen von großer Bedeutung ist und eine Metapopulationsstruktur (z. B. HANSKI 1991, HANSKI & GYLLENBERG 1993) besonders deutlich ausgeprägt ist (SCHMIDT & PELLET 2005, PELLET et al. 2007). Daraus lässt sich der Faktor Konnektivität herleiten.

Methoden

Datenanalyse und Parameter

Es wurden die Faktoren Austrocknung, Besonnung, Flachufer, Konnektivität, Rohböden und Vegetation untersucht. Mit ihnen sollten die Präsenz und Absenz der Kreuzkröte erklärt werden.

Die Konnektivität eines Gewässers i wurde berechnet mit der Formel

$$c_i = \sum_{j \neq i} \exp\{-d_{ij}\} A_j,$$

wobei d für die Distanz zwischen den Gewässern i und j steht. A steht für die Größe des Lebensraums einer lokalen Population (PRUGH 2009). Die Formel stammt aus der

Metapopulationstheorie und kombiniert die Effekte der Distanz zu den nächsten kolonisierten Gewässern und der Größe des Lebensraums der lokalen Population, wobei für A_j hier die Populationsgröße eingesetzt wurde, denn die Größe des Lebensraums einer Population ist für Amphibien nicht klar definiert (SCHMIDT 2008). Nähere Angaben zu den übrigen Faktoren sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Die Datenanalyse erfolgte mit dem generalisierten linearen Modell (GLM; d. h. mit logistischen Regressionen) im Statistikprogramm R 2.8.0 (R Development Core Team 2008). Da als abhängige Variable das Vorkommen (Präsenz/Absenz; Skala 0, 1) getestet wurde, waren eine binomiale Fehlerverteilung und eine »logit link function« erforderlich. Zuerst wurden alle Faktoren auf ihre statistische Signifikanz getestet. Ein P-Wert von $< 0,05$ gab die signifikanten Faktoren wieder. Zweitens erfolgte eine Selektion von Kandidatenmodellen mittels informationstheoretischen Methoden (Akaike's Information Criterion AIC, BURNHAM & ANDERSON 2002). Diese Methode steht entgegengesetzt zur »schwarz-weißen« Sichtweise der ersten Methode (Tests von Nullhypothesen), wonach nur signifikante Variablen wichtig sind. Die Modellselektion führt zum stärksten Lebensraummodell, das auch nichtsignifikante Variablen beinhalten kann und damit aufzeigt, dass auch diese einen wichtigen Einfluss haben können. Die Modellgüte nimmt mit zunehmendem AIC-Wert ab. Beispiele für Arbeiten mit Modellselektion sind BURNHAM & ANDERSON (2001), BURNHAM et al. (2011) und ANDERSON et al. (2000). Ähnliche, die Herpetologie und Europa betreffende Arbeiten sind zum Beispiel SCHMIDT & PELLET (2005) oder VAN BUSKIRK (2005).

Als erstes wurde ein globales Kandidatenmodell getestet, das alle Variablen enthält. Zweitens wurden Modelle gebaut, welche die beiden stärksten, signifikanten Variablen und jeweils einen der restlichen vier nicht signifikanten Variablen enthalten. Danach erfolgte der Test eines Modells, das nur die beiden stärksten Parameter beinhaltet. Der Test von Modellen mit nur einer Kovariable erfolgte, um zu zeigen, wie groß die Beschreibungskraft eines einzelnen Faktors sein kann. Zudem war es mir ein Anliegen, Modelle zu testen, die häufig vorkommenden Lebensraumangaben in Projektberichten und Büchern entsprechen und meiner Einschätzung viel zu wenig gut sind, um eine erfolgreiche Förderung der Kreuzkröte zu betreiben (Modelle FLU + BES + VEG und RBD + FUF + VEG).

Tab. 1: Untersuchte Parameter mit Definitionen.
Studied parameters with definitions.

Variable	Abkürzung	Definition
Austrocknung	AUS	Häufigkeit von Austrocknungsereignissen in den Laichgewässern
Besonnung	BES	Proportion des zeitlichen und räumlichen Ausmaßes der Besonnung der Laichgewässer über den Tag
Flachufer	FLU	Proportion von Flachufern bezogen auf gesamte Uferline der Laichgewässer
Konnektivität	KON	Kombinierter Effekt der Distanz zu den nächsten kolonisierten Gewässern und der Größe der darin lebenden lokalen Populationen
Präsenz	PRE	Vorkommen von Kreuzkrötenlarven oder -laich (als abhängige Variable)
Rohböden	RBD	Proportion von Flächen mit Rohböden, die nicht oder nur sehr wenig bewachsen sind
Vegetation	VEG	Deckungsgrad der Vegetation in den Laichgewässern

Untersuchungsgebiet und Datenaufnahme

Für die Untersuchung wurde das ca. 650 km² messende Verbreitungsgebiet der Kreuzkröte zwischen Zürich im Südwesten, Rafz (Kanton Zürich) im Norden und Weinfeldern (Kanton Thurgau) im Osten herangezogen. Zwischen 2010 und 2012 wurden hier 112 Laichgewässer von Amphibien untersucht. Einige Gewässer mussten gezielt für die vorliegende Studie kontrolliert werden, andere wurden im Rahmen anderer Projekte kartiert. Besucht wurde in der Regel 2–4 Mal in den Monaten Mai und Juni. 40 der 112 Gewässer waren Laichgewässer der Kreuzkröte, d. h. es wurden Larven, in einzelnen Fällen nur Laich festgestellt. Die übrigen 72 Standorte waren Gewässer ohne Kreuzkrötennachweis, die innerhalb eines Radius‘ von 5 km um die Kreuzkrötengewässer und außerhalb von Wald liegen (also alle potenziell erreichbaren Gewässer). Betrachtet man die Untersuchungen von SINSCH & SEIDEL (1995), SINSCH et al. (2010) und MIAUD et al. (2008) scheinen Dispersionsdistanzen von bis zu 5 km plausibel, SINSCH et al. (2012) sprechen für noch größere Distanzen. Es gibt keine Hinweise, dass Kreuzkröten regelmäßig Wald durchwandern.

Ergebnisse

In einem Modell mit allen Kovariablen waren die Faktoren Austrocknung (AUS) und Rohböden (RBD) statistisch signifikant und hatten einen positiven Effekt auf das Vorkommen der Kreuzkröte (Tab. 2).

Bei der Modellselektion ergaben sich drei Modelle von vergleichbarer Güte (AUS + RBD + BES, AUS + RBD + FLU und AUS + RBD) (Tab. 3, 4). Es zeigte sich, dass die Parameter RBD und AUS sehr viel wichtiger sind als alle andern Parameter. Fehlt einer dieser zwei Faktoren, fällt die Modellgüte (Differenz im AIC-Wert) sehr deutlich ab. Der Parameter RBD alleine beschreibt die Daten deutlich besser als die Modelle AUS + FLU + VEG oder FLU + BES + VEG. Der dritt wichtigste Parameter ist die Besonnung (BES).

Tab. 2: Test aller untersuchten Lebensraumparameter. Die Parameter Austrocknung und Rohböden waren signifikant.

Test of the studied habitat parameters. The parameters pond drying and bare ground were statistically significant.

Koeffizient	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	Pr (> z)
y-Achsenabschnitt	5,902	2,585	2,283	0,022
Austrocknung	2,036	0,837	2,432	0,015
Besonnung	0,579	0,665	0,871	0,384
Flachufer	-0,668	0,850	-0,786	0,432
Konnektivität	-0,496	1,004	-0,497	0,619
Rohböden	1,664	0,743	2,241	0,025
Deckungsgrad Vegetation	-0,648	0,693	-0,936	0,349

Tab. 3: Zusammenfassung der Modellselektion für das Vorkommen der Kreuzkröte. Das beste Modell beinhaltet die Kovariablen Austrocknung, Rohböden und Besonnung.
Summary of the model selection for the presence of the natterjack toad. The best model includes the parameters pond drying, bare soil and exposure to sunlight.

Variablen	Modell	AIC
Austrocknung, Rohböden, Besonnung	PRE ~ AUS + RBD + BES	24,695
Austrocknung, Rohböden, Flachufer	PRE ~ AUS + RBD + FLU	24,985
Austrocknung, Rohböden	PRE ~ AUS + RBD	25,118
Austrocknung, Rohböden, Vegetation	PRE ~ AUS + RBD + VEG	25,973
Austrocknung, Rohböden, Konnektivität	PRE ~ AUS + RBD + KON	26,225
Globalmodell	PRE ~ AUS + BES + FLU + KON + RBD + VEG	28,512
Rohböden, Besonnung	PRE ~ RBD + BES	38,822
Rohböden	PRE ~ RBD	43,319
Rohböden, Flachufer, Vegetation	PRE ~ RBD + FLU + VEG	43,915
Austrocknung, Flachufer, Vegetation	PRE ~ AUS + FLU + VEG	49,530
Flachufer, Besonnung, Vegetation	PRE ~ FLU + BES + VEG	79,190

Tab. 4: Schätzwerte der besten drei Modelle.
Estimates of coefficients of the three best models.

Koeffizient	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	Pr(> z)
Modell PRE ~ AUS + RBD + BES				
y-Achsenabschnitt	4,570	1,701	2,686	0,007
Austrocknung	1,739	0,638	2,727	0,006
Besonnung	0,891	0,666	1,339	0,181
Rohböden	1,664	0,489	3,402	0,001
Modell PRE ~ AUS + RBD + FLU				
y-Achsenabschnitt	5,551	1,980	2,803	0,005
Austrocknung	2,153	0,744	2,893	0,004
Flachufer	-1,075	0,796	-1,349	0,177
Rohböden	1,818	0,551	3,301	0,001
Modell PRE ~ AUS + RBD				
y-Achsenabschnitt	4,603	1,474	3,123	0,002
Austrocknung	1,766	0,582	3,036	0,002
Rohböden	1,780	0,493	3,610	0,001

Diskussion

Lebensraummodelle

Die Faktoren AUS und RBD beschreiben das Vorkommen der Kreuzkröte sehr viel besser als die übrigen Faktoren. Eine jährliche Austrocknung der Gewässer und offene Rohböden im Landlebensraum sind demnach die Grundvoraussetzung für ein Vorkommen. Auch der Faktor BES wirkt positiv auf das Vorkommen. Der Einfluss der Besonnung ist in den Modellen aber gering (Tab. 3, 4), zudem ist der Faktor nicht signifikant (Tab. 2). Beides dürfte vor allem methodische Ursachen haben, weil in der

Stichprobe nur Lebensräume außerhalb von Wald mit einbezogen wurden und somit beschattete Lebensräume weitgehend fehlten (EIGENBROD et al. 2011). Waldgebiete scheinen von Kreuzkröten kaum durchwandert zu werden (STEVEN et al. 2004), demzufolge sind auch Abbaugebiete im Wald kaum besiedelt. Entgegen der Annahmen zeigen die Faktoren FLU und KON keinen signifikanten Einfluss und spielen in den Modellen kaum eine Rolle. Die Analyse zeigt, dass Flachufer in den nichtkolonisierten Gewässern sogar häufiger vorkommen, als in Gewässern mit Kreuzkröte und dass Kreuzkrötengewässer oft stark isoliert liegen. Letzteres ist direkt im Zusammenhang mit der räumlichen Verteilung der Gruben im Untersuchungsgebiet zu sehen. Demnach haben Kreuzkröten oftmals keine Gelegenheit, Metapopulationen aufzubauen, weil die wenigen geeigneten Lebensräume zu weit auseinander liegen und die darin vorkommenden Populationen zu klein sind, um einen Reproduktionsüberschuss zu produzieren. Der Faktor VEG erreicht bei der Regressionsanalyse zwar einen kleineren Signifikanzwert als der Faktor BES, in den Modellen spielt der Faktor aber eine geringere Rolle als die Besonnung. Dieses unterschiedliche Resultat kommt möglicherweise aufgrund der Korrelationen unter den sechs verschiedenen Kovariablen zu Stande. Auf eine Korrelationsanalyse unter den Kovariablen wurde aber aufgrund des eindeutigen Resultates der aussagekräftigen Parameter AUS und RBD verzichtet.

Ökologische Relevanz der Lebensraumfaktoren

Die Relevanz des Parameters RBD lässt sich damit begründen, dass der Boden oder Untergrund im offenen, rohen Zustand oft grabbar ist und bei Besonnung leicht Wärme, bei Regen Wasser aufnimmt und speichert. OROMI et al. (2010) sowie SINSCH & LESKOVAR (2011) begründen die Relevanz von grabbarem Material physiologisch. Demnach eignet sich grabbares Substrat am besten für die Thermoregulation und den Feuchtigkeitshaushalt, weil sich hier die Tiere leicht zu den Stellen mit idealer Wärme und Feuchtigkeit eingraben können. Bei zunehmendem Bewuchs kann eine Population erfahrungsgemäß rasch verschwinden, die Tiere wandern ab. Manchmal werden auch Kleinsäugerhöhlen und Felsspalten genutzt (OROMI et al. 2010). Das Angebot an Stellen, die sowohl ideale Feuchtigkeits- als auch ideale Wärmeverhältnisse aufweisen, dürfte hier aber oftmals Mangelware sein. Andere Krötenarten, wie zum Beispiel die Wechselkröte (*Bufo viridis*), sind gegenüber Wasserverlust viel resistenter und dürften kaum Probleme haben, unter Steinen oder Holz genügend geeignete Rückzugsmöglichkeiten zu finden (SINSCH 1998, SINSCH & LESKOVAR 2011).

Ebenso lässt sich die Relevanz für eine regelmäßige Austrocknung bestätigen, die sich aufgrund der einleitend beschriebenen Konkurrenzschwäche und erhöhten Anfälligkeit gegenüber Prädation erahnen ließ. Insgesamt sind Laich und Larven der Kreuzkröte schlechter vor aquatischen Prädatoren geschützt als Laich und Larven anderer Anuren (DENTON & BEEBEE 1997, SINSCH 1998). Bei großen Dichten an Gras- oder Erdkrötenlarven kann es im Frühjahr sogar zu einem Totalausfall von Kreuzkrötenlaich kommen (eig. Beob.). Zudem wirkt sich die Anwesenheit von Larven anderer Anuren verlängernd auf die Larvaldauer der Kreuzkröte aus (BANKS & BEEBEE 1987). Weitere Effekte der interspezifischen Konkurrenz sind geringere Körpergrößen und reduzierte Überlebenswahrscheinlichkeiten der Juvenilen (GRIFFITHS 1991). Die Präda-

toren der Kreuzkröteneier sowie die Konkurrenten und Prädatoren der Larven sind in häufig austrocknenden Gewässern im Gegensatz zur Kreuzkröte wenig erfolgreich. Demnach ist die Kreuzkröte auf Austrocknungsereignisse angewiesen. Ideal für die Kreuzkröte, aber wenig geeignet für die Konkurrenten und Prädatoren, sind sogenannte Frühlingsweiher, Senken in den Niederungen, die im Winter bei Grundwassertiefstand trocken liegen und sich erst mit ansteigendem Grundwasserspiegel im Mai, aufgrund der Schneeschmelze in den Hochalpen und Frühlingsregenfällen, mit Wasser füllen. Grasfrosch und Erdkröte können in solchen Lebensräumen kaum Bestände aufzubauen.

Die Relevanz der Besonnung lässt sich aufgrund vorliegender Untersuchung aus methodischen Gründen nicht aufzeigen. Eine gute Besonnung des Lebensraumes (Reproduktionsgewässer und Landlebensraum) dürfte aber von großer Bedeutung sein. A) Es wird eine stärkere Erwärmung des Wassers ermöglicht, was eine Reduktion der Dauer der Individualentwicklung zur Folge hat (z. B. HEUSSER 1971, BEEBEE 1977). Demnach entkommen die Larven rascher der Prädation und Konkurrenz, eine größere Anzahl an Larven dürfte i.d.R. die Metamorphose erreichen. Weiter kann die verkürzte Entwicklungsdauer als Beitrag für eine verfrüht eintretende Geschlechtsreife und Reproduktion angesehen werden. B) Es wird in den Landverstecken ein warmes Mikroklima erreicht, das für eine günstige Thermoregulation der Tiere Voraussetzung ist.

Fazit

Physio- und ethologische Voraussetzungen der Kreuzkröte erfordern einen vergleichsweise warmen Lebensraumtyp mit ephemeren Gewässern und im Idealfall mit grabbarem Substrat. Dieser Lebensraumtyp ist vielerorts äußerst selten geworden. Dementsprechend sieht die Verbreitungssituation der Kreuzkröte aus. Um die Kreuzkröte vor dem Aussterben zu bewahren, wird es in vielen Regionen nötig werden, besonnte Lebensräume mit ephemeren Gewässern und grabbarem Substrat oder Strukturen, die ähnliche Mikrohabitate ermöglichen, konsequent neu zu schaffen oder aufzuwerten. Welche Möglichkeiten es dazu gibt, wird in LIPPUNER (2013b) aufgezeigt.

Dank

Dr. BENEDIKT R. SCHMIDT, Prof. Dr. ULRICH SINSCH und Dr. BURKHARD THIESMEIER danke ich für die Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- ANDERSON, D. R., K. P. BURNHAM & W. L. THOMPSON (2000): Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. – *Journal of Wildlife Management* 64: 912–923.
- BANKS, B. & T. J. C. BEEBEE (1987): Spawn predation and larval growth inhibition as mechanisms for niche separation in anurans. – *Oecologia* 72: 569–573.

- BARANDUN J. (1995): Reproductive ecology of *Bombina variegata* (Amphibia). – Dissertation Universität Zürich.
- BEEBEE, T. J. C. (1977): Environmental change as a cause of natterjack toad (*Bufo calamita*) declines in Britain. – *Biological Conservation* 11: 87–102.
- BEEBEE, T. J. C. (1979): Population interactions between the toads *Bufo bufo* (Linnaeus) and *Bufo calamita* (Laurenti): Some theoretical considerations and consequences. – *British Journal of Herpetology* 6: 1–5.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON (2001): Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. – *Wildlife Research* 28: 111–119.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON (2002): Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach. 2nd edition. – New York (Springer).
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON & K. P. HUYVAERT (2011): AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 23–35.
- EIGENBROD, F., S. J. HECNAR & L. FAHRIG (2011): Sub-optimal study design has major impacts of landscape-scale inference. – *Biological Conservation* 144: 298–305.
- GROSSENBACHER, K. (1988): Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. – Basel (Schweizerischer Bund für Naturschutz).
- GRIFFITHS, R. A. (1991): Competition between common frog, *Rana temporaria*, and natterjack toad, *Bufo calamita*, tadpoles: the effect of competitor density and interaction level on tadpoles development. – *Oikos* 61: 187–196.
- HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In: GILPIN, M. E. & I. HANSKI (eds.): *Metapopulation Dynamics*: 17–38. – London (Academic Press).
- HANSKI, I. & M. GYLLENBERG (1993): Two general metapopulation models and the core-satellite hypothesis. – *American Naturalist* 142: 17–41.
- HEUSSER, H. (1970): Laich-Fressen durch Kaulquappen als mögliche Ursache spezifischer Biotoppräferenzen und kurzer Laichzeiten bei europäischen Froschlurchen (Amphibia, Anura). – *Oecologia* 4: 83–88.
- HEUSSER, H. (1971): Laich-Räubern und -Kannibalismus bei sympatrischen Anuren-Kaulquappen. – *Experientia* 27: 474.
- HEUSSER, H. (2000): Kaulquappen fressen Laich und Schlüpflinge europäischer Anuren (Amphibia). – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 7: 177–202.
- HEUSSER, H., M. LIPPUNER & B. R. SCHMIDT (2002) Laichfressen durch Kaulquappen des Springfroschs (*Rana dalmatina*) und syntopes Vorkommen mit andern Anuren-Arten. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 9: 75–87.
- LIPPUNER, M. (2013a): Förderung der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) im Kanton Zürich – Konzept und Projekte. – Büro für angewandte Ökologie, unveröff.
- LIPPUNER, M. (2013b): Neue Methoden zur Förderung der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und deren Anwendung in der Schweiz. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 20: 155–169.
- LIPPUNER, M. & H. HEUSSER (2001): Geschichte der Flusslandschaft und der Amphibien im Alpenrheintal. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 8: 81–96.
- MEIER, C., H. CIGLER & M. LIPPUNER (2002): Verbreitung und Bestandesentwicklung von Laubfrosch (*Hyla arborea*) und Kreuzkröte (*Bufo calamita*) im Kanton Zürich. – Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich, unveröff.
- MIAUD, C., D. SANUY & J.-N. AVRILLIER (2008): Terrestrial movements of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia, Anura) in a semi-arid, agricultural landscape. – *Amphibia-Reptilia* 21: 357–369.
- OROMÍ, N., D. SANUY & U. SINSCH (2010): Thermal ecology of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a semiarid landscape. – *Journal of Thermal Biology* 35: 34–40.
- PELLET, J., E. FLEISCHMANN, D. S. DOBKIN, A. GRANDER & D. D. MURPHY (2007): An empirical evaluation of the area and isolation paradigm of metapopulation dynamics. – *Biological Conservation* 136: 483–495.

- PRUGH, L. R. (2009): An evaluation of patch connectivity measures. – *Ecological Applications* 19: 1300–1310.
- R Development Core Team (2008): R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- SCHMIDT, B. R. & J. PELLET (2005): Relative importance of population processes and habitat characteristics in determining site occupancy of two anurans. – *Journal of Wildlife Management* 69: 884–893.
- SCHMIDT, B. R. (2008): Steps towards better amphibian conservation. – *Animal Conservation* 11: 469–471.
- SCHMIDT, B. R. & S. ZUMBACH (2005): Rote Liste der gefährdeten Amphibien in der Schweiz. Bern (Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft und Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz).
- SINSCH, U., R. SEINE & N. SHERIF (1992): Seasonal changes in the tolerance of osmotic stress in natterjack toads (*Bufo calamita*). – *Comparative Biochemistry & Physiology* 101A: 353–360.
- SINSCH, U. & D. SEIDEL (1995): Dynamics of local and temporal breeding assemblages of a *Bufo calamita* metapopulation. – *Australian Journal of Ecology* 20: 351–361.
- SINSCH, U. (1998): Biologie und Ökologie der Kreuzkröte. – Bochum (Laurenti).
- SINSCH, U., N. OROMÍ, C. MIAUD, J. DENTON & D. SANUY (2010): Connectivity of local amphibian populations: modeling the migratory capacity of radio-tracked natterjack toads. – *Animal Conservation* 13: 937–943.
- SINSCH, U. & C. LESKOVAR (2011): Does thermoregulatory behaviour of green toads (*Bufo viridis*) constrain geographical range in the west? A comparison with the performance of syntopic natterjacks (*Bufo calamita*). – *Journal of Thermal Biology* 36: 346–354.
- SINSCH, U., N. OROMÍ, C. MIAUD, J. S. DENTON & D. SANUY (2012). Connectivity of local amphibian populations: modelling the migratory capacity of radio-tracked natterjack toads. – *Animal Conservation* 15: 388–396.
- SKELLY, D. K. (1996): Pond drying, predators, and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. – *Copeia* 1996: 599–605.
- SNODGRASS, J. W., B. A. LAWRENCE & J. BURGER (2000): Development of expectations of larval amphibians assemblage structure in south-eastern depression wetlands. – *Ecological Applications* 10: 1219–1229.
- STEVENS, V. M., E. POLUS, R. A. WESSELINGH, N. SHTICKZELLE & M. BAGUETTE (2004): Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the natterjack toad (*Bufo calamita*). – *Landscape Ecology* 19: 829–842.
- VAN BUSKIRK, J. (2002): A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. – *American Naturalist* 160: 87–102.
- VAN BUSKIRK, J. (2003): Habitat partitioning in European and North American pond-breeding frogs and toads. – *Diversity and Distributions* 9: 399–410.
- VAN BUSKIRK, J. (2005): Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. – *Ecology* 86: 1936–1947.
- WELLBORN, G. A., D. K. SKELLY & E. E. WERNER (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337–363.
- WERNER, E. E. (1991): Nonlethal effects of a predator on competitive interactions between two anuran larvae. – *Ecology* 72: 1709–1720.