

Ökologie des Springfrosches (*Rana dalmatina*) im westlichen Bodenseeraum

MARIO LIPPUNER¹ & THOMAS ROHRBACH²

¹Büro für Ökologie und Landschaftsplanung, Regionalvertretung KARCH Kanton Zürich,
Aegertenstr. 6, CH-8003 Zürich, office@mario-lippuner.ch

²Leutenbergstr. 15, D-78532 Tuttlingen, thomas-rohrbach@t-online.de

Ecology of the agile frog (*Rana dalmatina*) in the western area of the Lake Constance

The distribution range of *Rana dalmatina* in the western area around Lake Constance and the number of local populations have remained practically unchanged since the first investigations were carried out 10 to 15 years ago. However, the average size of local populations has decreased. Preference analyses show that *R. dalmatina* clearly prefers warmer, standing water bodies with an increasing pool character. A large number of ponds of this type can be found in the study area. A statistical analysis of coexistence with other amphibian species shows a significantly higher syntopy of *R. dalmatina* with *Hyla arborea*, *Lissotriton vulgaris*, *Mesotriton alpestris*, *Pelophylax esculentus/P. lessonae* and *Triturus cristatus* than expected by chance. Syntopy with *Bufo bufo* was less frequent than expected by chance. For the conservation of *R. dalmatina*, first priority must be given to promotion of larger areas of warmer water bodies with pool character, lightly wooded areas and an intact habitat link between breeding pools and the wooded landscape.

Key words: Amphibia, Anura, Ranidae, *Rana dalmatina*, habitat choice, water body preference, co-existence, conservation, management, population development, population dynamic, distribution.

Zusammenfassung

Die Verbreitungsgrenzen im westlichen Bodenseeraum und die Anzahl an lokalen Populationen von *Rana dalmatina* sind seit den ersten Kartierungen vor 10 und 15 Jahren nahezu gleich geblieben, die lokalen Populationen jedoch im Mittel kleiner geworden. Präferenzanalysen zeigen, dass *R. dalmatina* wärmere, stehende Gewässer mit zunehmendem Tümpelcharakter stark bevorzugt. Solche günstigen Gewässer kommen im untersuchten Areal in hoher Dichte vor. Bei der statistischen Analyse der Vergesellschaftung mit andern Amphibienarten ergibt sich für *R. dalmatina* eine signifikant häufigere Vergesellschaftung mit *Hyla arborea*, *Lissotriton vulgaris*, *Mesotriton alpestris*, *Pelophylax esculentus/P. lessonae* und *Triturus cristatus* als zufällig erwartet. Eine signifikant seltenere Vergesellschaftung als erwartet ergibt sich mit *Bufo bufo*. Beim Schutz von *R. dalmatina* haben die Förderung warmer, größerer Kleingewässer mit Tümpelcharakter, lichte Wälder sowie eine intakte Lebensraumvernetzung zwischen den Laichgewässern und Wäldern oberste Priorität.

Schlüsselbegriffe: Amphibia, Anura, Ranidae, *Rana dalmatina*, Habitatwahl, Gewässerpräferenz, Vergesellschaftung, Schutz, Förderungsmaßnahmen, Bestandsentwicklung, Bestandsdynamik, Verbreitung.

Einleitung

Die hier vorgestellte Verbreitunginsel westlich des Bodensees ist ein Teil des disjunkten Verbreitungsgebiets von *Rana dalmatina* in Mitteleuropa. Die Vorkommen dieser Insel verteilen sich auf die schweizerischen Kantone Schaffhausen, Thurgau und Zürich sowie auf das deutsche Bundesland Baden-Württemberg. Während in Baden-Württemberg und Schaffhausen bereits seit den späten 1970er bzw. frühen 1980er Jahre Bestände von *R. dalmatina* bekannt sind (WIESE 1984, BAUER 1987, GROSSENBACHER 1988), wurden solche in den Kantonen Thurgau und Zürich erst in der zweiten Hälfte der 1990er Jahre entdeckt (LIPPUNER 1997, WEIBEL et al. 1997, LIPPUNER 2000a). Der erste Hinweis auf *R. dalmatina* im westlichen Bodenseeraum stammt dagegen schon vom 1. Mai 1941 aus der Neuen Zürcher Zeitung (NZZ), in der ein Fund eines Tieres durch RUDOLF FRAUENFELDER in einer Höhle bei Wilchingen im Kanton Schaffhausen publiziert wurde. Die kantonalen Inventare im Kanton Thurgau (BEERLI 1985) und im Kanton Zürich (ESCHER 1972, MEISTERHANS & MEIER 1984) sowie die Beschreibung der schaffhausischen Amphibienfauna (WALTER 1977) führen keine Vorkommen von *R. dalmatina* auf.

In der beschriebenen Verbreitunginsel ist der Springfrosch eine faunistische Besonderheit. Da die Art in Teilen des Untersuchungsgebietes erst in jüngerer Zeit festgestellt werden konnte, war aufgrund von Wissenslücken nicht interpretierbar, ob es sich um neue oder einfach übersehene Bestände handelt. Dies und die relative Seltenheit sowie eine damit verbundene potenzielle Gefährdung dieser Amphibienart führten 2003 dazu, ein spezifisches Projekt für die Art zu beginnen.

Es standen folgende Ziele im Zentrum: (1) Erfassung der Bestände und der aktuellen Verbreitung; (2) Aufzeigen einer allfälligen Bestandsveränderung; (3) Ermitteln von Habitatpräferenzen und wichtigen Lebensraumfaktoren; (4) Beurteilung der Gefährdung und ausarbeiten von Förderungsmaßnahmen.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfasst das bekannte Verbreitungsgebiet von *R. dalmatina* im westlichen Bodenseeraum (nordöstlicher Teil des Kantons Zürich, westlichster Teil des Kantons Thurgau, östliche Hälfte des Kantons Schaffhausen, Hegau und Bodanrücken bis nach Konstanz sowie einen das Gebiet umschließenden, rund 4 km breiten Gürtel, Abb. 1). Die Fläche des Untersuchungsgebietes beträgt rund 600 km².

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Bereich des eiszeitlichen Rheingletschers und ist reich an Gewässern. Sölle, auch Toteisseen genannt, die im übrigen schweizerischen Mittelland nur sehr selten vorkommen, sind vielerorts charakteristisch, wobei besonders viele in der Umgebung Kleinandelfingens vorkommen (so genannte Andelfinger Seenplatte, HOFMANN 1967). Altläufe sind vor allem in den Thur- und Rheinauen bei Flaach häufig. Relikte von Erlenbrüchen und Riedgebieten (oft über Grundmoränen) kommen verstreut über das gesamte Untersuchungsgebiet vor, wo-

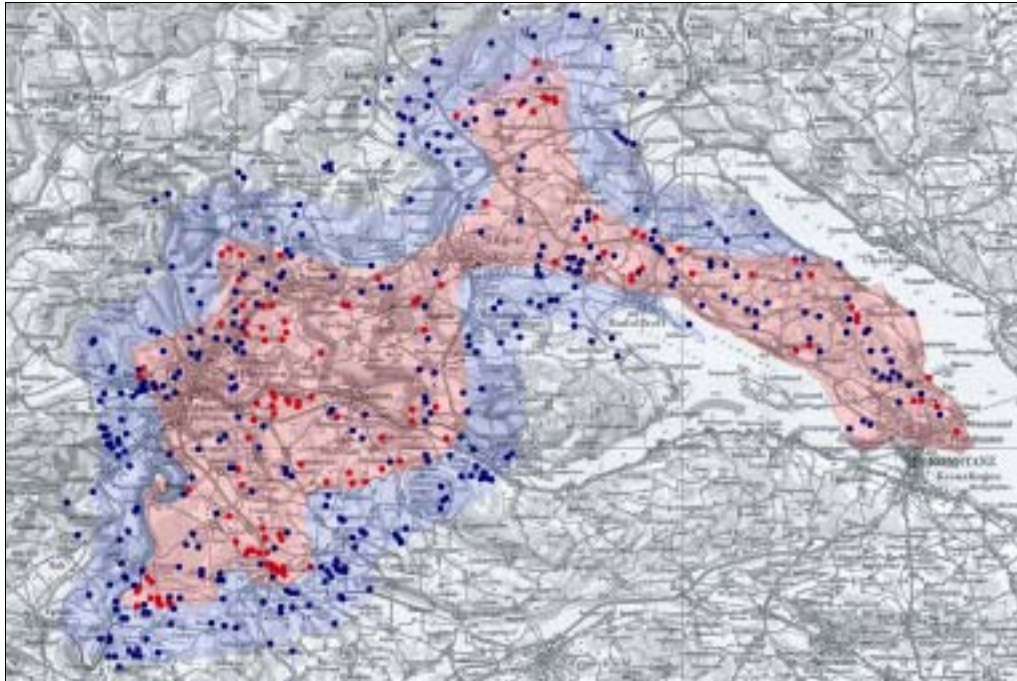


Abb. 1: Untersuchungsgebiet. Rot: Areal von *R. dalmatina*; blau: angrenzender, etwa 4 km breiter Gürtel. Rote Punkte: Gewässer mit Nachweis, blaue Punkte: Gewässer ohne Nachweis von *R. dalmatina* bei den letzten Kartierungen.

Investigation area. Red: Area of *R. dalmatina*; blue: adjacent, approximately 4 km broad area. Red points: water bodies with records, blue points: water bodies without record during the last mappings.

bei letztere eine vergleichsweise hohe Dichte auf dem Bodanrücken zwischen Konstanz und Radolfzell erreichen.

Die Höhe des Untersuchungsgebietes liegt zwischen 343 m NN bei Flaach im Kanton Zürich und 670 m NN bei Büttenhardt im Kanton Schaffhausen.

Die Niederschlagsmenge ist vergleichsweise gering. So finden sich im schweizerischen Mittelland nur wenige Gebiete mit solch tiefen Niederschlagswerten. Die Jahresniederschlagssumme liegt in Schaffhausen bei 883 mm. Die durchschnittliche Temperatur im Juli beträgt 17,8 °C, im Januar -1,0 °C, und der Jahresdurchschnitt liegt bei 8,5 °C (langjährige Mittel aus den Jahren 1961–1990, MeteoSchweiz 2006). Allerdings dürften die mittleren Temperaturwerte in den letzten Jahren etwas höher gewesen sein.

Der Untergrund in den Ebenen entlang des Rheins, der Thur, westlich von Schaffhausen und um Singen bis zum Gnaden- und Zellersee besteht aus fluvioglazialen Schottern mit Überschwemmungssedimenten. Im umgebenden hügeligen Gebiet finden sich v. a. auf Molasse aufgeschobene Moränen; gebietsweise stehen Molasse und ältere fluvioglaziale Schotter an. Westlich des Herblingertals im Kanton Schaffhausen schließt der Tafeljura (Malm) an das mittelländische Molassebecken an, wobei auch hier stellenweise Molasse und zusätzlich Bohnerzformationen anstehen. Eine entsprechende Grenze liegt beim baden-württembergischen Volkertshausen. Zwischen Vol-

kertshausen und Langenstein ist der Malm aber oft noch mit aufgeschobenen Moränen überdeckt. Bei Singen stehen kleinflächig tertiäre Ergussgesteine an.

Die Böden bestehen hauptsächlich – wie für trockene, wärmere Gebiete mit durchlässigem Untergrund charakteristisch – aus Parabraunerden, teilweise aus Braunerden; in Hanglage, wo die weitere Bodenentwicklung verhindert wird, aus Regosolen. Im Bereich des Tafeljuras sind es auch Kalkbraunerden und Rendzinen. In vernässter Muldenlage finden sich Pseudogleye, und unter Grundwasserbeeinflussung, z. B. in Auengebieten, haben sich Gleye gebildet.

Datengrundlagen

Die wichtigsten Grundlagen bildeten das Springfroschinventar der Kantone Zürich und Thurgau (LIPPUNER 2000b), das Amphibieninventar des Kantons Schaffhausen (WEIBEL et al. 1997) sowie die Zusammenstellung der Vorkommen im westlichen Bodenseeraum (ROHRBACH & KUHN 1997). Weitere Grundlagen bildeten die Arbeiten LAUFER et al. (1997), LIPPUNER (1997, 2000a) und WEIBEL et al. (1995) sowie eine unpublizierte Auflistung von THOMAS ROHRBACHS Funddaten des Bodanrückens, Hegaus und Kantons Schaffhausen. Die Befunde dieser Arbeiten ergaben als Ausgangslage für die vorliegende Studie 122 Nachweise von Laichgebieten: 43 Laichgebiete im baden-württembergischen Teil, 25 im schaffhausischen, 20 im thurgauischen und 34 im zürcherischen Teil (mehrere unmittelbar benachbarte Gewässer innerhalb einer Distanz von weniger als ca. 100 m zueinander werden als ein Laichgebiet bezeichnet).

Aufgrund der oben genannten Quellen, von Daten des CSCF (Centre Suisse de Cartographie de la Faune) und zusätzlichen Angaben von KLEMENS FRITZ und THOMAS ROHRBACH erhielten wir eine Liste mit rund 400 stehenden Gewässern. Die Liste umfasst alle uns bekannten stehenden Gewässer innerhalb des Areal von *R. dalmatina* und innerhalb des daran angrenzenden, rund 4 km breiten Gürtels (Abb. 1). Da eine Untersuchung aller Gewässer im baden-württembergischen Teilgebiet nicht möglich war, beschränkte sich die Auswahl auf etwa zwei Drittel der Gewässer, welche mittels Zufallsgenerator bestimmt wurden.

Erhebung aktueller Daten

Insgesamt wurden 362 Laichgebiete untersucht, 235 im Areal und 127 im arealumgebenden Gürtel. In den schweizerischen Teilgebieten bearbeiteten wir über vier Jahre (2003–2006) jährlich ein Viertel (65 Laichgebiete), im baden-württembergischen Teilareal über drei Jahre (2004–2006) jährlich ein Drittel (34 Laichgebiete) der dort insgesamt zu untersuchenden Gewässer. Die jährliche Auswahl wurde mit einem Zufallsgenerator bestimmt. 26 Laichgebiete wurden erstmals kartiert. Die Aufnahmen fanden im März und April statt, wobei jedes Gewässer ein- bis dreimal besucht wurde. Ein Nachweis von *R. dalmatina* bedeutet, dass sowohl Laich als auch Adulte nachgewiesen werden konnten. Die Klassierung der Populationsgrößen erfolgte wie heute üblich aufgrund der Anzahl tatsächlich gezählter Laichballen (Tab. 1). Es konnten in der Regel sämtliche Gewässerbereiche tagsüber abgesucht werden. Da aber z. B. die Spiegelung und Trübung des Wassers eine vollständige Quantifizierung verhindern, ist die genannte Anzahl an Laichballen als Minimum anzusehen. Die Laichballenzahl

Tab. 1: Klassierung der Populationsgrößen nach LIPPUNER (1997).
 Classification of population sizes according to LIPPUNER (1997)

Populationsgröße	klein	mittel	groß	sehr groß
Zähleinheit				
Laichballen	1–20	21–60	61–200	> 200

erlaubt ziemlich genaue Rückschlüsse auf die Anzahl der am Laichgeschehen teilnehmenden Weibchen, da die Weibchen ihre Laichmasse üblicherweise in Form eines einzelnen Laichballens abgeben (GÜNTHER et al. 1996). Das ungefähre Geschlechterverhältnis dürfte im Untersuchungsgebiet bei 1,3 : 1 bis 2 : 1 zugunsten der Männchen liegen (Annahme aufgrund der Fangergebnisse an Amphibienschutzzäunen von THIELCKE 1987 und BASTIAN & KELLER 1987). Neben der gezielt aufgenommenen Springfrösche wurden alle anderen beobachteten Amphibienarten ebenfalls registriert. Die Daten wurden zusammen mit einer Zustandsbeschreibung des Laichgebietes und Empfehlungen zu Schutz und Pflege auf dem Protokollblatt der Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz (KARCH) festgehalten und falls sinnvoll durch eine Skizze des jeweiligen Objektes ergänzt. Für die Aufnahmen in Baden-Württemberg wurde das Protokollblatt des ABS (Amphibien- und Reptilien-Biotopschutz Baden-Württemberg) verwendet.

Datenanalyse

Vertikale Verbreitung. Es wurde getestet, ob *R. dalmatina* eine Präferenz für bestimmte Höhen zeigt. Erstens wurde mittels logistischer Regression geprüft, ob Gewässer in tiefen Lagen signifikant häufiger als in höheren Lagen besiedelt sind. Zweitens wurde getestet, ob sich Populationsgrößen höhenabhängig signifikant unterscheiden. Dies erfolgte mit einer polynomialen Regression, die zwei erklärende Variablen, nämlich Höhe und Höhe im Quadrat, beinhaltet. Sie testet also gleichzeitig, ob es eine Zunahme und ein Maximum (oder Minimum) gibt. Die Analysen erfolgten mit den Statistikprogrammen SAS 8 und R. Es wurden nur die Daten der schweizerischen Teilgebiete getestet. Die zugrunde liegende Hypothese lautet: Tiefer gelegene Gewässer sind häufiger besiedelt und weisen größere Bestände auf als höher gelegene.

Gewässertypen. Die Gewässer wurden auf zwei unterschiedliche Arten typisiert:

Nach Entstehung, Geomorphologie und hydrologischen (fluviatilen) Einflüssen (Tab. 2) sowie nach herkömmlichen Definitionen, die sich aus Morphologie, Wasserführung und Nutzung ergeben (Tab. 3).

Diese Unterscheidung ermöglicht es, Gewässer sauber differenziert zu klassieren. In der Literatur finden sich oft problematische Vermengungen beider Arten zu kategorisieren. So finden sich zum Beispiel Altläufe und Weiher in der selben Abhandlung; ein Altlauf kann aber zum Beispiel auch ein Weiher oder Kleinweiher sein oder auch ein Tümpel, wenn er nur periodisch Wasser führt. Solche Vermengungen führen oft dazu, dass die Angaben von unterschiedlichen Autoren nur unbefriedigend miteinander verglichen werden können. Die vorliegenden Kategorisierungen sollen eine Grundlage für brauchbare Vergleiche von Gewässertypen in verschiedenen Arealen bilden. Es wurden nur die Gewässer der schweizerischen Teilgebiete kategorisiert.

Tab. 2: Gewässerkategorien 1: Einteilung nach Entstehung, Geomorphologie und hydrologischen (fluviatilen) Einflüssen. ¹siehe Tabelle 3.

Water body categories 1: Classification after origin, geomorphology and hydrological (fluviatile) influences.

Gewässerkategorie	Definition
Sölle (Toteisseen)	Beim Gletscherrückzug durch liegen gebliebene Eisschollen entstanden. Durch kreisrunde Form und ein gleichmäßig, sanft zur runden Vertiefung abfallendes Gelände, das als Einzugsgebiet für die Speisung dient, zu erkennen. Meist nur durch Niederschlagswasser, durch kleinste, lokale Grundwasserspiegel oder selten durch Limnokrenen gespeist. Viele Sölle trocknen gelegentlich aus. In der Schweiz sind Sölle in den meisten Regionen äußerst selten, dagegen typisch für die großen ehemals vergletscherten Gebiete Deutschlands.
Altläufe ¹	Ehemalige Gerinne eines Flusses, die heute mehr oder weniger vom Flusslauf abgeschnitten sowie grundwassergespeist sind und höchstens ausnahmsweise durchströmt werden. Für das Untersuchungsgebiet lassen sich zwei Typen mit unterschiedlicher Speisung unterscheiden: Typ 1: Speisung durch Grundwasserspiegel, die nicht oder nur wenig über dem Fluss liegen, mit häufiger Flusswasserinfiltration. Die Grundwasserzirkulation im offenen Gewässer verläuft rasch. Solche Gewässer liegen meist flussnah und bleiben verhältnismäßig kühl. Typ 2: Speisung durch Grundwasserspiegel, die deutlich über dem Fluss liegen; es gibt kaum oder keine Flusswasserinfiltration. Die Grundwasserinfiltration ins offene Gewässer ist langsam, die Gewässersohle oft kolmatiert (VON MOOS 1991). Solche Gewässer erwärmen sich stark und liegen oft weit vom Fluss entfernt.
Feuchtgebiete über Grundmoräne	Kleingewässer über Grundmoräne (= über von Gletschern verdichtetem, tonreichen Material) in Ebenen und Senken. Die Speisung erfolgt durch Grundwasser oder seltener auch ausschließlich durch Niederschlagswasser.
Staugewässer	Weiherr, Kleinweiherr und Teiche mit Durchfluss in Talungen, natürlichen Ursprungs oder für einen bestimmten Zweck künstlich aufgestaut. Staugewässer sind i. d. R. kühl, permanent Wasser führend und weisen oft Fischbestände auf.
Grubengewässer ¹	Gewässer, die durch Kies-, Sand- oder Tonabbau entstanden sind. In der vorliegenden Arbeit werden permanente und gelegentlich austrocknende unterschieden.

Tab. 3: Gewässerkategorien 2: Herkömmliche Einteilung nach Morphologie, Wasserführung und Nutzung (Definitionen der KARCH Koordinationsstelle für Amphibien und Reptilienschutz in der Schweiz 1995, leicht angepasst). ¹Es werden verschiedene Untertypen unterschieden, damit beim Aufzeigen der Präferenz für bestimmte Gewässertypen ein möglichst präzises Bild entsteht.

Water body categories 2: Conventional classification after morphology, flow conditions and utilisation.

Gewässerkategorie	Definition
Weiherr ¹	Natürliches oder naturnahes, stehendes, flaches, nicht austrocknendes Gewässer ohne Gliederung in Litoral und Profundal und mit einer Wasserfläche vom mindestens 1000 m ² . In der vorliegenden Arbeit wird in Weiherr mit und ohne Durchfluss unterschieden.
Kleinweiherr ¹	Natürliches oder naturnahes, nicht trocken fallendes, flaches und stehendes Kleingewässer von weniger als 1000 m ² . In der vorliegenden Arbeit werden Kleinweiherr mit und ohne Durchfluss unterschieden.
Teich ¹	Für eine spezielle Nutzfunktion angelegtes und unterhaltenes, »künstlich« wirkendes, stehendes Gewässer. Meist steilufzig und oft mit regulierbarer Wasserführung. Durch den ausgeprägt künstlichen Charakter von Kleinweiherr und Weiherr zu unterscheiden (Übergänge sind aber fließend). In der vorliegenden Arbeit wird in Teiche mit und ohne Durchfluss unterschieden.
Tümpel	Regelmäßig bis sporadisch trocken fallendes, flaches Gewässer. Selten über 1 m tief. Röhricht kann den gesamten Gewässergrund besiedeln. Auch Gewässer, die nur alle paar Jahre einmal austrocknen sowie große Überschwemmungsflächen wurden in der vorliegenden Arbeit zu den Tümpeln gezählt.
Graben	Stehende und schwach fließende, linienförmige, meist zur Entwässerung oder zu ähnlicher Funktion angelegte Kleingewässer.

Mittels eines Chi²-Tests wurde getestet, ob *R. dalmatina* für bestimmte Gewässertypen eine Präferenz zeigt. Zugrunde gelegt wurde dabei die Häufigkeit mit der die Art in den verschiedenen Gewässertypen nachgewiesen wurde oder fehlte. Mit dem Statistikprogramm SPSS wurde Pearsons χ^2 und die statistische Signifikanz ermittelt. Pearsons χ^2 ist ein Maß für die Abweichung der beobachteten von der erwarteten Häufigkeit. Durch den Vergleich von beobachteter Häufigkeit und der erwarteten Häufigkeit der Art in einem Gewässertyp können Rückschlüsse auf Präferenz oder Meidung gezogen werden.

Da im deutschen Teilgebiet wichtige Informationen fehlten, wurde die Gewässerpräferenz nur für die schweizerischen Teilgebiete getestet.

Vergesellschaftung mit anderen Amphibienarten. Mittels eines Chi²-Tests wurde die Vergesellschaftung von *R. dalmatina* mit jeder einzelnen im Untersuchungsgebiet vorkommender Amphibienart getestet. Dabei wurde mit einer 4-Feldertafel geprüft, ob die Häufigkeit der beobachteten gemeinsamen bzw. einzelnen Nachweise in den 162 Gewässern der erwarteten Häufigkeit entspricht. Mit dem Statistikprogramm SPSS wurde Pearsons χ^2 und die statistische Signifikanz ermittelt. Pearsons χ^2 ist ein Maß für die Abweichung der beobachteten von der erwarteten Häufigkeit. Durch den Vergleich von beobachteter und der erwarteten Häufigkeit des gemeinsamen Vorkommens können Rückschlüsse auf Präferenz oder Meidung gezogen werden.

Da im deutschen Teilgebiet die meisten Amphibienarten weniger genau kartiert sind als in den schweizerischen Teilgebieten, wurde die Vergesellschaftung nur für die schweizerischen Teilgebiete analysiert.

Ergebnisse und Diskussion

1 Verbreitung und Bestände

Horizontale Verbreitung

Rana dalmatina konnte in 128 von 360 untersuchten Gewässern nachgewiesen werden (Tab. 4, Abb. 2, 3). In 19 Gewässern, die während der ersten Untersuchungen nicht besiedelt waren, wurde die Art neu festgestellt (5,7 %), in 25 Gewässern (7,5 %) gelangen keine Nachweise mehr. Kolonisieren und Aussterben heben sich also beinahe auf. In 97 Laichgebieten (29 %) wurde das Vorkommen bestätigt, in 193 (57,6 %) das Nichtvorkommen. In 290 Gewässern war die Situation gegenüber früher also unverändert. Zusätzlich zu den 334 zum zweiten Mal untersuchten Gewässern wurden 26 Gewäs-

Tab. 4: Vorkommen (V) in den untersuchten Gewässern 1990–2000 (n = 334) sowie 2003–2006 (n = 360) des gesamten Untersuchungsgebietes (Areal und umgebender Gürtel).

Records in the examined water bodies 1990–2000 (n = 334) and 2003–2006 (n = 360) throughout the whole investigation area (area and surrounding belts).

V 2003–2006	V 1993–2000	V neu (Zweitunters.)	V nicht bestätigt	V bestätigt	Nicht-V bestätigt	V neu (Erstunters.)	Kein V (Erstunters.)
128 (116)	122	19	25	97	193	12	14

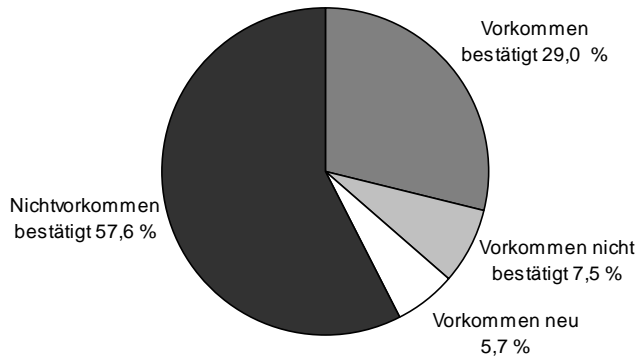


Abb. 2: Besiedlung der Gewässer und ihre Veränderungen (100 % = 334 Laichgebiete).
Colonization of the water bodies and its changes (100 % = 334 spawning areas).

dalmatina aus dem peripher des Areals gelegenen Raum Wagenhausen verschwunden zu sein (Abb. 3).

ser erstmals kartiert, wobei *R. dalmatina* in zwölf davon nachgewiesen werden konnte. Die Neufunde konzentrieren sich fast ausschließlich auf das aufgrund der Ergebnisse der ersten Untersuchungen abgegrenzte Areal von *R. dalmatina* (Tab. 5). Im anschließenden, untersuchten Gürtel gibt es lediglich zwei Neufunde. Diese liegen nahe schon länger bekannter Vorkommen bei Andelfingen und Stein am Rhein. Hingegen scheint *R.*

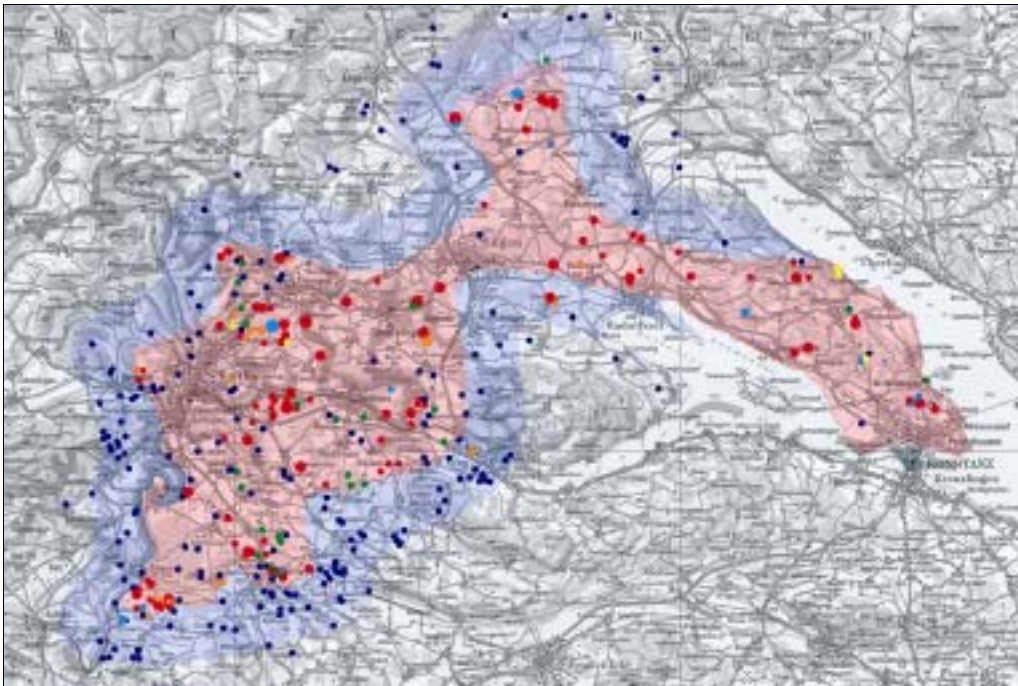


Abb. 3: Bestandsgrößen (klein, mittel, groß, sehr groß) und Art des Nachweises. Rot: Vorkommen bestätigt, dunkelblau: Nichtvorkommen bestätigt, orange: Neunachweis (Zweituntersuchung), grün: Vorkommen nicht bestätigt, hellblau: Neunachweis (Erstuntersuchung), gelb: kein Vorkommen nachgewiesen (Erstuntersuchung).

Population sizes (small, middle, large, very large) and kind of the record. Red: record approved, dark blue, negative record approved, orange: first record (second investigation), green: record not approved, light blue: first record (first investigation), yellow: no record (first investigation).

Tab. 5: Vorkommen (V) in den untersuchten Gewässern (n = 220 und 235) im Areal 1990–2000 bzw. 2003–2006.

Records in the examined water bodies (n = 220 or 235) in the area 1990–2000 and 2003–2006 resp.

V 2003–2006	V 1993–2000	V neu (Zweitunters.)	V nicht bestätigt	V bestätigt	Nicht-V bestätigt	V neu (Erstunters.)	Kein V (Erstunters.)
126 (114)	122	17	25	97	81	12	3

Da gegenüber den ersten Untersuchungen zusätzliche Gewässer erfasst wurden, sind heute mehr Bestände bekannt als nach den ersten Untersuchungen, bei denen in 122 von 334 Gewässern Nachweise erbracht wurden. Berücksichtigt man aber nur die Gewässer, die auch früher untersucht wurden, so hat sich die Anzahl der besiedelten Gewässer von 122 auf 116 Gewässer etwas verringert (Tab. 4).

Vertikale Verbreitung

Die Verbreitung von *R. dalmatina* reicht von den tiefst gelegenen Gewässern des Untersuchungsgebietes auf etwa 343 m NN bei Flaach im Kanton Zürich bis zu den höchstgelegenen auf etwa 665 m NN bei Büttenhardt im Kanton Schaffhausen. Die meisten besiedelten Gewässer liegen in den tiefen Gebieten bis 500 m NN (Abb. 4, 5). Zahlreiche Vorkommen um 500 m NN finden sich auf dem Bodanrücken sowie im Gebiet Langenstein zwischen Eigeltingen und Volkertshausen (Baden-Württemberg). *R. dalmatina* besiedelt die Gewässer aller Höhenklassen entsprechend dem vorhandenen Gewäs-

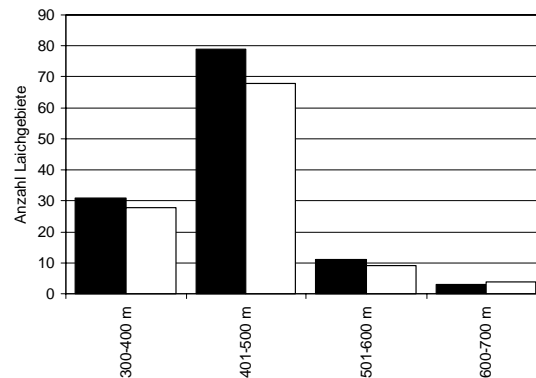


Abb. 4: Verteilung der Gewässer (n = 232) auf Höhenklassen in den schweizerischen Teilgebieten. Schwarze Balken: Gewässer mit Nachweis von *R. dalmatina*, weiße Balken: Gewässer ohne Nachweis.

Distribution of the water bodies (n = 232) on altitude classes in the Swiss partial areas. Black bars: water bodies with *R. dalmatina* record, white bars: water bodies with no record.

Tab. 6: Logistische Regression von Präsenz/Absenz von *R. dalmatina* und Höhe über NN. Fg = Freiheitsgrade, UG Kl. = untere Grenze des Konfidenzintervalls, OG Kl. = obere Grenze des Konfidenzintervalls.

Logistic regression of presence/absence of *R. dalmatina* and altitude above sea level.

Parameter	Fg	Schätzwert	Standardfehler	UG Kl.	OG Kl.	Chi ²	P
Intercept	1	1,6829	4,4206	-6,9813	10,3472	0,14	0,7034
Höhe	1	-0,0051	0,0186	-0,0416	0,0313	0,08	0,7824
Höhe ²	1	0,0000	0,0000	-0,0000	0,0000	0,04	0,8441
Scale	0	1,0000	0,0000	1,0000	1,0000		

Tab. 7: Polynomiale Regression von Höhe zu Populationsgrößen von *R. dalmatina* (Abk. s. Tab. 6). Polynomial regression in relation to altitude and population size of *R. dalmatina*.

Parameter	Fg	Schätzwert	Standardfehler	UG Kl.	OG Kl.	Mittl. Abweichquadr.	P
Intercept	1	-90,0205	127,0023	-338,940	158,8994	0,50	0,4784
Höhe	1	0,4892	0,5348	-0,5591	1,5375	0,84	0,3604
Höhe ²	1	-0,0005	0,0006	-0,0016	0,0006	0,83	0,3613
Scale	1	57,8971	2,6995	52,8408	63,4373		

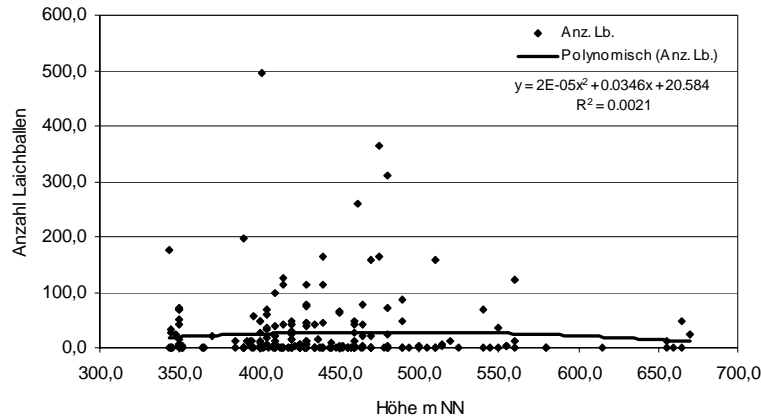


Abb. 5: Populationsgrößen von *R. dalmatina* in Abhängigkeit von der Höhenlage. Population sizes of *R. dalmatina* in dependence on the altitude.

serangebot (Abb. 4, 5). Vorkommen über 500 m NN sind selten, da das Gelände nur vereinzelt über diese Höhe reicht. Die Hypothese, dass tiefer gelegene Gewässer häufiger besiedelt werden und häufiger größere Bestände aufweisen als höher gelegene, muss zurückgewiesen werden: Höher gelegene Gewässer sind nicht signifikant weniger besiedelt als tiefer gelegene (Tab. 6), und auch ein statistischer Zusammenhang zwischen Populationsgröße und Meereshöhe konnte nicht nachgewiesen werden (Tab. 7, Abb. 5).

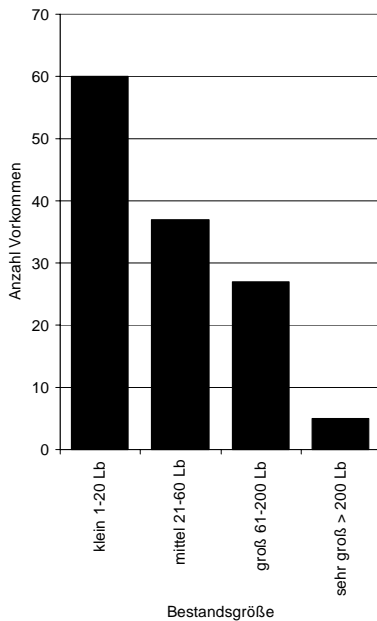


Abb. 6: Verteilung der Bestandsgrößen (Lb = Laichballen) im gesamten Untersuchungsgebiet (n = 128 Gewässer). Population size frequencies (Lb = spawn clump) in the investigated area (n = 128 water bodies).

Bestandsgrößen

Die Bestandsgrößenklassen kommen in folgender Häufigkeit vor: 60 kleine, 37 mittlere, 27 große und 5 sehr große Bestände (Abb. 3, 6, Klassierung siehe Tab. 1). Die Kategorie kleine Bestände beinhaltet viele Kleinstbestände mit nur einzelnen Laichballen. Solche Kleinstbestände wurden oft in Laichgebieten gefunden, in denen bei den ersten Untersuchungen kein Nachweis von *R. dalmatina* erfolgte. Umgekehrt waren viele Laichgebiete, in denen früher einzelne Laichballen nachgewiesen wurden, bei der aktuellen Untersuchung nicht mehr nachweisbar besiedelt. Die größte im Untersuchungsgebiet während der aktuellen Erhebung in einem Wasserkörper gezählte Laichballenzahl betrug 496, währenddem in der ersten Erhebung die Maximalzahl rund 1000 betrug. Die Summe der Laichballen in den Kantonen Zürich und Thurgau, wo ein sauberer Vergleich möglich ist, betrug bei der aktuellen Zählung 1881, bei der ersten Zählung betrug sie 2109 (Abb. 7, 8). Hier wurden insgesamt also weniger Laichballen nachge-

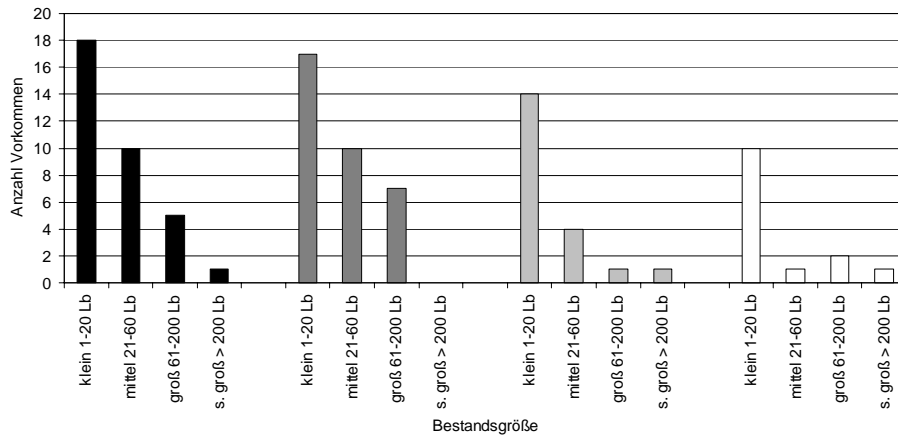


Abb. 7: Verteilung der Bestandsgrößen in den Kantonen Zürich und Thurgau bei der aktuellen und bei der ersten Untersuchung. Schwarze Balken: Zürich aktuelle Untersuchung; dunkelgraue Balken: Zürich Untersuchung 1997–2000; hellgraue Balken: Thurgau aktuelle Untersuchung; weiße Balken: Thurgau 1997–2000.

Population size frequencies in the canton Zürich and Thurgau at the current and the first investigation. Black bars: current investigation Zürich; dark grey bars: surrounding of Zürich in 1997–2000; light grey bars: current investigation Thurgau; white bars: Thurgau 1997–2000.

wiesen als bei der ersten Untersuchung, und es gab eine deutliche Verschiebung von größeren zu kleineren Beständen (Abb. 7, 8). Die größere Anzahl Laichballen bei der aktuellen Untersuchung gegenüber der ersten im Kanton Thurgau beruht auf einem einzelnen stark gewachsenen Bestand; gerade im Kanton Thurgau haben sonst in den meisten übrigen Populationen die Laichballenzahlen am deutlichsten abgenommen. Im Kanton Schaffhausen und in Baden-Württemberg lagen für die erste Zählung un-

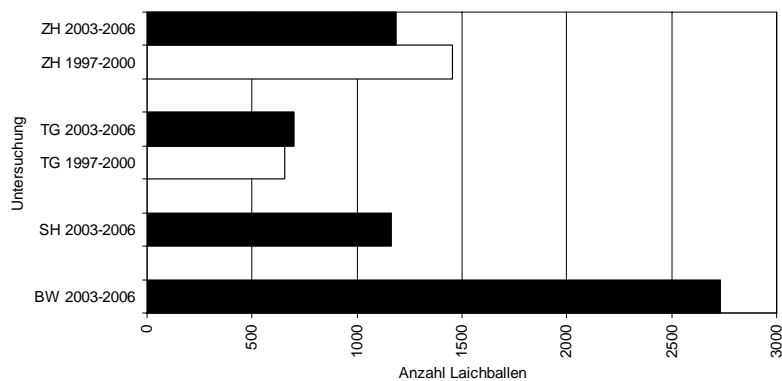


Abb. 8: Laichballensummen in den verschiedenen Teilgebieten bei der aktuellen Untersuchung (n = 5713 Laichballen). Für die Teilgebiete Zürich (ZH) und Thurgau (TG) ist der Vergleich beider Untersuchungsperioden möglich (2003–2006: n = 1881 und 1997–2000: n = 2109), für Baden-Württemberg (BW) und Schaffhausen (SH) nicht.

Sum of spawn clumps in the different parts of the area at the current investigation (n = 5713 spawn clumps). For the two parts of Zürich (ZH) and Thurgau (TG) the comparison of both investigation periods is possible (2003–2006: n = 1881 and 1997–2000: n = 2109), for Baden-Württemberg (BW) and Schaffhausen (SH) not.

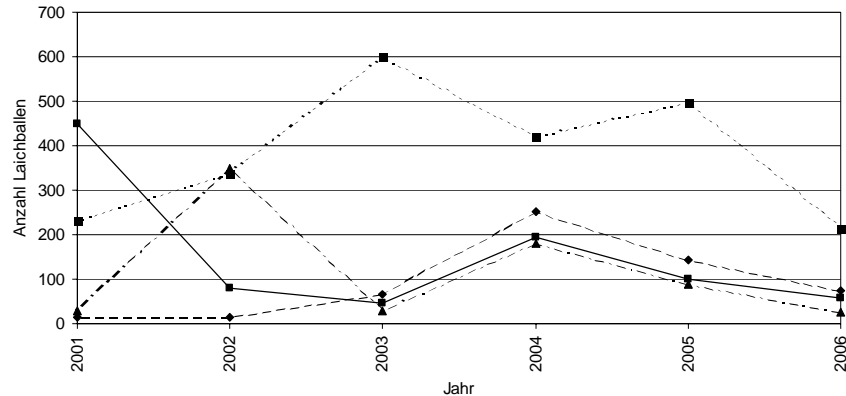


Abb. 9: Entwicklung der Bestandsgrößen in drei Gewässern der Flaacher Aue und im Eschenriet bei Unterschlatt (feine Strichlinie = Eschenriet; ausgezogene Linie = Thurhus Ost; Strichpunktlinie = Altlauf Steipis; grobe Strichlinie = Grube Präuselen).

Development of the population size in three water bodies of the Flaacher Aue and Eschenriet near Unterschlatt (fine dotted line = Eschenriet; solid line = Thurhus east; chain line = Altlauf Steipis; rough dotted line = pit Präuselen).

vollständige Laichballenzahlen vor. Die Summe der Laichballen aller Teilgebiete betrug bei der aktuellen Zählung 5713.

Die Bestandsschwankungen in beständigen Populationen von *R. dalmatina* können wie bei den anderen Braunfröschen von Jahr zu Jahr groß sein (Abb. 9): Eine Vergrößerung der Bestände in der Größenordnung um den Faktor 1,5 oder eine entsprechende Verkleinerung von einem Jahr auf das andere kommen oft vor, wobei die Schwankungen in dynamischen Lebensräumen (dynamisch bezogen auf Wasserführung in Söllen und Altläufen) sogar oft noch größer sind (Abb. 9). In den drei Gewässern der Flussaue sind die Fortpflanzungsbedingungen je nach Jahr sehr unterschiedlich. Das Eschenriet wurde in den letzten Jahren beeinträchtigt; aufgrund einer künstlichen Aufstauung schwankt der Wasserspiel kaum noch, eine Austrocknung, die früher alle paar Jahre möglich war, ist nicht mehr gegeben.

Bestandsentwicklung in neu geschaffenen Gewässern

Unter günstigen Voraussetzungen (gute Erreichbarkeit, Bestände in näherer Umgebung, günstiges Gewässer, vgl. Seite 39) erfolgte in neu geschaffenen Gewässern ein rascher Populationsaufbau.

Folgende Fallbeispiele illustrieren Neubesiedlungen im Untersuchungsgebiet:

Weiher westlich Kreisstrasse, Langenstein: Dieser etwa 1000 m² messende Golfplatzweiher war bereits im ersten Jahr nach der Neuschaffung von *R. dalmatina* besiedelt worden, und innerhalb weniger Jahre bildete sich ein sehr großer Bestand. Später etablierten sich Fische, worauf der Bestand von *R. dalmatina* stark einbrach. In den letzten Jahren scheint sich der Bestand auf tiefem Niveau stabilisiert zu haben (Abb. 10).

Neusatz, Schlatt am Randen: Dieses Beispiel zeigt eine Bestandsentwicklung in einem deutlich kleineren, etwa 200 m² messenden, fischfreien Gewässer. Der Bestand ver-

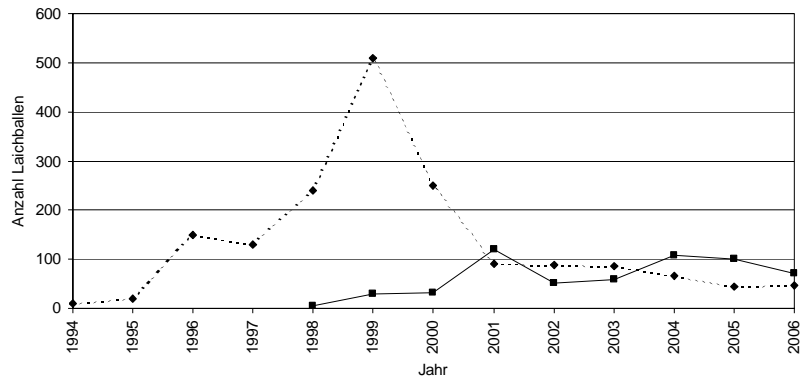


Abb. 10: Bestandsentwicklung in zwei neu angelegten Gewässern (Langenstein = Strichlinie und Schlatt = ausgezogene Linie).

Development of the population size in two newly created ponds (Langenstein = dotted line and Schlatt = solid line).

kleinerte sich zwar nach einem starken anfänglichen Anstieg ebenfalls deutlich, hat sich dann aber auf verhältnismäßig hohem Niveau stabilisiert (Abb. 10).

Beide Gewässer zeigten also anfänglich ein starkes Ansteigen der Bestandsgröße, ein Abklingen und offenbar eine Stabilisierung auf tieferem Niveau.

Ein weiteres Beispiel für eine rasche und nachhaltige Besiedlung ist der Pfaffenwiesen-Kleinweiher nordöstlich von Schaffhausen. Dieses Gewässer wurde in der zweiten Hälfte der 90er Jahre angelegt; 2004 konnten 259 Laichballen von *R. dalmatina* gezählt werden.

Die Anzahl der besiedelten Gewässer ist in den letzten 10 bis 15 Jahren praktisch gleich geblieben. Auch am Rand des Areals hat sich fast nichts verändert. Die Schwankungen dürften im Rahmen der Dynamik vergleichbarer Areale liegen. In der Literatur liegen zu diesem Thema für *R. dalmatina* keine vergleichbaren Daten vor.

Demgegenüber haben sich aber die Bestandsgrößen insgesamt betrachtet verringert. Es kann nicht beurteilt werden, ob es sich um eine nachhaltige Abnahme oder nur um eine kurzzeitige Verkleinerung der Bestände handelt. Auch bei GROSSENBACHER et al. (2002) fallen große Bestandsschwankungen von *R. dalmatina* auf. Bei Kleinstpopulationen kommt es vielerorts nicht jedes Jahr zur Fortpflanzung. Wenn man diese nicht als Populationen im engeren Sinn betrachtet, gibt es viele Aussterbeereignisse (Extinktionen) und Neubesiedlungen (Kolonisationen), ohne dass sich dauerhafte Bestände bilden können. Dies deutet auf große Populationsdynamiken hin.

Die Beispiele zur Bestandsentwicklung in neu geschaffenen Gewässern zeigen, dass ein rascher Populationsaufbau unter günstigen Bedingungen möglich ist. Das Gewässer Langenstein verdeutlicht aber auch, dass bei verschlechterten Bedingungen Bestände sehr rasch einbrechen können. Die Fischpopulation, die sich zwei bis drei Jahre nach dem Aufbau des Springfrosch-Bestandes etabliert hatte, war vermutlich hauptverantwortlich für den Einbruch der Population. Erfahrungsgemäß sind die Bestände oft drei bis sechs Jahre nach der Neuschaffung eines Gewässers erstaunlich groß, danach gibt es oft einen Bestandseinbruch. Der Grund liegt wohl hauptsächlich darin,

dass kurz nach der Neuschaffung im Wasser erst wenige aquatisch lebende Prädatoren anwesend sind, sodass wenige Laichballen reichen, um *R. dalmatina* eine Massentwicklung zu ermöglichen. Der darauf folgende Bestandseinbruch kann als Folge der zunehmenden Dichte an Prädatoren gedeutet werden.

Alle Höhenbereiche des Untersuchungsgebietes, also von knapp 350 bis 665 m NN, eignen sich grundsätzlich für *R. dalmatina*. Die Populationsreservoirare befinden sich allerdings entsprechend dem dort höheren Kleingewässerangebot in den tieferen Gebieten unterhalb 500 m NN. Auch in den meisten anderen mitteleuropäischen Verbreitungsgebieten von *R. dalmatina* sind Vorkommen in Höhenbereichen wie im Untersuchungsgebiet typisch (vgl. z. B. GROSSENBACHER, KUHN et al. 1997, LAUFER et al. 1997). Vorkommen über 650 m NN sind nördlich der Alpen allgemein sehr selten; einzelne ungewöhnlich hohe Vorkommen bis auf rund 1000 m Höhe wurden in der Slowakei und in Österreich nachgewiesen (ZAVADIL 1993, CABELA et al. 2001).

2 Typisierung und Charakterisierung der Laichgewässer

Der Rheingletscher hat im Untersuchungsgebiet deutliche Spuren hinterlassen und ist direkt oder indirekt für eine breite Palette an Kleingewässern verantwortlich. Zudem gibt es im Untersuchungsgebiet viele Gewässer der Flussaue sowie anthropogen bedingte Wasserstellen. Bezogen auf das gesamte schweizerische Mittelland gehört das Untersuchungsgebiet zu den Gebieten mit der höchsten Dichte stehender Gewässer – nicht zuletzt deshalb, weil hier gebietsweise häufig Sölle vorkommen (HOFMANN 1967).

Ausprägung der Gewässer und ihre Bedeutung für *Rana dalmatina*

Die Gewässer des Untersuchungsgebietes lassen sich wie folgt grob typisieren (vgl. Definitionen auf Seite 16):

A Einteilung nach Entstehung, Geomorphologie und hydrologischen (fluviatilen) Einflüssen

Sölle/Toteisseen. Sie sind charakteristisch für das Untersuchungsgebiet, insbesondere für die Umgebung Kleinandelfingens, wo Sölle heute noch in erstaunlicher Dichte vorkommen (Abb. 11). Kleinere Sölle sind meist nur durch Niederschlagswasser oder durch kleinste lokale Grundwasserspiegel gespeist. Während niederschlagsarmer Perioden trocknet ein großer Teil der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Sölle aus; in vielen Fällen ist dies etwa alle 3, 4 oder 5 Jahre der Fall. Die Austrocknung verhindert das langfristige Überleben von Fischbeständen und sorgt allgemein für eher prädatorenarme Verhältnisse. Die Austrocknung erklärt wohl u. a. den großen Reichtum an Amphibienarten. Typische Arten außer *R. dalmatina* sind v. a. *Lissotriton vulgaris* und *Hyla arborea*.

Sölle bilden die zweithäufigste Gewässerkategorie ($n = 32$). Die statistischen Ergebnisse zeigen hier für *R. dalmatina* die höchste positive Abweichung vom Erwartungswert (Tab. 8).

In Tabelle 8 werden die beobachtete und die statistisch zu erwartende Besiedlungshäufigkeit durch *R. dalmatina* der unterschiedlichen Gewässertypen der ersten Klassierungsart gegenüber gestellt. Die Besiedlung durch *R. dalmatina* unterscheidet sich

Abb. 11: Oben: Der Heinrichsee, ein Flursöll bei Kleinandelfingen. Die kreisrunde Form des Gewässers und das sanft dazu abfallende Gelände lassen die glaziale Entstehung erkennen. Wie für viele Toteisseen um Kleinandelfingen typisch, liegt im Heinrichsee während Trockenperioden kein Wasser. Die Besonnung ist stark, Wald liegt in der Nähe. *R. dalmatina* pflanzt sich hier in einem mittelgroßen Bestand fort. Unten: Das Flursöll Cholgruebsee bei Kleinandelfingen. Wie der Heinrichsee, ist das Gewässer gut besonnt, erwärmt sich stark, trocknet alle paar Jahre aus und liegt nahe am Wald. Im Zentrum findet sich Grauweidengebüsch, das für Toteisseen im weit fortgeschrittenen Verlandungsstadium typisch ist. *R. dalmatina* pflanzt sich hier in einem mittelgroßen Bestand fort.
 Top: Heinrichsee near Kleinandelfingen, bottom: Cholgruebsee near Kleinandelfingen



signifikant von einer zufälligen Besiedlung aller Gewässertypen (vgl. Chi²-Test u. statistische Signifikanz). Ein positiver Wert bedeutet Präferenz für diesen Gewässertyp, ein negativer Meidung. Für die Haupttypen Altläufe, Gewässer über Grundmoräne und Sölle sowie die Untertypen Altläufe Typ 2 und Grubengewässer austrocknend ist der Beobachtungswert höher als der Erwartungswert. Demnach besteht eine besonders große Präferenz für Altläufe des Typs 2, austrocknende Grubengewässer und Sölle.

Tab. 8: Beobachtete und zu erwartende Besiedlungshäufigkeit der unterschiedlichen Gewässertypen der ersten Klassierungsart durch *R. dalmatina*. N (alle Gewässer) = 162, n (von *R. dalmatina* besiedelte Gewässer) = 79. Grau unterlegt sind positive Abweichungen vom Erwartungswert.
 Observed and expected frequency of colonisation of the different water body types of the first classification by *R. dalmatina*. N (all water bodies) = 162, n (water bodies inhabited by *R. dalmatina*) = 79. Grey shaded are poitive deviations from the expeced values.

Wert	Typ									
	Altläufe	- davon Typ 1	- davon Typ 2	Grubengewässer	- davon nicht austrocknend	- davon austrocknend	Gewässer über Grundm.	Sölle	Staugew.	
Beobachtungswert	18	3	15	12	4	8	28	24	5	
Erwartungswert	14	5,9	8,1	14,5	8,6	5,9	26,3	17,2	15,0	
Abweichung in %	28,6	-49,2	85,2	-17,2	-53,5	35,6	6,5	39,5	-66,7	
Pearsons χ^2	43,466									
P	< 0,001									



Abb. 12: Oben: Totarm Usgrüt bei Flaach. Das Gewässer führt nur in niederschlagsreichen Jahren Wasser. *R. dalmatina* pflanzt sich hier in einem starken – bedingt durch die wechselnden Wasserverhältnisse – in der Populationsgröße stark schwankenden Bestand fort. Wald grenzt im Norden direkt an die Überschwemmungsfläche, die Besonnung ist stark. Unten: Das Eschenriet bei Unterschlatt, ein verlandeter, auf einer großen Waldlichtung gelegener Totarm, in dem sich ein schönes Ried gebildet hat. In diesem äußerst wertvollen Feuchtgebiet lebt *R. dalmatina* in einem sehr großen Bestand. Leider wurde das Wasserregime des Gebietes vor wenigen Jahren künstlich verändert, sodass die Wasserstandsschwankungen heute nur noch schwach sind; eine Austrocknung in sehr niederschlagsarmen Jahren ist nicht mehr möglich.

Top: Usgrüt near Flaach, bottom: Eschenriet near Unterschlatt.

chen Stellen finden wir im Untersuchungsgebiet heute oft Riedreste mit Kleinweihern und Teichen (Abb. 13). Auf Flächen, die nicht gemäht werden (keine Streunutzung), sind im Untersuchungsgebiet auf dem basischen Untergrund überwiegend Erlenbrüche entstanden, häufig mit Tümpeln (Abb. 13). Oft befinden sich solche Gebiete über größeren Grundwasserspiegeln; die Wasserstandsschwankungen sind meist geringer als bei den oben beschriebenen, kleinen und hydrologisch meist isolierten Söllen.

Altläufe. Vor allem im Raum Flaach entlang der Thur und des Rheins, aber auch bei Unterschlatt und Diessenhofen entlang des Rheins, gibt es eine Vielzahl an Altläufen unterschiedlichster Ausprägung. Das Spektrum reicht von tiefen, permanent Wasser führenden Altwässern bis zu alten, flachen Totarmen, die nur in feuchten Jahren Wasser führen und außer *R. dalmatina* insbesondere für *Lissotriton vulgaris*, *Triturus cristatus*, *Bombina variegata* sowie *Hyla arborea* eine große Bedeutung haben und v. a. in der Ebene bei Flaach vorkommen (Abb. 12). Die Speisung ist ein Parameter, der den Altlauf ökologisch entscheidend prägt. Die unterschiedenen Speisungstypen sind auf Seite 16 beschrieben.

Altläufe sind die vierthäufigste Gewässerkategorie im Untersuchungsgebiet (n = 26). Die statistischen Ergebnisse zeigen hier für *R. dalmatina* die zweithöchste positive Abweichung vom Erwartungswert (Tab. 8). Unterscheidet man nach den beiden Grundwassertypen, so zeigen sich eine negative Abweichung beim Typ 1 und eine große positive Abweichung beim Typ 2. Für den Typ 1 liegt allerdings eine nur kleine Stichprobe vor, die kein robustes Resultat ermöglicht.

Kleingewässer über Grundmoräne. Während den Eiszeiten wurde der Untergrund von Gletschern mancherorts abdichtet; an sol-

Diese Gewässerkategorie ist mit Abstand die häufigste im Untersuchungsgebiet (n = 49). So erstaunt es wenig, dass wir hier die größte Anzahl an Vorkommen von *R. dalmatina* finden; Die statistischen Ergebnisse zeigen hier für *R. dalmatina* aber nur eine kleine positive Abweichung vom Erwartungswert (Tab. 8).

Staugewässer. Sie kommen im gesamten Untersuchungsgebiet in Talungen öfters vor (Abb. 14). Da sie durch fließendes Wasser kühl bleiben, oft Fischbestände aufweisen und permanent Wasser führen, haben Stauweiher weder für *R. dalmatina* noch für die meisten anderen einheimischen Amphibienarten eine größere Bedeutung.

Stauteiche bilden die dritthäufigste Kategorie (n = 28) und weisen die größte negative Abweichung vom Erwartungswert auf (Tab. 8).

Grubengewässer. Die häufigste Materialabbauform im Untersuchungsgebiet ist der Kiesabbau. Örtlich wird auch Sand und Ton abgebaut, letzterer am häufigsten im Kanton Schaffhausen. Alle drei Materialabbaugebietstypen bieten z. T. gute Kleingewässer. Das Spektrum reicht vom tiefen, kühlen, grundwassergespeisten Baggerweiher bis hin zum kleinen, ausschließlich durch Niederschlagswasser gespeisten Tümpel (Abb. 15). Eine größere Bedeutung als für *R. dalmatina* haben Gruben im Untersuchungsgebiet für *Bombina variegata*, *Alytes obstetricans*, *Bufo calamita* und *Hyla arborea*. Neue Materialabbaugebiete entstehen nur noch selten; die gegenwärtig genutzten Gruben werden zunehmend intensiver bewirtschaftet und rasch wieder aufgefüllt, so dass Amphibien oft Mühe haben, sich an die schneller wechselnden Verhältnisse anzupassen. Aufgelassene Gruben dienen oft dem Naturschutz, verlieren aber aufgrund der fehlenden Dynamik meist ihren ökologischen Wert.

Gruben sind die vierthäufigste Kategorie im Untersuchungsgebiet (n = 27). Gesamthaft zeigen die statistischen Ergebnisse für Gruben eine negative Abweichung vom Erwartungswert, aber eine positive für die Unterkategorie der gelegentlich austrock-



Abb. 13: Oben: Kleinweiher im Oerlingerried, Kleinandelfingen. Dieses Ried liegt über einer großflächigen Grundmoräne. Waldgebiete und damit potenzielle Landlebensräume sind weit entfernt. Der Wasserstand bleibt auch bei Trockenzeiten erstaunlich konstant. Hier finden sich nur sporadisch Tiere von *R. dalmatina*. Unten: Erlenbruch Fallentor bei Marthalen. Die Wasserfläche ist stark beschattet, der Wasserstand schwankt erstaunlich wenig. Hier konnte *R. dalmatina* nie nachgewiesen werden.

Top: Oerlingerried near Kleinandelfingen, bottom: Fallentor near Marthalen.



Abb. 14: Oben: Stauweiher am Höllbach, Dachsen/Rheinau. Das Staubecken wird durch einen Bach gespeist, ist mehrheitlich beschattet und enthält Fische. Hier gibt es keine Vorkommen von *R. dalmatina*. Unten: Schlossweiher Herblingen, Stetten. Auch dieses Staugewässer wird durch einen Bach gespeist und ist nur wenig besonnt; es bleibt daher ungünstig kühl. Zudem beherbergt es Fische. Die Bedingungen für *R. dalmatina* sind also ungünstig, dennoch gibt es ab und zu einzelne ablaichende Tiere.

Top: Höllbach near Dachsen/Rheinau, bottom: Schlossweiher Herblingen, Stetten.

Abb. 15: Oben: Kiesgrube südöstlich Feldhof (Buchbrunnen) bei Flaach. Hier wurde vor wenigen Jahren ein neues Gewässer ausgehoben, in dem sich nun ein Bestand von *R. dalmatina* etabliert. Die Schwankungen des Grundwassers sind sehr stark; das Gewässer trocknet regelmäßig aus. Das Wasser erwärmt sich stark. In unmittelbarer Nähe befindet sich ein kleines Waldstück. Unten: Lehmgrube Dicki, Bütttenhardt. Der Kleinweiher wird ausschließlich durch Niederschlagswasser gespeist. Dementsprechend stark sind die Wasserstandsschwankungen. Das Gewässer trocknet aber nie aus. Es liegt in der Nähe von Wald, die Besonnung ist stark. Hier lebt *R. dalmatina* in einem mittelgroßen Bestand.

Top: Gravel pit south east of Feldhof (Buchbrunnen) near Flaach, bottom: clay pit Dicki, Bütttenhardt.

Tab. 9: Beobachtete und zu erwartende Besiedlungshäufigkeit der unterschiedlichen Gewässertypen der zweiten Klassierungsart durch *R. dalmatina*. N (alle Gewässer) = 162, n (von *R. dalmatina* besiedelte Gewässer) = 79. Grau unterlegt sind positive Abweichungen vom Erwartungswert. Observed and expected frequency of colonisation of the different water body types of the second classification by *R. dalmatina*. N (all water bodies) = 162, n (water bodies inhabited by *R. dalmatina*) = 79. Grey shaded are poitive deviations from the expeced values.

Wert	Typ										
	Graben	Kleinweiher	Kleinw. mit Durchfluss	Kleinw. ohne Durchfluss	Tümpel	Teich	Teich mit Durchfluss	Teich ohne Durchfluss	Weiher	Weiher mit Durchfluss	Weiher ohne Durchfluss
Beobachtungswert	2	34	2	32	33	14	3	11	4	1	3
Erwartungswert	2,1	33,8	7,5	26,3	22,6	20,4	11,3	9,1	8,1	4,8	3,2
Abweichung in %	-4,8	0,6	-73,3	21,7	46,0	-31,4	-73,	20,9	-50,6	-79,2	-6,3
Pearson's χ^2	42,422										
P	< 0,001										

nenden Gewässer in Gruben (Tab. 8). Die kleine Stichprobe für die Unterkategorie gelegentlich austrocknende Gewässer in Gruben ermöglicht aber kein robustes Ergebnis.

B Herkömmliche Einteilung nach Morphologie, Wasserführung und Nutzung

In Tabelle 9 sind die beobachtete und die bei einer zufälligen Besiedlung der Gewässertypen zu erwartende Besiedlungshäufigkeit der unterschiedlichen Gewässertypen der zweiten Klassierungsart durch *R. dalmatina* gegenübergestellt. Die tatsächliche Besiedlung durch den Springfrosch unterscheidet sich signifikant von der erwarteten (vgl. Chi²-Test u. statistische Signifikanz). Bei den Typen Kleinweiher und Tümpel sowie bei den Untertypen Kleinweiher ohne Durchfluss und Teich ohne Durchfluss ist der Beobachtungswert höher als der statistische Erwartungswert; diese Gewässertypen werden also bevorzugt.

Weiher (Abb. 16). Dieser große Gewässertyp ist im Untersuchungsgebiet verhältnismäßig selten vertreten (n = 15). Die statistischen Ergebnisse zeigen eine negative Abweichung vom Erwartungswert, was auch für beide Untertypen gilt (Tab. 9).



Abb. 16: Das Seewädeli bei Unterstammheim, ein Weiher ohne Durchfluss in einem Toteisloch. Im Verlandungsbereich des besonnten Gewässers pflanzt sich eine kleine *R. dalmatina*-Population fort. Der Wasserstand wurde vor einigen Jahren künstlich stabilisiert, was einen Rückgang mehrerer Amphibienarten zur Folge hatte. Heute werden die natürlichen Wasserstandsschwankungen wieder zugelassen. Seewädeli near Unterstammheim.

Kleinweiher (Abb. 17). Sie bilden die häufigste Gewässerkategorie im Untersuchungsgebiet (n = 63). Sie sind über das gesamte Untersuchungsgebiet ziemlich gleichmäßig vertreten. Insgesamt besteht eine äußerst kleine positive Abweichung vom Erwartungswert



Abb. 17: Der Steinigrundsee bei Kleinandelfingen. Dieser Kleinweiher ohne Durchfluss ist weit von Waldgebieten entfernt und beherbergt Fischbestände. *R. dalmatina* konnte hier nie nachgewiesen werden.
Steinigrundsee near Kleinandelfingen.

vom Erwartungswert auf, die Unterkategorie »Teich ohne Durchfluss« dagegen eine positive (Tab. 9).

Tümpel (Abb. 18). Sie sind im gesamten Verbreitungsgebiet vertreten, am häufigsten aber im zürcherischen Teilgebiet. Insgesamt bilden die Tümpel die zweithäufigste



(Tab. 9), wobei sich für die Unterkategorie »Kleinweiher mit Durchfluss« eine sehr große negative Abweichung, für die Unterkategorie »Kleinweiher ohne Durchfluss« dagegen eine deutlich positive zeigt.

Teich (Abb. 18). Die Gewässerkategorie Teich ist die dritthäufigste im Untersuchungsgebiet (n = 38). Wie der Kleinweiher ist dieser Typ über das gesamte Untersuchungsgebiet ziemlich gleichmäßig und häufig vertreten. Die Gesamtkategorie »Teich« und die Unterkategorie »Teich mit Durchfluss« weisen eine negative Abweichung

Abb. 18: Oben: Teiche Zälgi bei Unterschlatt. Diese Teiche ohne Durchfluss liegen nahe am Wald und sind mehrheitlich gut besonnt. Die Wasserführung ist permanent. *R. dalmatina* pflanzt sich hier in einem kleinen Bestand fort. Unten: Altlauf zwischen Präuselen und Thurhus bei Flaach. Dieser besonnte, direkt am Waldrand gelegene Tümpel führt nur in niederschlagsreichen Jahren Wasser; entsprechend dem wechselnden Wasserangebot schwankt auch die Größe des *R. dalmatina*-Bestandes stark.

Top: Ponds of Zälgi near Unterschlatt, bottom: between Präuselen and Thurhus near Flaach.

Gewässerkategorie (n = 42) und wiesen mit Abstand die größte positive Abweichung vom Erwartungswert auf (Tab. 9).

Graben (Abb. 19). Dieser Typ wurde nur viermal verzeichnet. Aufgrund dieser kleinen Stichprobe ist das Resultat der statistischen Analyse nicht von Bedeutung (Tab. 9).

Die statistischen Analysen zeigen bei den Gewässertypen der ersten Klassierungsart eine starke Präferenz für Sölle, Altläufe des Typs 2 und austrocknende Gewässer in Gruben sowie eine starke Meidung von Altläufen des Typs 1, permanenten Gewässern in Gruben und besonders stark von Staugewässern. Sölle, Altläufe des Typs 2 und gelegentlich austrocknende Gewässer in Gruben werden i. d. R. kaum durchströmt, d. h. sie werden entweder nur durch Niederschlagswasser oder durch langsam infiltrierendes Grundwasser gespeist. Beide Speisungsarten ermöglichen bei genügender Besonnung eine starke Erwärmung des Wassers. Diese Typen weisen zudem stark schwankende Wasserstände auf und trocknen oftmals alle paar Jahre aus, was Fischvorkommen und oftmals sehr hohe Dichten anderer aquatisch lebender Prädatoren verhindert. Die Analyse der Gewässertypen der zweiten Klassierungsart unterstreichen diese Aussagen (→ Präferenz von Tümpeln, Kleinweihern ohne Durchfluss und Teichen ohne Durchfluss).

In der Literatur finden sich für *R. dalmatina* nur wenige Arbeiten, bei denen die Präferenz von Gewässertypen statistisch analysiert wurde (HACHTEL et al. 1997, CABELA et al. 2001). Nach CABELA et al. (2001) bevorzugt *R. dalmatina* in Österreich Altwasser und Tümpel am stärksten. Nach HACHTEL et al. (1997) zeigt *R. dalmatina* die deutlichste Präferenz für Kleinweiher, gefolgt von stetigen Kleingewässern und Weihern. Die Kategorie stetige Kleingewässer unterscheidet sich bei HACHTEL et al. (1997) durch ihre kleinere Größe von den Kleinweihern. In der vorliegenden Arbeit gehören solche kleine, stetige Gewässer in die Kategorie Kleinweiher. Tümpel weisen bei HACHTEL et al. (1997) einen geringen negativen Präferenzwert auf. Die Typen Graben, Fahrspur,



Abb. 19: Oben: Graben beim Ober Weiher bei Unterschlatt. Unten: Graben im Ulmisried bei Konstanz (rechts). In diesen größtenteils besonnten Gräben mit permanenter (Grund-)Wasserführung finden sich jährlich einige Laichballen von *R. dalmatina*.

Top: Ditch beside Ober Weiher near Unterschlatt, bottom: ditch in Ulmisried near Konstanz.

Teich, Baggersee und Bach werden in HACHTELS Untersuchungsgebiet klar gemieden. Der negative Wert beim Tümpel erstaunt, da Tümpel in der vorliegenden Arbeit den größten Präferenzwert überhaupt aufweisen und auch die Modelle von LIPPUNER & SCHMIDT (in Vorbereitung), die Ergebnisse von CABELA et al. (2001) sowie weitere Literaturangaben für die Bevorzugung solcher Gewässer sprechen. Möglicherweise wurden bei HACHTEL et al. (1997) Gewässer, die nur alle paar Jahre austrocknen, nicht wie in der vorliegenden Arbeit zu den Tümpeln, sondern eher zu den Kleinweihern und allenfalls Weihern gezählt. Vielleicht wurden die Gewässer auch nicht als »alle paar Jahre austrocknend« erkannt, da nicht über mehrere Jahre untersucht wurde.

Bei LAUFER et al. (1997) erreicht in Baden-Württemberg die Kategorie Tümpel nach Graben die größte absolute Häufigkeit. Die Kategorisierung von LAUFER et al. (1997) lässt sich aus methodischen Gründen ansonsten nur schwer mit derjenigen aus der vorliegenden Arbeit vergleichen. Nach KUHN et al. (1997) wird in Bayern eine breite Palette an Laichgewässern genutzt, regional oft die Kategorie Tümpel. PODLOUCKY (1997) erwähnt für Niedersachsen regionale Unterschiede; in den Börden sind Tümpel deutlich häufiger als Weiher und Teiche besiedelt, in der Lüneburger Heide Weiher und Teiche deutlich häufiger als Tümpel.

Die meisten Mitteleuropa betreffenden Angaben weisen wie die vorliegende Arbeit auf stehende Kleingewässer mit zunehmendem Tümpelcharakter als bevorzugte Gewässer hin. Aufgrund unterschiedlichen Definitionen und unterschiedlichen verwendeten Gewässerkategorien ist es aber schwierig, die Präferenz von Gewässern mit Literaturangaben zu vergleichen.

Folgende ökologischen Faktoren scheinen typisch für Laichgewässer von *R. dalmatina* in Mitteleuropa zu sein: die walddnahe Lage, die mindestens teilweise Besonnung, die gelegentliche Austrocknung und das Fehlen von Fischen (MERTENS 1947, OBST 1971, SCHMIDTLER & GRUBER 1980, BLAB 1986, GROSSENBACHER 1988, GÜNTHER et al. 1996, KUHN et al. 1997, LAUFER et al. 1997, PODLOUCKY 1997, ROHRBACH & KUHN 1997, KUHN & SCHMIDT-SIBETH 1998, LIPPUNER 2002, LAUFER et al. 2007). Zudem zeichnen sich Areale von *R. dalmatina* durch eine hohe Dichte an günstigen, besiedelten Gewässern aus, wobei die Konnektivität zwischen den lokalen Populationen eine Rolle zu spielen scheint (LIPPUNER & SCHMIDT in Vorb.).

3 Charakterisierung der Landhabitate

Im hügeligen Gelände des untersuchten Verbreitungsgebietes von *R. dalmatina* dominieren folgende trocken-frische Waldgesellschaften: Waldmeister-Buchenwald mit Hornstrauch (*Galio odorati*-Fagetum *cornetosum*), Lungenkraut-Buchenwald mit Immenblatt (*Pulmonario*-Fagetum *melittetosum*), Typischer Weisseggen-Buchenwald (*Carici albae*-Fagetum *typicum*), Bergseggen-Buchenwald (*Carici albae*-Fagetum *caricetosum montanae*) und Geissklee-Föhrenwald (*Cytiso*-*Pinetum silvestris*) (SCHMIDER et al. 1994). Auf durchlässigen Schotterebenen, wo es zur Dürre kommen kann, und die Rotbuche dadurch geschwächt oder sogar ganz eliminiert wird, wächst der lichte, eichenreiche und biologisch besonders wertvolle Waldlabkraut-Hainbuchenmischwald (*Galio sylvatici*-*Carpinetum*) (Abb. 20). In etwas feuchteren Zonen der Auen, v. a. in der Ebene um Flaach (Abb. 20), dominieren der Zweiblatt-Eschenmischwald (Ul-

mo-Fraxinetum listeretosum), der Ahorn-Eschenwald mit Bingelkraut (Aceri-Fraxinetum mercurialidetosum) und der Silberweiden-Auenwald (Salicetum albae). Zwischendurch sind kleinflächig auch trockenere Assoziationen vertreten, wobei auch die oben erwähnten Assoziationen z. T. oberflächlich ziemlich trocken sein können, was das rasenartige Vorkommen der Weissen Segge (*Carex alba*) anzeigt. Ob hier in der Aue v. a. die trockeneren Abschnitte besiedelt werden, oder ob sogar trockenere Waldtypen in erhöhten Gebieten bevorzugt werden, ist nicht bekannt.

Die Verteilung der Tiere im Wald wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht untersucht. LIPPUNER et al. (2001) untersuchten aber einen größeren Waldlebensraum. Die Arbeit zeigt eine deutlich häufigere Besiedlung des trocken-frischen Waldtyps gegenüber dem frischen und feucht-nassen. Dieser bevorzugte Typ ist pflanzensoziologisch dem Waldlabkraut-Hainbuchmischwald (*Galio sylvatici-Carpinetum*) zuzuordnen (Abb. 20). Ein Unterschied zwischen beschatteten und unbeschatteten Stellen in dieser Assoziation im Hinblick auf eine Besiedlung durch den Springfrosch konnte nicht festgestellt werden, was al-

lerdings methodische Ursachen haben könnte, da die untersuchten, unterschiedlich beschatteten Waldabschnitte vergleichsweise klein waren. Bei der Untersuchung von STÜMPEL & GROSSE (2005) wählten vier telemetrierte Tiere ihre Sommerlebensräume in einem Eichen-Hainbuchenwald (*Stellario-Carpinetum*, potenziell *Galio odorati-Fagetum circaetosum*) und Waldmeister-Buchenwald (*Galio odorati-Fagetum*). Die Sommerquartiere waren gekennzeichnet durch einen hohen Struktur- und Pflanzenartenreichtum. BLAB (1986), AHLÉN (1997) und FOG (1997) beschreiben *R. dalmatina* als Charakterart warmer und lichter Laub- und Laubmischwälder in klimatisch begünstigten Regionen, wobei laut KUHN et al. (1997) und KUHN & SCHMIDT-SIBETH (1998)



Abb. 20: Oben: Lichter Waldlabkraut-Hainbuchmischwald (*Galio sylvatici-Carpinetum*) im Schaarenwald bei Unterschlätt. In diesem warmen, eher trockenen, biologisch besonders vielfältigen Waldtyp lebt *R. dalmatina* in erstaunlich hoher Dichte (LIPPUNER et al. 2001). Unten: Waldstück in der Aue bei Flaach, wo die Mittelwaldbewirtschaftung wieder aufgenommen wurde. Diese Bewirtschaftungsform schafft lichte, warme Waldbestände, die für *R. dalmatina* als Lebensraum geeignet sind. Der gut erkennbare Rasen der Weißen Segge (*Carex alba*) ist ein Zeiger für die oberflächliche Austrocknung des Bodens.

Top: *Galio sylvatici-Carpinetum* in the wood of Schaaren near Unterachlatt, bottom: wood in the flood plain near Flach.

auch anthropogene Fichtenwälder mit Altholzbeständen besiedelt werden können. Nach GRUSCHWITZ (1981) lebt die Art an hellen, krautreichen und trockenen Stellen in besonderer Lage wie Waldwiesen, -lichtungen, -schonungen, -ränder sowie an Wegrändern in warmen und lichten Laub- und Mischwäldern mit Altholzbeständen. BLAB (1986) erwähnt die Präferenz für Stellen, die nur kurze Zeit am Tag beschattet werden, wobei selbst kleinste Lichtungen, die durch Lücken im Kronenschluss entstehen, genutzt werden. Nach PINTAR (1979, 1984) ist *R. dalmatina* bei Wien eine typische Art der Harten Au, bestehend aus Eiche, Hainbuche, Linde und Esche. Besonders günstig scheinen allgemein Wälder mit hohem Anteil an Eichen zu sein (z. B. GROSSENBACHER 1988, 1997, JOGER 1997, PODLOUCKY 1997, LIPPUNER & SCHOBER 2000c), die ja auch für das Untersuchungsgebiet charakteristisch sind. Der Vorteil von eichenreichen Wäldern (v. a. mit viel Altholz) gegenüber Wäldern, die fast ausschließlich aus Rotbuche bestehen, könnte darin liegen, dass erstere vergleichsweise viel Sonnenlicht durchscheinen lassen, sodass sich am Waldboden klimatisch wärmere Bedingungen ergeben. Hallenbuchenwälder schirmen derart viel Licht ab, dass sich oft nur eine schwach ausgeprägte Krautschicht bilden kann.

Die Angaben weisen also darauf hin, dass *R. dalmatina* eine Präferenz für warme, lichte Waldgebiete, die auch trocken sein können, zeigt. Weitreichende, aussagekräftige Untersuchungen zur Präferenz der Landhabitate fehlen aber gänzlich.

4 Vergesellschaftung mit anderen Amphibienarten

R. temporaria pflanzt sich in 83,7 % aller *R. dalmatina*-Laichgebiete fort, womit er am häufigsten mit *R. dalmatina* syntop vorkommt (Abb. 21). *Pelophylax esculentus*/*Pelophylax lessonae* folgen mit 82,6 %, *Mesotriton alpestris* mit 70,9 %, *Hyla arborea* mit 67,4 %, *Lissotriton vulgaris* mit 46,5 % und *Bufo bufo* mit 32,6 %, wobei Gewässer von

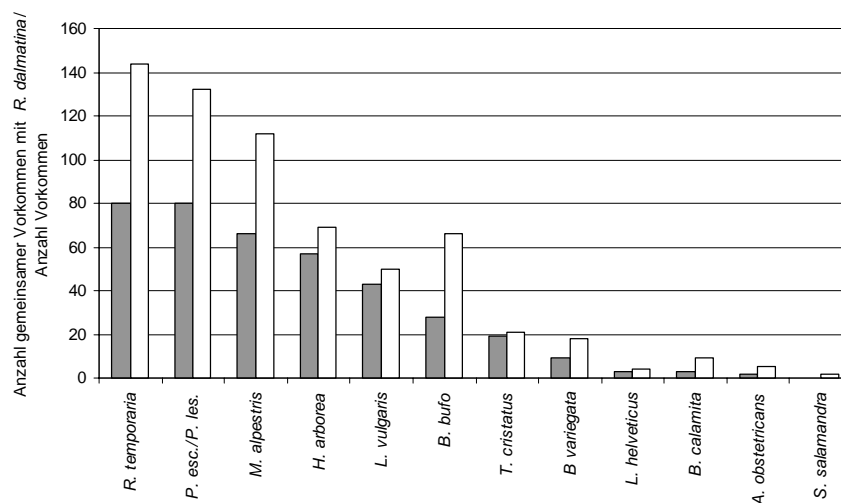


Abb. 21: Anzahl gemeinsamer Vorkommen mit *R. dalmatina* (graue Balken) und Anzahl an Vorkommen der jeweiligen Amphibienarten (weiße Balken) im schweizerischen Teilareal.
Number sympatrical records of *R. dalmatina* (grey bars) and number of records of the particular amphibian species (white bars) in the Swiss partial area.

Tab. 10: Beobachtete und zufällig zu erwartende Vergesellschaftung von *R. dalmatina* mit anderen Amphibienarten. Vergesellschaftungen mit signifikanter Abweichung sind in der Tabelle grau hinterlegt.

Observed and randomly expected sympatry of *R. dalmatina* with other amphibian species. Sympatry with significant deviation is shaded grey in the table.

Wert	Art	Rd*Fs	Rd*Ma	Rd*Tc	Rd*Lh	Rd*Lv	Rd*Ao	Rd*Bv	Rd*Bb	Rd*Bc	Rd*Ha	Rd*Pe u. Rd*Rt Pl
Beobachtete Verges.	0	66	19	3	43	2	9	28	3	57	80	80
Erwartete Verges.	1,1	60,1	11,3	2,1	26,9	2,7	9,7	35,4	4,8	37,1	70,9	77,3
Abw. in %	-100	9,8	68,1	42,8	59,9	-25,9	-7,2	-20,9	-37,5	53,1	12,8	3,5
Pearsons χ^2	2,349	25,537	13,122	0,748	30,340	0,390	0,112	5,699	1,590	40,390	13,659	1,788
P	0,125	<0,001	<0,001	0,625	<0,001	0,663	0,805	0,017	0,207	<0,001	<0,001	0,181

Lissotriton vulgaris fast immer, Gewässer von *B. bufo* hingegen oft nicht von *R. dalmatina* besiedelt sind. Eher selten syntop lebt *Triturus cristatus* (20,9 %) mit *R. dalmatina*, sehr selten *Bombina variegata* (10,5 %). *T. cristatus*-Gewässer sind im Untersuchungsgebiet selten vertreten, aber wie *L. vulgaris*-Gewässer meistens von *R. dalmatina* besiedelt. Nur ausnahmsweise gibt es gemeinsame Vorkommen mit den im Untersuchungsgebiet äußerst seltenen Arten *Lissotriton helveticus*, *Bufo calamita* (beide 3,5 %) und *Alytes obstetricans* (2,3 %).

Setzt man die Vergesellschaftung in Bezug zur unterschiedlichen Häufigkeit der verschiedenen Arten, ergibt sich ein etwas anderes Bild (Tab. 10, Abb. 22): Die Werte der Vergesellschaftung von *R. dalmatina* mit *T. cristatus*, *L. vulgaris* und *H. arborea* weichen am stärksten positiv vom Erwartungswert ab. So wurden *R. dalmatina* und *T. cristatus* nahezu zu 68.1 % häufiger gemeinsam in den Gewässern nachgewiesen als statistisch erwartet; sie sind also überdurchschnittlich häufiger miteinander vergesellschaftet. Mit *B. bufo* hat *R. dalmatina* weniger gemeinsame Vorkommen als vom Zufall her zu

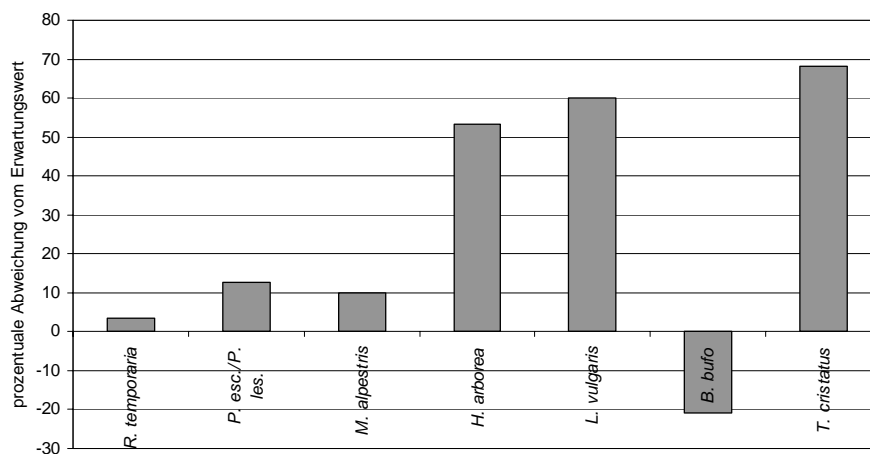


Abb. 22: Prozentuale Abweichung vom Erwartungswert der beobachteten gemeinsamen Vorkommen von *R. dalmatina* mit anderen Arten.

Percental deviation from the expected value of the observed sympatric records of *R. dalmatina* with other species.

erwarten wäre. Bei *L. helveticus*, *B. variegata*, *B. calamita* und *A. obstetricans* waren die Stichproben zu klein, um robuste Resultate zu erhalten; sie wurden daher in Abbildung 22 nicht berücksichtigt.

Im Durchschnitt ist *R. dalmatina* mit 4,52 weiteren Arten vergesellschaftet, Alleinvorkommen von *R. dalmatina* wurden keine festgestellt. Insgesamt konnten 11 andere Amphibienarten in *R. dalmatina*-Gewässern nachgewiesen werden (Abb. 21).

Die großen positiven Abweichungen der beobachteten gemeinsamen Vorkommen von *R. dalmatina* mit *H. arborea*, *L. vulgaris* und *T. cristatus* vom Erwartungswert verdeutlichen die ähnlichen Gewässerpräferenzen dieser Arten. Demgegenüber steht *B. bufo* mit einer großen negativen Abweichung. *B. bufo* pflanzt sich im Gegensatz zu *R. dalmatina* oft in Fischgewässern mit konstanten Wasserverhältnissen fort.

Direkt vergleichbare, auf ähnliche Weise analysierte Daten zur Vergesellschaftung von *R. dalmatina* mit anderen Amphibienarten finden sich in der Literatur nur in HACHTEL et al. (1997), wo *T. cristatus* und *P. esculentus/P. lessonae* die stärksten positiven Abweichungen vom Erwartungswert zeigen, gefolgt von *L. vulgaris* und *R. temporaria*. Es gibt also tendenzielle Übereinstimmungen bei *T. cristatus*, *P. esculentus* (*P. lessonae*) und *L. vulgaris*. *R. temporaria* ist in der Nordostschweiz ein ausgesprochener Generalist und zeigt deshalb keine deutlichen Präferenzen; bei HACHTEL et al. (1997) trifft dies für *M. alpestris* zu. *H. arborea*, die in der Nordostschweiz eine sehr starke Abweichung vom Erwartungswert zeigt, ist im Untersuchungsgebiet von HACHTEL et al. (1997) äußerst selten und spielt bei deren Analysen deshalb keine Rolle.

PODLOUCKY (1997) erwähnt für Niedersachsen häufiges gemeinsames Vorkommen von *R. dalmatina* mit *L. vulgaris*, *B. bufo* und *R. temporaria*. Im nördlichen Niedersachsen sei *R. dalmatina* zudem auch häufiger mit *T. cristatus*, *L. helveticus*, *Pelobates fuscus*, *H. arborea* und *Rana arvalis* vergesellschaftet. Auch GEISSELMANN et al. (1971) für das Rhein-Main-Gebiet und PODLOUCKY (1985) für Niedersachsen nennen das häufige gemeinsame Vorkommen mit *T. cristatus*, *L. vulgaris*, *B. bufo* und *R. temporaria*.

R. dalmatina findet sich also sowohl im Untersuchungsgebiet als auch in anderen mitteleuropäischen Arealen häufig syntop mit *R. temporaria*, *P. esculentus/P. lessonae*, *M. alpestris*, *H. arborea*, *L. vulgaris*, *T. cristatus* und *Bufo bufo* im selben Gewässer. *L. vulgaris*, *H. arborea*, *T. cristatus* und *P. esculentus/P. lessonae* scheinen allgemein die ähnlichsten Präferenzen wie *R. dalmatina* zu zeigen.

Die durchschnittliche Vergesellschaftung mit 4.52 weiteren Amphibienarten ist vergleichsweise hoch. *R. dalmatina* kann hiermit als Art amphibienreicher Gewässer bezeichnet werden.

5 Disjunkte Verbreitung – Reliktverbreitung und deren Ursachen

Wie für viele Verbreitungseinseln von *R. dalmatina* nördlich der Alpen (z. B. BÖHME 1996, GÜNTHER et al. 1996, GROSSENBACHER 1997), liegt es auch für die nordostschweizerisch-baden-württembergische Verbreitungseinseln nahe, dass es sich hier um ein Relikt einer flächendeckenderen Verbreitung während des Atlantikums, der wärmsten Periode in der Nacheiszeit, handelt. Wie andere Verbreitungseinseln weist das Untersuchungsgebiet ein verhältnismäßig warmes und trockenes Klima und eine hohe

Dichte an gut für die Art geeigneten Gewässern auf. Eine hohe Dichte an solchen Gewässern ist im übrigen schweizerischen Mittelland, wo u. a. Sölle höchstens vereinzelt vorkommen, nicht üblich (HOFMANN 1967). Zudem sind im Untersuchungsgebiet viele warme Waldstandorte vertreten. Womöglich haben diese ökologischen Eigenschaften zum Erhalt der Bestände von *R. dalmatina* im Untersuchungsgebiet beigetragen.

Wie kann die Abgrenzung der Verbreitunginsel gedeutet werden? Im Norden endet das Areal abrupt mit dem deutlichen Anstieg des Geländes in Richtung Schwarzwald. Die klimatischen Unterschiede zwischen den tieferen, besiedelten Gebieten und den unbesiedelten, höheren Gebieten nördlich davon sind hier sehr deutlich; etwas weniger ausgeprägt sind sie auch östlich davon also nordöstlich des Überlingersees. Westlich von Schaffhausen, geologisch ungefähr mit dem Wechsel vom Mittelländischen Molassebecken zum Tafeljura, endet auch die Verbreitung von *R. dalmatina*, mit Ausnahme von drei Vorkommen, die möglicherweise auf Aussetzungen im Escheimer Weiher zurückgehen. Die Dichte der Gewässer ist hier deutlich geringer bzw. günstige Gewässer kommen selten vor, dagegen dürften die Waldstandorte großflächig geeignet sein. Südwestlich und südlich der Verbreitunginsel wird das Klima zunehmend feuchter und geringfügig kühler; die klimatischen Verhältnisse entsprechen hier nicht jenen der schweizerischen Areale von *R. dalmatina*, was auch für den östlich des Verbreitungsgebietes und nördlich der Thur gelegenen Seerücken und die südlich des Thurtals anschließenden Gebiete gilt. Im Osten könnte man sich *R. dalmatina* klimatisch jedoch im Thurtal vorstellen, wo es aber möglicherweise an einer genügend hohen Dichte an günstigen Gewässern mangelt. Die genannten Bedingungen könnten die Abgrenzung des Areals erklären; viel wahrscheinlicher ist aber, dass die Summe aus solchen und weiteren, unbekanntem Faktoren dafür verantwortlich ist.

Warum konnte *R. dalmatina* in Teilen des Untersuchungsgebietes erst in den 90er Jahren festgestellt werden? Ist *R. dalmatina* dort frisch zugewandert oder einfach übersehen worden? Eine Neubesiedlung größerer Teile des Untersuchungsgebietes in den letzten 25 Jahren ist sehr unwahrscheinlich: Die äußerst geringen Veränderungen am Rand der Verbreitunginsel sowie die Tatsache, dass die Teilgebiete in den Kantonen Zürich und Thurgau in einer vergleichsweise kurzen Zeit von höchstens 15 Jahren (Dauer zwischen Aufnahmen für die Kantonalen Inventare und dem Nachweis von *R. dalmatina*) flächendeckend hätten besiedelt werden müssen, sprechen jedenfalls klar dagegen.

Es ist zu berücksichtigen, dass fortpflanzungsfähige Weibchen mehrheitlich erstmals nach der 3. Überwinterung geschlechtsreif am Laichplatz erscheinen (GÜNTHER et al. 1996) und sich jeweils ein größerer Bestand aufbauen muss, bis genügend Tiere abwandern, um in Etappen weiter entfernte Stellen nachhaltig besiedeln zu können. Eine solche Neubesiedlung hätte in einer intensiv genutzten Kulturlandschaft mit Ausbreitungshemmnissen wie einer Autostraße und großen kanalisierten Flüssen erfolgen müssen. Um den südlichsten Teil des Verbreitungsgebietes, der etwa 14,5 km von der nächstgelegenen, schon lange bekannten Population bei Büsingen entfernt liegt, zu besiedeln, hätten also innerhalb 15 Jahren großflächig starke Populationen gebildet werden müssen und weite, strukturarme und intensiv genutzte Landwirtschaftsflächen, die Autostraße A 4 sowie die beiden kanalisierten Flüsse Rhein und Thur überquert werden müssen. Gegen eine solche Ausbreitung spricht zudem, dass der Zweit-

autor auf eine intensive, nun seit rund 20 Jahren andauernde Beobachtungszeit im baden-württembergischen und schaffhausischen Teilgebiet zurückblicken kann, der Erstautor immerhin auf eine entsprechende seit über 10 Jahren im zürcherischen und thurgauischen, und beide nie Anzeichen einer Arealausweitung feststellen konnten.

Dennoch wird in der Literatur immer wieder vermutet, *R. dalmatina* sei in der Nordostschweiz im Begriff, sich auszubreiten. So schreibt RIEDER (2002) sogar, es erscheine wahrscheinlich, dass *R. dalmatina* sich in neuerer Zeit (nach Kartierungen in der ersten Hälfte der 80er Jahre) aus Westen in den Kanton Thurgau ausgebreitet habe. Die Ursache dürfte jedoch eher darin liegen, dass *R. dalmatina* in der Vergangenheit mit der morphologisch sehr ähnlichen *R. temporaria* verwechselt wurde und deshalb vor Mitte der 90er Jahre gar nicht nachgewiesen wurde. Eine Ausbreitung in das thurgauische Teilareal innerhalb von lediglich 15 Jahren erscheint aufgrund der intensiven Beobachtungen in den letzten 10 Jahren auf jeden Fall nicht plausibel. Im wenig realistischen Falle einer Ausbreitung in neuerer Zeit wäre *R. dalmatina* zudem, vom im Norden gelegenen deutschen Büsingen herkommend, wohl zuerst in die Region Unterschlatt gelangt und erst später in die westlich gelegenen zürcherischen Gebiete.

Gefährdung, Schutz- und Fördermaßnahmen

Spezifische Gefährdungslage aufgrund der isolierten Verbreitung

R. dalmatina ist aufgrund seiner inselartigen Verbreitung in der Roten Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz (SCHMIDT & ZUMBACH 2005) in der Kategorie EN (stark gefährdet) eingestuft, in der Roten Liste Deutschlands (BEUTLER et al. 1998) in der Kategorie VU (Verletzlich). Vergleicht man die Anzahl besiedelter Laichgebiete im schweizerischen Teil des Untersuchungsgebietes mit jenen der übrigen Amphibienarten, so ist *R. dalmatina* im Kanton Thurgau mit 14 Vorkommen die seltenste (vgl. RIEDER-SCHMID 2002), im Kanton Zürich mit 34 Vorkommen hinter der Kreuzkröte die zweitseltenste Art (vgl. MEIER et al. 2002). Im Kanton Schaffhausen sind *T. cristatus*, *L. vulgaris*, *A. obstetricans*, *B. calamita* und *H. arborea* seltener als *R. dalmatina* mit 31 Vorkommen (vgl. WEIBEL et al. 1997). Die Verbreitungsbilder von *R. dalmatina* und den anderen Amphibienarten unterscheiden sich aber deutlich: Während *R. dalmatina* nur in einem kleinen Teilgebiet der Kantone Zürich und Thurgau bzw. etwa auf der halben Fläche des Kantons Schaffhausen vorkommt, sind die andern Arten über größere Gebiete der Kantone verstreut. Aussagen, die Aufschluss über die effektive Gefährdung von *R. dalmatina* geben, sind sehr schwierig zu geben, zumal unklar ist, ob und wie sich ein tendenziell wärmeres Klima, tendenziell längere Vegetationszeiten sowie häufigere Extremereignisse des Wetters auswirken könnten und wie die genetischen Verhältnisse der Population sind. Immerhin ist im Untersuchungsgebiet keine deutliche Abnahme zu verzeichnen. Da *R. dalmatina* ihre Lebensräume meist im Wald wählt, unterliegt diese Amphibienart – im Gegensatz zu Charakterarten des offenen Geländes – weniger anthropogenen Beeinträchtigungen. Problematisch sind hier aber die Veränderung in der Baumartenzusammensetzung und gebietsweise eine Versauerung der Gewässer.

Aufwertung bestehender Laich- und Landhabitats

Sowohl Laich- als auch Landhabitats von *R. dalmatina* benötigen selten einen intensiven Unterhalt, wie er in der heutigen Landschaft, der es an natürlicher Dynamik fehlt, für Pionierarten oft unabdingbar ist. Eine Parallele dazu gibt es aber: Wie beim Unterhalt von Laichgebieten der Pionierarten sollen auch bei natürlicherweise gelegentlich austrocknenden *R. dalmatina*-Gewässern die Wasserstände nicht stabilisiert und die Gewässersohlen nicht zu sehr vertieft werden, da die gelegentliche Austrocknung für *R. dalmatina* nachweislich von Vorteil ist (→ signifikanter Faktor: Austrocknung). Zudem sollte beim Unterhalt von Gewässern darauf geachtet werden, dass die Wasserflächen mindestens teilweise besonnt (→ signifikanter Faktor: Besonnung) und genügend groß sind (> 100 m²), standortfremde Prädatoren (meist sind Fische in Gewässern von *R. dalmatina* standortfremd) fehlen (→ im Modell wichtiger Faktor: Fischfreiheit) und außerhalb von Wald gelegene Gewässer gut erreichbar sind (→ signifikanter Faktor: Konnektivität). Bei größeren Distanzen (> 30 m) zum Wald ist es von Vorteil, wenn zwischen Gewässer und Wald Strukturen vorhanden sind, denen die wandernden Tiere folgen und in denen sie sich verstecken können. Sehr geeignet sind Hecken und auch nicht zu weit auseinander liegende Solitärbüsche sowie verschiedene Arten von (Acker-)Brachen und Steinhaufen. Zusätzlich sollte in der Umgebung der Gewässer und in Wanderkorridoren auf Pestizide und mineralische Dünger verzichtet werden (vgl. hierzu SCHNEEWEISS & SCHNEEWEISS 1997 und SCHMIDT 2007). Weiter als 200 m vom Wald entfernte Gebiete eignen sich wenig als Laichplatz für *R. dalmatina* (→ im Modell wichtiger Faktor: walddnahe Lage). Generell ist Zurückhaltung geboten, verlandete Gewässer wie Sölle auszubaggern, insbesondere da diese botanisch oft sehr wertvoll sind, abdichtende Schichten durchstoßen werden können und bei zu tiefem Ausheben möglicherweise keine Austrocknung mehr stattfindet.

Da *R. dalmatina* warme, lichte Laub- und Mischwälder offenbar bevorzugt, dürfte die Art auch von Auflichtungsprogrammen profitieren, die zur Zeit in verschiedenen Gebieten realisiert werden (z. B. HIRT & HOFMANN 2005). Auflichtungen, die Förderung von Altholzinseln und besondere Waldnutzungsformen wie die Mittelwaldnutzung, sind ebenso empfehlenswert wie die oben erwähnten Maßnahmen, welche die Gewässer oder deren unmittelbare Umgebung betreffen.

Bei der Aufwertung von Habitats haben die Förderung warmer, größerer Kleingewässer mit Tümpelcharakter, lichter Wälder sowie einer intakten Lebensraumvernetzung zwischen den Laichgewässern und Wäldern oberste Priorität.

Schaffung neuer Gewässer

Bei der Anlage neuer Gewässer ist darauf zu achten, dass Stellen gewählt werden, die möglichst weniger als 200 m vom Wald entfernt liegen (→ im Modell wichtiger Faktor: walddnahe Lage), dass zwischen neuem Gewässer und Wald genügend Strukturen vorhanden sind [s. vorhergehendes Kap.] (→ signifikanter Faktor: Konnektivität), die Gewässer genügend groß sind (> 100 m²), und dass eine mindestens teilweise Besonnung gegeben ist (→ signifikanter Faktor: Besonnung). Zudem sollte die Speisung der Gewässer falls möglich nur durch Niederschlags- oder Grundwasser erfolgen (→ im Modell wichtiger Faktor: Speisung), und nach Möglichkeit sind die Gewässer so anzu-

legen, dass sie während sehr niederschlagsarmer Phasen austrocknen können (→ signifikanter Faktor: Austrocknung).

Die aufgeführten signifikanten Faktoren stammen aus LIPPUNER & SCHMIDT (in Vorbereitung) sowie LIPPUNER (2002).

Ausblick

Obwohl sich *R. dalmatina* in den letzten Jahren im Untersuchungsgebiet definitiv nicht ausgebreitet hat, ist es denkbar, dass eine Tendenz zu wärmeren und längeren Vegetationszeiten die Art begünstigen und ihr ein Überleben in Gebieten ermöglichen könnte, die bisher aufgrund von Lebensraumanalysen als nicht geeignet beurteilt worden sind. So könnten künftig z. B. beschattete Gewässer genügend warm sein und zur Fortpflanzung erfolgreich genutzt werden, wie wir es z. B. aus der Südschweiz kennen. Parallel dazu könnten auch ungünstigere Waldabschnitte – zum Beispiel kühlere an nördlich exponierten Hängen – künftig geeigneter werden. Wärmere und längere Vegetationszeiten könnten also möglicherweise dazu führen, dass *R. dalmatina* die Landschaft durchgehender nutzen kann. Diese Aussagen sind aber hypothetisch, und es sei an dieser Stelle nochmals hervorgehoben, dass es bis jetzt keine Hinweise, geschweige denn wissenschaftliche Belege, auf eine solche Bestandsentwicklung gibt. Ebenso denkbar ist, dass ändernde Umweltbedingungen wie eine Erwärmung des Klimas und deren Folgen Amphibien gesamthaft schwächen. So könnten größere Hitze und Trockenheit sowie stärkere Sonneneinstrahlung zu Stressfaktoren werden, welche das Ausbreiten von Krankheiten begünstigen (z. B. Chytridiomykose: BOSCH et al. 2001, BOSCH & MARTÍNEZ-SOLANO 2006, BERGER et al. 1998, DASZAK et al. 2003, LIPS 1999). Eine weitere wichtige Frage ist, in welchem genetischen Zustand sich die isolierte Population befindet, gerade auch deshalb, weil Populationen mit einer großen Variabilität leichter auf wechselnde Umweltbedingungen reagieren können.

Da das nordostschweizerisch-baden-württembergische Areal von *R. dalmatina* verhältnismäßig klein ist und die Bestände starken Schwankungen unterliegen, ist ein langfristiges Monitoringprogramm für die gefährdete Art empfehlenswert. Die in dieser Arbeit beschriebenen Ansprüche von *R. dalmatina* an seinen Lebensraum zeigen auf, dass parallel zur Bestandsüberwachung auch regelmäßige Aufwertungsmaßnahmen für Laichgebiete und Landlebensräume ausgeführt werden sollten. Weiter sollte die genetische Variabilität in dieser isolierten Population, wenn möglich mit verschiedenen molekularen Methoden, untersucht werden.

Dank

Wir bedanken uns ganz herzlich bei: Dr. JONAS BARANDUN, Dr. HERBERT BILLING, ADRIAN BORGULA, Dr. GASTON D. GUEX, KLEMENS FRITZ, Dr. KURT GROSSENBACHER, MONIKA HACHTEL, Dr. HANS HEUSSER, Dr. RAIMUND HIPPE, Dr. ANDRÉ HOFMANN, RENÉ HONEGGER, IGNAZ HUGENTOBler, Prof. ARNULF MELZER, Dr. REGULA MÜLLER, SVENERIK RABE, Dr. UTA RAEDER, Prof. REINHARD SCHOPF, RES STAUFFER, Dr. BURKHARD THIESMEIER und SILVIA ZUMBACH sowie der Dr. Bertold Suhner-Stiftung, dem Planungs- und Naturschutzamt Kanton Schaffhausen, der Fachstelle Natur und Land-

schaftsschutz Kanton Thurgau, der Fachstelle Naturschutz Kanton Zürich, der KARCH und dem ABS. Speziell danken wir RENÉ GÜTTINGER und Dr. BENEDIKT R. SCHMIDT für die Durchsicht des Manuskripts. Dr. BENEDIKT R. SCHMIDT und Dr. AXEL GRUPPE danken wir zudem für die Unterstützung bei der Datenanalyse.

Literatur

- AHLÉN, I. (1997): Distribution and habitats of *Rana dalmatina* in Sweden. – *Rana*, Sonderheft 2: 127–142.
- BARANDUN, J. (1995): Reproductive ecology of *Bombina variegata* (Amphibia). – Dissertation Universität Zürich.
- BARANDUN, J. (1996): Letzte Chance für den Laubfrosch im Alpenrheintal; Förderungskonzept. – Altstätten (Verein Pro Riet Rheintal, Österreichischer Naturschutzbund Vorarlberg, Botanisch-Zoologische Gesellschaft Liechtenstein-Sargans-Werdenberg).
- BASTIAN, H. V. & T. KELLER (1987): Untersuchungen über die Amphibien in zwei künstlich angelegten Kleingewässern im Landkreis Konstanz. – Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 41: 263–277.
- BAUER, S. (1987): Verbreitung und Situation der Amphibien und Reptilien in Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg 41: 71–155.
- BAUMGARTNER, C., A. WARINGER-LÖSCHENKOHL & M. PINTAR (1997): Bedeutung der Konnektivität für die Springfroschpopulationen der Donauauen. – *Rana*, Sonderheft 2: 159–162.
- BEERLI, P. (1985): Amphibieninventar des Kantons Thurgau (1981–1983) – Mitteilung der thurgauischen naturforschenden Gesellschaft 46: 7–52.
- BERGER, L., R. SPEARE, P. DASZAK, D. E. GREEN, A. A. CUNNINGHAM, C. L. GOGGIN, R. SLOCOMBE, M. A. RAGAN, A. D. HYATT, K. R. McDONALD, H. B. HINES, K. R. LIPS, G. MARANTELLI & H. PARKES (1998): Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 9031–9036.
- BEUTLER, A., A. GEIGER, P. M. KORNACKER, K.-D. KÜHNEL, H. LAUFER, R. PODLOUCKY, P. BOYE & E. DIETRICH (1998): Rote Liste der Kriechtiere (Reptilia) und Rote Liste der Lurche (Amphibia) [Bearbeitungsstand 1997]. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55: 48–52.
- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. – Greven (Kilda).
- BÖHME, G. (1996): Zur historischen Entwicklung der Herpetofaunen Mitteleuropas im Eiszeitalter (Quartär). In: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands: 30–39. – Jena (Fischer).
- BOSCH, J. & I. MARTÍNEZ-SOLANO (2006): Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara Natural Park, Spain. – *Oryx* 40: 84–89.
- BOSCH, J., I. MARTÍNEZ-SOLANO & M. GARCÍA-PARÍS (2001): Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. – *Biological Conservation* 97: 331–337.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON (1998): Model Selection and Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. – Berlin (Springer).
- CABELA, A., H. GRILLITSCH & F. TIEDMANN (2001): Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich. – Wien (Umweltbundesamt).
- DASZAK, P., A. A. CUNNINGHAM & A. D. HYATT (2003): Infectious disease and amphibian population declines. – *Diversity and Distributions* 9: 141–150.
- ESCHER, K. (1972): Die Amphibien des Kantons Zürich. – Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich 117: 335–380.
- FOG, K. (1997): Zur Verbreitung des Springfrosches in Dänemark. – *Rana*, Sonderheft 2: 23–34.

- GERSTNER, J. (1982): Zur Bestandessituation der Amphibien und Reptilien im Saarland. – Natur-Umwelt-Mensch 3: 62–74.
- GROSSENBACHER, K. (1988): Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. – Basel (Schweizerischer Bund für Naturschutz).
- GROSSENBACHER, K. (1997): Zur Morphologie und Verbreitung von *Rana dalmatina* in Europa. – Rana, Sonderheft 2: 4–12.
- GROSSENBACHER, K., M. LIPPUNER, S. ZUMBACH, A. BORGULA & B. LÜSCHER (2002): Phenology and reproduction of the 3 brown frog species *Rana latastei*, *Rana dalmatina*, *Rana temporaria*; development and status of the *R. latastei* populations in Mendrisiotto, Southern Ticino, Switzerland. – Atti del terzo Convegno, Salvaguardia Anfibi: 91–100.
- GRUSCHWITZ, M. (1981): Verbreitung und Bestandessituation der Amphibien und Reptilien in Rheinland-Pfalz. – Naturschutz und Ornithologie Rheinland-Pfalz 2: 298–390.
- GÜNTHER, R., J. PODLOUCKY & R. PODLOUCKY (1996): Springfrosch – *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840. – In: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands: 389–412. – Jena (Fischer).
- HACHTTEL, M., L. DALBECK, A. HEYD & K. WEDDELING (1997): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*) im Großraum Bonn: Verbreitung, Laichgewässerwahl und Vergesellschaftung im Vergleich zum Grasfrosch (*Rana temporaria*). – Rana Sonderheft 2: 221–230.
- HIRT, F. & A. HOFMANN (2005): Auen- und Mittelwälder am Zürcher Rhein und an der Thur. In: KLÖTZLI, F., U. CAPAUL, H. HILFIKER, H. P. MÜLLER, A. SCHLÄFLI & T. BÜRGIN (Hrsg.): Der Rhein – Lebensader einer Region. – Naturf. Ges. Zürich, Schaffhausen, Thurgau, Graubünden und Naturwiss. Ges. St. Gallen.
- HOFMANN, F. (1967): Geologischer Atlas der Schweiz 1 : 25000, Blatt 1052 Andelfingen. – Bern (Swiss-topo).
- HOLMEN, M. & E. WEDERKINCH (1988): Monitoring amphibian populations in the Copenhagen region. – Memoranda Societas Fauna Flora Fennica, Helsinki-Helsingfors 64: 124–128.
- JOGER, U. (1997): Verbreitung und Gefährdungsgrad des Springfrosches (*Rana dalmatina*) in Hessen. – Rana, Sonderheft 2: 143–147.
- KUHN, J., F. GNOTH-AUSTEN, H.-J. GRUBER, J. E. KRACH, J. H. REICHHOLF & B. SCHÄFFLER (1997): Verbreitung, Lebensräume und Bestandessituation des Springfrosches (*Rana dalmatina*) in Bayern. – Rana, Sonderheft 2: 127–142.
- KUHN, J. & J. SCHMIDT-SIBETH (1998): Zur Biologie und Populationsökologie des Springfrosches (*Rana dalmatina*): Langzeitbeobachtungen aus Oberbayern. – Zeitschrift für Feldherpetologie 5: 115–137.
- LAUFER, H., FRITZ, K. & P. SOWIG (1997): Verbreitung und Bestandessituation des Springfrosches (*Rana dalmatina*) in Baden-Württemberg. – Rana, Sonderheft 2: 117–126.
- LAUFER, H., A. PIEH & T. ROHRBACH (2007): Springfrosch *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840. In: LAUFER, H., K. FRITZ & P. SOWIG (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Baden-Württembergs: 415–430. – Stuttgart (Ulmer).
- LIPPUNER, M. (1997): Springfrosch (*Rana dalmatina* Bonaparte, 1840) in den Kantonen Zürich und Thurgau entdeckt. – Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich 142: 105–113.
- LIPPUNER, M. (2000a): Der Springfrosch (*Rana dalmatina* Bonaparte, 1840) – ein neues Faunenelement der Kantone Thurgau und Zürich. – Mitteilungen der thurgauischen naturforschenden Gesellschaft 56: 89–110.
- LIPPUNER, M. (2000b): Springfrosch-Inventar der Kantone Zürich und Thurgau. Abschlussbericht zu den Felduntersuchungen 1997 bis 2000 – Verbreitung, Bestände, Habitat, Gefährdung und Schutz. – Amt für Landschaft und Natur (Fachstelle Naturschutz) d. Kts ZH, Fachstelle für Kultur d. Kts TG, Pro Natura TG und Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz in der Schweiz (KARCH), Projektbericht, unveröff.
- LIPPUNER, M. & G. SCHOBER (2000c): Floristische und pflanzensoziologische Untersuchungen in Gewässern des Springfroschareals der Kantone Thurgau und Zürich. – Semesterarbeit, HSR Hochschule für Technik Rapperswil, unveröff.
- LIPPUNER, M., C. EGLI, A. KUSTER & P. RÜTTIMANN (2001): Artverteilung der Amphibien in einem Waldabschnitt der Nordostschweiz unter spezieller Berücksichtigung des Springfrosches (*Rana dalmatina* Bonaparte). – Semesterarbeit, HSR Hochschule für Technik Rapperswil, unveröff.

- LIPPUNER, M. (2002): Schlüsselfaktoren von Laichgewässern des Springfrosches (*Rana dalmatina* Bonaparte) – Schlussfolgerungen für die Planung. – Studienprojekt, HSR Hochschule für Technik Rapperswil, unveröff.
- LIPS, K. R. (1999): Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western Panama. – *Conservation Biology* 13: 117–125.
- MEIER, C., H. CIGLER & M. LIPPUNER (2002): Verbreitung und Bestandesentwicklung von Laubfrosch (*Hyla arborea*) und Kreuzkröte (*Bufo calamita*) im Kanton Zürich. – Interner Bericht, Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich, unveröff.
- MEISTERHANS, K. & C. MEIER (1984): 2. Amphibieninventar des Kantons Zürich. – Interner Abschlussbericht der Fachstelle für Naturschutz des Kantons Zürich, unveröff.
- METEOSCHWEIZ (2005): Normwerte 1961–1990 der Lufttemperatur. – www.meteoschweiz.ch/web/de/klima/klimadiagramme.html.
- METEOSCHWEIZ (2005): Normwerte 1961–1990 der Niederschlagssumme. – www.meteoschweiz.ch/web/de/klima/klimadiagramme.html.
- OBST, F. J. (1971): Der Springfrosch – unsere seltenste Braunfroschart. – *Naturschutzarbeit und naturkundliche Heimatforschung in Sachsen* 13: 62–69.
- PINTAR, M. (1979): Ökologische Zusammenhänge zwischen Au-Standorten, Sukzession auf Schlägen und Anuren im Gebiet von Stockerau (NÖ). – Dissertation Universität Wien.
- PINTAR, M. (1984): Zur Bionomie von Anuren aus Lebensräumen der Donauauen oberhalb Wiens (Stockerau). – *Folia Zoologica* 33: 263–276.
- PINTAR, M., C. BAUMGARTNER & A. WARINGER-LÖSCHENKOHL (1997): Verbreitung des Springfrosches in Auengebieten der niederösterreichischen Donau. – *Rana*, Sonderheft 2: 153–158.
- RIEDER-SCHMID, J. (2002): Amphibieninventar des Kantons Thurgau (Revision 1998–2000). – *Mitteilung der thurgauischen naturforschenden Gesellschaft* 57: 1–63.
- PODLOUCKY, R. (1997): Verbreitung und Bestandssituation des Springfrosches in Niedersachsen – *Rana*, Sonderheft 2: 71–82.
- ROHRBACH, T. & J. KUHN (1997): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*) im westlichen Bodenseeraum 1994–1996: Verbreitung – Bestände – Laichgewässer. – *Rana*, Sonderheft 2: 251–261.
- SCHLÄFLI, A. (1972): Vegetationskundliche Untersuchungen am Barchetsee und weiteren Toteisseen der Umgebung Andelfingens. – *Mitteilung der thurgauischen naturforschenden Gesellschaft* 40: 19–84.
- SCHMIDER, P., M. KÜPER, B. TSCHANDER & B. KÄSER (1994): Die Waldstandorte im Kanton Zürich. – Zürich (Vdf Hochschulverlag).
- SCHMIDTLER, J. F. & U. GRUBER (1980): Die Lurchfauna Münchens. Eine Studie über die Verbreitung, die Ökologie und den Schutz der heimischen Amphibien. – *Schriftenreihe für Naturschutz und Landschaftspflege* 12: 105–139.
- SCHMIDT, B. R. & S. ZUMBACH (2005): Rote Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz.. – Bern (BUWAL und KARCH).
- SCHMIDT, B. R. (2007): Prädatoren, Parasiten und Geduld: Neue Erkenntnisse zur Wirkung von Pestiziden auf Amphibien. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 14: 1–8.
- 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.
- SPOLOWIND, R. & M. PINTAR (1997): Untersuchung der Fisch- und Amphibienzönosen in Auegewässern der Donauauen oberhalb Wiens unter besonderer Berücksichtigung des Springfrosches (*Rana dalmatina*). – *Rana*, Sonderheft 2: 163–168.
- STÜMPPEL, N. & W.-R. GROSSE (2005): Phänologie, Aktivität und Wachstum von Springfröschen (*Rana dalmatina*) in unterschiedlichen Sommerlebensräumen in Südostniedersachsen. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 12: 71–99.

- THIELCKE, G. (1987): Bestand, Wanderverhalten und Gewichte der Amphibien in zwei für den Naturschutz wiederhergestellten Teichen im Naturschutzgebiet Mindelsee. – Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 41: 235–262.
- VON MOOS AG (1991): Hydrogeologische Beurteilung des Auengebietes im Thurmmündungsbereich. – Zürich (Amt für Gewässerschutz und Wasserbau des Kantons Zürich).
- WALTER, J. (1977): Amphibien unserer Heimat. – Neujahrsblatt der naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 29: 1–78.
- WEIBEL, U., B. EGLI & B. SCHMITTER (1995): Verbreitung des Springfrosches (*Rana dalmatina* Bonap.) im Kanton Schaffhausen. – Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 40: 111–116.
- WEIBEL, U., B. EGLI & P. RÜEGG (1997): Amphibien und Reptilien der Region Schaffhausen. – Neujahrsblatt der naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen 49: 1–52.
- 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.
- WIESE, A. (1984): Vergleich des Amphibienbestands zweier Teiche mit dem eines grossen Sees im Naturschutzgebiet Mindelsee. – Zulassungsarbeit Universität Tübingen, unveröff.
- ZAVADIL, V. (1993): Zur Verbreitung, Biologie und zum Status des *Rana dalmatina* in der Tschechischen Republik mit Anmerkungen zur Bionomie aus der Slowakei. – Rana, Sonderheft 2: 45–58.

Eingangsdatum: 12.1.2009