

Lebensraumanalyse für den Springfrosch (*Rana dalmatina*) im Kanton Genf

Mario Lippuner

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

Habitat modelling for the agile frog (*Rana dalmatina*) in Canton Geneva

As a basis for the „Plan d'action cantonal de Grenouille agile“ an analysis of *Rana dalmatina* habitats was performed. Seven biotic and abiotic parameters in 138 breeding sites of amphibians in the canton of Geneva (Switzerland) were measured to explain presence and reproduction of the agile frog. Logistic regression and information-theoretic methods (Akaike's Information Criterion AIC) were used to analyse the data. Presence was affected negatively by distance to wood and affected positively by connectivity and pond surface. Reproduction was affected negatively by the presence of fish and affected positively by exposure to sunlight. However, to promote the agile frog, it will be necessary to build and enhance a high density of ponds that are not too small and are without fishes in or close to wood. Partial exposure to sunlight is beneficial. The presence of fish can be prevented in ponds which are constructed in such a way that they can dry out from time to time. Ponds that are temporary rather than permanent would benefit most of the endangered species of canton Geneva.

Key words: Amphibia, *Rana dalmatina*, agile frog, habitat modelling, habitat analysis, distance to wood, connectivity, pond surface, fishes, exposure to sunlight, conservation measures.

Zusammenfassung

Als Grundlage für den „Plan d'action cantonal de Grenouille agile“ wurde eine Lebensraumanalyse für den Springfrosch durchgeführt. Es wurden sieben biotische und abiotische Parameter an 138 Stillgewässern des Kantons Genf (Schweiz) untersucht. Als abhängige Variablen wurden die Präsenz und Reproduktion gewählt. Die Datenanalyse erfolgte mit logistischer Regression und Modellselektion (mittels Akaike's Information Criterion AIC). Für die Präsenz waren die Parameter Distanz zu Wald, Konnektivität und Gewässerfläche von Bedeutung, wobei die Distanz zu Wald negativ, die Konnektivität und Gewässerfläche positiv wirkten. Die Reproduktion wurde durch Fische negativ und durch Besonnung positiv beeinflusst. Um den Springfrosch nachhaltig und umfassend zu fördern, müssen fischfreie, nicht zu kleine Stillgewässer im oder in der Nähe von Wald und in hoher Dichte angelegt werden. Eine teilweise Besonnung ist von Vorteil. Das Fehlen von Fischen ist längerfristig am einfachsten zu erreichen, indem die Gewässer so angelegt werden, dass sie ab und zu austrocknen können. Austrocknende Gewässer sind generell von Vorteil für die seltenen Amphibienarten im Untersuchungsgebiet.

Schlüsselbegriffe: Amphibia, *Rana dalmatina*, Springfrosch, Lebensraumanalyse, Lebensraummodellierung, Distanz zu Wald, Konnektivität, Gewässerfläche, Fische, Besonnung, Schutzmaßnahmen, Fördermaßnahmen.

Einleitung

Ausgangslage

Der Springfrosch ist eine Art der mediterranen (winterfeuchten und warmtemperierten) sowie gemäßigten (temperierte-nemoralen) Gebiete Europas. Nördlich der Alpen zeigt der Springfrosch ein disjunktes Verbreitungsbild (Gasc 1997). Die Verbreitungsiseln weisen in der Regel ein leicht hügeliges Gelände, mesophile Wälder mit einer hohen Dichte an Stillgewässern und ein für die geographische Breite vergleichsweise mildes Klima auf. Auffällig ist, dass die Art in den einzelnen, mitunter kleinen Teilarealen oftmals in recht hoher Dichte vorkommt. Sowohl Tiefebenen als auch Tallagen in den Alpen, die oftmals ein sehr mildes, jedoch weniger ausgeglichenes Klima als die Mittelgebirge aufweisen, werden fast vollständig gemieden (Grossenbacher 1997a). Im östlichen Europa endet die Verbreitung am Rand der Tiefebenen mit kontinentalem Klima und Steppen. Das disjunkte Verbreitungsbild dürfte auf einen Rückzug aus ungünstigeren Gebieten bei einer Klimaverschlechterung nach dem milden Atlantikum (Mittlere Wärmezeit vor circa 6000–10000 Jahren) zurückzuführen sein (Grossenbacher 1997a, Kuhn et al. 1998).

In der Schweiz ist der Springfrosch in den tiefen Lagen der Südschweiz, in Teilen der Südwest- und Nordostschweiz sowie in einem kleinen Areal im Kanton Bern verbreitet (Grossenbacher 1997b). Der Kanton Genf ist hauptsächlich im Norden und Osten der Stadt Genf besiedelt, dort, wo große zusammenhängende Waldgebiete mit einer hohen Dichte an Gewässern vorkommen (Lippuner 2013). Diese eichenreichen, oftmals gut durchlichteten Wälder zeichnen sich durch eine große biologische Vielfalt aus (Steiger 1993). In der Roten Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz ist der Springfrosch in der Kategorie „stark gefährdet“ eingestuft. In den Nachbarländern Deutschland und Österreich wird die Art als „gefährdet“ bzw. „Gefährdung droht“ eingestuft (Kühnel et al. 2009, Gollmann 2007). Die FFH-Richtlinie der Europäischen Union führt *Rana dalmatina* im Anhang IV „streng geschützt“ auf.

Konkrete Anhaltspunkte, um die Art gezielt zu fördern, sind nur wenige bekannt. Daher wurde im Rahmen des „Plan d'action cantonal de Grenouille agile“, der im Auftrag der Direction Générale de la Nature et du Paysage (DGNP) des Kantons Genf ausgearbeitet wurde, als Grundlage für eine gezielte Förderung die hier vorgestellte Lebensraumanalyse durchgeführt.

Biologische Herleitung der Lebensraumfaktoren und Hypothesen

Der Springfrosch ist eine Charakterart von Waldgebieten. Die Sommerlebensräume befinden sich in Mitteleuropa in der Regel in gut durchlichteten Laub- und Mischwäldern (Blab 1986, Grossenbacher 1988, Ahlén 1997, Fog 1997, Podloucky 1997, Lippuner 1997, Lippuner et al. 2001, Stümpel & Grosse 2005). Im Kanton Genf entsprechen die Wälder fast flächendeckend gut durchlichteten, mesophilen Laubwaldtypen. Der Vorteil des Waldlebensraums gegenüber Offenland dürfte u. a. darin liegen, dass Wald klimatisch gepuffert ist. Am Tag heizen sich gut durchlichtete Wälder zwar stark auf, abends, während der Aktivitätszeit der auf vergleichsweise warme Verhält-

nisse angewiesenen Springfrösche, kühlen sie aber weniger aus als offenes Gelände. Das Vorkommen von Wald um die oder in der Nähe der Gewässer dürfte im Untersuchungsgebiet Grundvoraussetzung sein für die Präsenz des Springfrosches.

Anders als bei verschiedenen anderen seltenen mitteleuropäischen Amphibienarten, deren Bestände oftmals weit verstreut liegen (Grossenbacher 1988), lebt der Springfrosch in Mitteleuropa meist in höheren Dichten in kleineren disjunkten Teilarealen (Gasc 1997, Grossenbacher 1997a) mit einer hohen Dichte an günstigen Gewässern (Lippuner & Rohrbach 2009, Lippuner 2000, 2011). Zanini et al. (2008) zeigen die Wichtigkeit der Konnektivität für das Vorkommen des Springfrosches. Weite Teile des Kantons Genf zeichnen sich durch eine hohe Dichte an Stillgewässern aus. Die Konnektivität im Sinne der Metapopulationstheorie (Hanski 1989, 1991, Hanski & Gyllenberg 1993) zwischen den lokalen Populationen dürfte relevant sein für die Präsenz des Springfrosches.

Im Vergleich zum phänologisch ähnlichen Grasfrosch entwickeln sich die Eier und Larven des Springfrosches unter denselben biotischen und abiotischen Bedingungen deutlich langsamer (Lippuner 2000, Bühler et al. 2007). Die aquatische Entwicklungsperiode ist dementsprechend vergleichsweise lang, und die Eier sowie Larven sind über eine lange Zeit aquatischen Prädatoren ausgesetzt. Zudem produzieren die Weibchen des Springfrosches vergleichsweise wenige Eier (Günther et al. 1996). Die Besonnung bewirkt warmes Wasser und reduziert (zusammen mit einem reichen Nahrungsangebot) die Entwicklungszeit und damit das Prädationsrisiko. Mit dem Fehlen von Fischen fällt ein effizienter Prädator weg (Skelly 1996, Wellborn et al. 1996, Snodgrass et al. 2000). Ich gehe deshalb davon aus, dass eine Besonnung und die Absenz von Fischen wichtig sind für die Reproduktion. Beides dürfte sich auch bei der Präsenz bemerkbar machen. Der Faktor Fische steht hier stellvertretend für die Austrocknung. Die Gewässeraustrocknung, welche fischfreie Verhältnisse bewirkt, wurde in vorliegender Untersuchung nicht einbezogen, weil die Datengrundlagen nicht ausreichten. Die Austrocknung wurde aber bei Lippuner (2011) untersucht.

Laichgebiete des Springfrosches zeichnen sich durch eine große biologische Vielfalt aus (Lippuner & Rohrbach 2009) und sind demnach oftmals von einer Vielzahl weiterer Amphibienarten besiedelt (Geisselmann et al. 1971, Lippuner & Rohrbach 2009). Die stärkste interspezifische Konkurrenz dürfte vom Grasfrosch ausgehen, denn die Larven der beiden Braunfroscharten entwickeln sich in einem vergleichbaren Zeitraum, und die ökologischen Nischen der beiden Arten überschneiden sich stark. Der Springfrosch erreicht anfangs der Individualentwicklung einen kleinen Vorsprung aufgrund der tendenziell etwas früheren Laichzeit. Aufgrund einer im Vergleich zum Grasfrosch langsameren Entwicklung der Eier verliert der Springfrosch den Vorsprung aber rasch wieder, sodass die Nachkommen beider Arten die Gallerte etwa zur selben Zeit verlassen (Lippuner 2011). Die Larven leben 2–3 Monate syntop, wobei die des Grasfrosches 2–3 Wochen früher die Metamorphose erreichen als jene des Springfrosches (Lippuner 2011, Bühler et al. 2007). Cristina et al. (2003) zeigen, dass sich die Anwesenheit von größeren Dichten an Grasfroschlарven im selben Wasserkörper verlängernd auf die Entwicklung der Springfroschlарven auswirkt. Es wird erwartet, dass sich größere Dichten an Grasfroschlарven negativ auf die Reproduktion des Springfrosches auswirken.

Springfrösche hängen ihre Laichballen charakteristisch einzeln an Röhricht oder Astchen auf (Günther 1996, Grossenbacher 1997a, Lippuner 2000, Hartel 2003), dies meist nur wenige Zentimeter unter der Wasseroberfläche, sodass die Gallerte dem Gewässergrund nicht aufliegt. Mangelt es an geeigneten Strukturen, werden viele Laichballen auf den Gewässerboden abgelegt. Solche Laichballen werden bei hoher Abundanz an Bergmolchen oftmals völlig leergefressen (Lippuner 2011) und sind häufiger von Schimmelpilzen befallen (Waringer-Löschenkohl 1991). Bergmolche sind in den meisten Springfroschgewässern im Untersuchungsgebiet häufig vertreten (Thiébaud & Dändliker 2008). Das Vorkommen von geeigneten Strukturen könnte relevant sein für eine erfolgreiche Reproduktion.

Im Gegensatz zum Grasfrosch meidet der Springfrosch kleinste Wasseransammlungen (Günther et al. 1996, Hachtel et al. 1997, Rohrbach & Kuhn 1997). In der Nordostschweiz sind die Meidung von kleinsten und die Bevorzugung von mittleren bis größeren Gewässern sehr augenscheinlich (Lippuner & Rohrbach 2009, Lippuner 2011). Es ist denkbar, dass es den Springfröschen in kleinen, seichten Gewässern an Möglichkeiten fehlt, um die Laichballen arttypisch aufzuhängen. Zudem dürfte die Gefahr stark erhöht sein, dass die sich im Vergleich zum Grasfrosch langsam entwickelnden Eier und Larven des Springfrosches in kleinsten Wasseransammlungen vertrocknen. Die Präsenz dürfte mitunter von der Gewässerfläche mitbestimmt werden.

Ich ging davon aus, dass die Faktoren Konnektivität, Besonnung, Aufhängstrukturen und Gewässerfläche die Präsenz des Springfrosches positiv beeinflussen. Negativ dürften die Faktoren Distanz zu Wald und Fische wirken. Die Faktoren Besonnung, Fische und Aufhängstrukturen dürften eine indirekte Wirkung auf die Präsenz haben (sie beeinflussen die Reproduktion direkt). Für die Reproduktion wurde eine positive Wirkung der Faktoren Besonnung und Aufhängstrukturen angenommen. Die Faktoren Fische und Grasfrosch dürften die Reproduktion des Springfrosches negativ beeinflussen.

Methoden

Datenanalyse und Parameter

Es wurden die Parameter Distanz zu Wald, Besonnung, Fische, Konnektivität, Gewässerfläche, Grasfrosch und Aufhängstrukturen untersucht. Mit ihnen sollten die Präsenz und Reproduktion erklärt werden (Tab. 1).

Die Konnektivität eines Gewässers i wurde berechnet mit der Formel

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

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

Tab. 1: Untersuchte Parameter mit Definitionen.

Studied parameters with definitions.

Variable	Abkürzung	Definition
Distanz zu Wald	DZW	Distanz (Luftlinie) zwischen Gewässer und Wald in Meter
Besonnung	BES	Proportion des zeitlichen und räumlichen Ausmaßes der Besonnung der Laichgewässer über den Tag in Prozent
Fische	FIS	Schätzung der Individuendichte in Relation zur Gewässerfläche
Konnektivität	KON	Kombinierter Effekt der Distanz zu den nächsten kolonisierten Gewässern und der Größe der darin lebenden lokalen Populationen
Gewässerfläche	GFL	Geschätzte Wasserfläche in m ²
Grasfrosch	GRF	Bestandsgröße, eingeteilt aufgrund gezählter Laichballen
Aufhängstrukturen	AFS	Proportion von Flächen mit Aufhängstrukturen für Laichballen bezogen auf gesamte Gewässerfläche

kolonisierten Gewässern und der Größe des Lebensraums der lokalen Population. Hier wurde für *Aj* die Populationsgröße eingesetzt, da die Größe des Lebensraums einer Population für Amphibien nicht klar definiert ist (Schmidt 2008). Nähere Angaben zu den übrigen Faktoren sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Die Datenanalyse erfolgte mit dem generalisierten linearen Modell (GLM; d. h. mit logistischen Regressionen) im Statistikprogramm R 2.8.0 (R Development Core Team 2008). Sowohl bei Präsenz als auch Reproduktion waren eine binomiale Fehlerverteilung und eine „logit link function“ erforderlich. Zuerst wurden bei beiden Analysen sämtliche in den Hypothesen miteinbezogenen Faktoren auf ihre statistische Signifikanz getestet. Ein p-Wert von < 0,05 gab die signifikanten Faktoren wieder. Zweitens erfolgte eine Selektion von Modellen mittels informationstheoretischen Methoden (Akaike's Information Criterion AIC, Burnham & Anderson 2002). Diese Methode steht entgegengesetzt zur „schwarz-weißen“ Sichtweise der ersten Methode (Tests von Nullhypotesen), wonach nur signifikante Variablen wichtig sind. Die Modellselektion führt zum stärksten Lebensraummodell, das auch nichtsignifikante Variablen beinhaltet kann und damit aufzeigt, dass auch diese einen wichtigen Einfluss haben können. Die Modellgüte nimmt mit zunehmendem AIC-Wert ab. Beispiele für Arbeiten mit Modellselektion sind Burnham & Anderson (2001), Burnham et al. (2011) und Anderson et al. (2000). Ähnliche die Herpetologie und Europa betreffende Arbeiten sind zum Beispiel Schmidt & Pellet (2005) oder Van Buskirk (2005).

Bei den Modellen zur Präsenz wurden Parameter mit direkter und indirekter Wirkung miteinbezogen. Eine indirekte Wirkung haben Parameter, die eine Reproduktion (Individualentwicklung bis Metamorphose) erlauben und sich so indirekt auch auf die Präsenz auswirken. Der Faktor GRF wurde nicht miteingebaut, weil der Grasfrosch in Gewässern des Springfrosches fast immer auch präsent ist. Es wurde davon ausgegangen, dass zwar eine Konkurrenz zwischen den beiden Arten besteht, diese aber nur bei der Reproduktion messbar ist.

Als erstes wurde jeweils ein globales Kandidatenmodell getestet, das alle Variablen enthält. Danach wurde Schritt für Schritt die jeweils schwächste Variable ausgeschlossen. Der Test von Modellen mit nur einer Kovariable erfolgte, um zu zeigen, wie die Beschreibungskraft eines einzelnen Faktors sein kann.

Untersuchungsgebiet und Datenaufnahme

Es wurden 138 Stillgewässer verteilt über den gesamten rund 245 km² (ohne Seefläche) messenden Kanton Genf untersucht. 47 waren Gewässer mit Präsenz, 30 davon waren Gewässer mit Reproduktion des Springfrosches. Bestimmt wurden Gewässer übersehen, die große Mehrheit wurde aber mit Sicherheit berücksichtigt. Es waren insgesamt 2–4 Besuche pro Gewässer erforderlich. Bei 1–3 Kontrollen im März während oder kurz nach der Laichzeit wurde nach Laich und Adulten gesucht. Dazu wurden die Gewässerufer abgeschriften, bei unübersichtlichen Gewässern flachere Zonen zudem mit Fischerstiefeln abgeschriften. Mindestens eine zusätzliche Begehung war im Juni erforderlich, um die Reproduktion mittels Keschern von Larven zu untersuchen. Als „reproduziert“ gilt der Nachweis von großen Larven kurz vor der Metamorphose.

Ergebnisse

Präsenz

In einem Modell mit allen Kovariablen waren Konnektivität (KON), Distanz zu Wald (DZW) und Gewässerfläche (GFL) statistisch signifikant. KON und GFL hatten einen positiven, DTW hatte einen negativen Effekt auf das Vorkommen des Springfrosches (Tab. 2).

Bei der Modellselektion ergaben sich drei Modelle von vergleichbarer Güte (KON+DZW+GFL+BES, KON+DZW+GFL+BES+FIS und KON+DZW+GFL) (Tab. 3, 4). Es zeigte sich, dass die Parameter KON, DZW und GFL viel wichtiger waren als alle anderen Parameter. Fehlte einer dieser drei Faktoren, fiel die Modellgüte (Differenz im AIC-Wert) deutlich ab, dies vor allem, wenn KON oder DZW entfernt wurden. Es ging auch hervor, dass die nicht signifikanten Parameter BES und FIS einen negativen Effekt auf die Präsenz des Springfrosches hatten. Bei alleinigem Test zeigte DZW den stärksten Einfluss.

Tab. 2: Test aller untersuchten Lebensraumparameter für die Präsenz des Springfrosches. Die Parameter Konnektivität, Distanz zu Wald und Gewässerfläche waren signifikant.

Test of the studied habitat parameters for the presence of the agile frog. The parameters connectivity, distance to wood, and pond surface were statistically significant.

Koeffizient	Schätzwert	Standardfehler	z Teststatistik	p(> z)
y-Achsenabschnitt	0,761	0,553	1,376	0,169
Besonnung	-0,750	0,499	-1,504	0,133
Distanz zu Wald	-1,284	0,504	-2,549	0,011
Fische	-0,486	0,388	-1,251	0,211
Aufhängstrukturen	0,066	0,329	0,199	0,842
Gewässerfläche	1,160	0,481	2,410	0,016
Konnektivität	2,153	0,748	2,878	0,004

Tab. 3: Zusammenfassung der Modellselektion für die Presenz (PRE) des Springfrosches. Das beste Modell beinhaltete die Kovariablen Konnektivität, Distanz zu Wald, Gewässerfläche und Besonnung.
 Summary of the model selection for the presence (PRE) of the agile frog. The best model included the parameters connectivity, distance to wood, pond surface, and exposure to sunlight.

Variablen	Modell	AIC
Konnektivität, Distanz Wald, Gewässerfläche, Besonnung	PRE~KON+DZW+GFL+BES	77,937
Konnektivität, Distanz Wald, Gewässerfläche, Besonnung, Fische	PRE~KON+DZW+GFL+BES+FIS	78,276
Konnektivität, Distanz Wald, Gewässerfläche	PRE~KON+DZW+GFL	78,375
Konnektivität, Distanz Wald, Gewässerfläche, Besonnung, Fische, Aufhängstrukturen	PRE~KON+DZW+GFL+BES+FIS+AFS	80,237
Konnektivität, Distanz zu Wald	PRE~KON+DZW	81,205
Distanz zu Wald, Gewässerfläche	PRE~DZW+GFL	88,467
Distanz zu Wald	PRE~DZW	91,851
Konnektivität	PRE~KON	97,304
Fischvorkommen	PRE~FIS	130,880
Aufhängstrukturen	PRE~AFS	130,830

Tab. 4: Schätzwerte der besten drei Modelle für die Präsenz (PRE).
 Estimates of coefficients of the three best models for the presence (PRE).

Koeffizient	Schätzwert	Standardfehler	z Teststatistik	p(> z)
Modell PRE~KON+DZW+GFL+BES				
y-Achsenabschnitt	0,723	0,544	1,328	0,184
Distanz zu Wald	-1,277	0,503	-2,537	0,011
Besonnung	-0,732	0,492	-1,490	0,136
Gewässerfläche	0,919	0,391	2,348	0,018
Konnektivität	2,172	0,723	3,002	0,003
Modell PRE~KON+DZW+GFL+BES+FIS				
y-Achsenabschnitt	0,758	0,554	1,367	0,171
Distanz zu Wald	-1,292	0,503	-2,569	0,010
Besonnung	-0,744	0,498	-1,494	0,135
Fische	-0,489	0,390	-1,254	0,210
Gewässerfläche	1,173	0,478	2,454	0,014
Konnektivität	2,158	0,749	2,883	0,004
Modell PRE~KON+DZW+GFL				
y-Achsenabschnitt	0,275	0,427	0,643	0,520
Distanz zu Wald	-1,678	0,466	-3,599	0,001
Gewässerfläche	0,674	0,326	2,066	0,039
Konnektivität	1,473	0,469	3,143	0,002

Reproduktion

In einem Modell mit allen Kovariablen war der Faktor Fische (FIS) signifikant. Der Faktor hatte einen negativen Effekt (Tab. 5).

Bei der Modellselektion erreichte das Modell FIS+BES die beste Güte. Darauf folgten FIS alleine und FIS+BES+GRF (Tab. 6, 7). FIS und GRF zeigten einen negativen, BES zeigte einen positiven Effekt. Die Variable FIS hatte den mit Abstand größten Einfluss, gefolgt von BES. Alle anderen Variablen hatten einen sehr bescheidenen Einfluss auf die Güte der verschiedenen Modelle.

Tab. 5: Test aller untersuchten Lebensraumparameter für die Reproduktion des Springfrosches. Der Parameter Fische war signifikant.

Test of the studied habitat parameters for the reproduction of the agile frog. The parameter fishes was statistically significant.

Koeffizient	Schätzwert	Standardfehler	z Teststatistik	p(> z)
y-Achsenabschnitt	0,540	0,594	0,908	0,364
Besonnung	0,915	0,547	1,672	0,095
Fische	-2,590	0,840	-3,084	0,002
Grasfrosch	-0,412	0,508	-0,811	0,417
Aufhängstrukturen	-0,075	0,552	-0,135	0,892

Tab. 6: Zusammenfassung der Modellselektion für die Reproduktion (REP) des Springfrosches. Das beste Modell beinhaltete die Kovariablen Fische und Besonnung.

Summary of the model selection for the reproduction (REP) oft the agile frog. The best model included the parameters fishes and exposure to sunlight.

Variablen	Modell	AIC
Fische, Besonnung	REP~FIS+BES	36,793
Fische	REP~FIS	37,888
Fische, Besonnung, Grasfrosch	REP~FIS+BES+GRF	38,095
Fische, Besonnung, Grasfrosch, Aufhängstrukturen	REP~FIS+BES+GRF+AFS	40,076
Besonnung	REP~BES	62,323
Grasfrosch	REP~GRF	64,740
Aufhängstrukturen	REP~AFS	65,593

Tab. 7: Schätzwerte der besten drei Modelle für die Reproduktion (REP).

Estimates of coefficients of the three best models for the reproduction (REP).

Koeffizient	Schätzwert	Standardfehler	z Teststatistik	p(> z)
Modell REP~FIS+BES				
y-Achsenabschnitt	0,495	0,565	0,876	0,381
Besonnung	0,877	0,537	1,634	0,102
Fische	-2,566	0,826	-3,106	0,002
Modell REP~FIS				
y-Achsenabschnitt	0,289	0,530	0,545	0,586
Fische	-2,586	0,837	-3,088	0,002
Modell REP~FIS+BES+GRF				
y-Achsenabschnitt	0,516	0,566	0,911	0,362
Besonnung	0,907	0,541	1,675	0,094
Fische	-2,610	0,834	-3,130	0,002
Grasfrosch	-0,422	0,502	-0,839	0,401

Diskussion

Lebensraummmodelle

Die Faktoren KON (+), DZW (-) und GFL (+) beschrieben die Präsenz des Springfrosches sehr viel besser als die übrigen Faktoren. Einen kleinen Einfluss hatten bei der Modellselektion auch die Faktoren BES (-) und FIS (-), beide Faktoren waren aber nicht signifikant. Auch der Faktor AST zeigte keinen signifikanten Einfluss und spiel-

te auch bei der Modellselektion kaum eine Rolle. Damit ein Vorkommen des Springfrosches erwartet werden kann, sollten die Gewässer also im oder in der Nähe von Wald liegen, nicht zu klein dimensioniert und in einer hohen Dichte vertreten sein, damit sich Metapopulationen bilden können.

Die Reproduktion wurde vor allem vom Faktor FIS (-), aber auch BES (+), bestimmt. Der Faktor BES war zwar nicht signifikant, er zeigte aber in den Modellen einen deutlich positiven Einfluss. Einen merklichen Einfluss der Faktoren GRF und AST ließ sich nicht nachweisen. Entscheidend für die Reproduktion ist also in erster Linie, dass in den Gewässern keine Fische vorkommen. Zudem wirkt eine Besonnung der Gewässer positiv.

Ökologische Relevanz der Lebensraumfaktoren

Eine Lage im oder in der Nähe von Wald ist entscheidend für die Präsenz des Springfrosches in Stillgewässern des Untersuchungsgebietes. Auch Lippuner & Rohrbach (2009), Lippuner (2011) und Hartel et al. (2010) zeigen eine negative Beziehung zwischen Vorkommen des Springfrosches und der Distanz zu Wald auf. Laut Lippuner & Rohrbach (2009) besiedelt der Springfrosch nur sehr selten Gewässer, die weiter als 200 m vom Wald entfernt liegen. Der Vorteil von Wald gegenüber offenem Land als Landlebensraum dürfte für den wärmeliebenden Springfrosch u. a. darin liegen, dass Wälder gegenüber Temperaturschwankungen stärker gepuffert sind (Schmider et al. 1993, Steiger 1993). Gut durchlichtete Waldbereiche und Lichtungen, in bzw. auf denen sich die Springfrösche konzentrieren (Ahlén 1997, Lippuner et al. 2001, Stümpel & Grosse 2005), wärmen sich tags zwar stark auf, kühlen aber abends, wenn die Tiere aktiv sind, im Vergleich zum Offenland weniger aus. Daher dürfte der Springfrosch hier die idealen klein- oder mikroklimatischen Bedingungen vorfinden. Warum sich Springfrösche für die Fortpflanzung kurzzeitig nicht weiter vom Wald entfernen, wie es andere Frühläichende Amphibienarten, die jedoch weniger eng an Wald gebunden sind, tun, ist unklar. Gewässer außerhalb von Wald sind bei uns in der Regel von Äckern und eher intensiv bewirtschafteten Wiesen umgeben, wo das Angebot an Versteckmöglichkeiten gering und die Gefahr geräubert oder vergiftet zu werden oder zu vertrocknen groß ist (Schneeweiss & Schneeweiss 1997, Davidson et al. 2002, Becker et al. 2007). Eine geringe Distanz zwischen Laichgewässer und Wald ermöglicht demnach, Gefahren zu reduzieren. Dies dürfte für Juvenile noch stärker ins Gewicht fallen als für Adulter. Verschiedene Modellierungsstudien zeigen im Übrigen, dass sich eine Veränderung in der Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungtiere stärker auf die Populationsdynamik auswirkt als eine gleich große Veränderung in der Überlebenswahrscheinlichkeit der Adulter oder Larven (Vonesh & De la Cruz 2002, Patrick et al. 2008, Di Minin & Griffiths 2011, Schmidt 2011). Möglicherweise kommt der Springfrosch mit den Wanderbedingungen im Offenland weniger gut zu recht wie andere Frühläicher, und ihm fehlt ein Populationsteil, der im Offenland um die Gewässer lebt.

Zusammen mit der Distanz zu Wald war die Konnektivität entscheidend für die Präsenz des Springfrosches. Dieser Befund spricht dafür, dass der Springfrosch sich im Sinne der Metapopulations-Theorie (Hanski 1989, 1991, Hanski & Grillenberg 1993) verhält. Dafür sprechen auch das Resultate von Zanini et al. (2008) und Lippuner

(2011) aus dem nordostschweizerischen Verbreitungsareal des Springfrosches. Es ist anzunehmen, dass ein bedeutender Teil an Tieren sich mit anderen lokalen Populationen austauscht und neu entstandene Gewässer oder bestehende leere Lebensräume (Metapopulationsabsenzen, Kadmon & Pulliam 1993, 1995, Hanski et al. 1994, Pulliam 2000, Holt 2009) kolonisiert. Die große Mehrheit der Tiere einer Population zeigt aber bei konstanten Lebensraumbedingungen eine deutlich ausgeprägte Laichplatztreue (Blab 1982, 1986). Das Resultat zur Konnektivität passt ökologisch zum Verbreitungsbild des Springfrosches in Mitteleuropa, das mehrheitlich aus kleineren disjunkten Teilarealen (Gasc 1997, Grossenbacher 1997a) mit einer hohen Dichte an lokalen Populationen besteht (Lippuner 2000, 2011).

Die Besonnung war zwar weder bei Präsenz noch bei Reproduktion signifikant. Sie hatte aber vor allem bei der Reproduktion einen deutlichen Einfluss auf die Güte der Modelle. Die Besonnung bewirkt eine Erwärmung des Wassers in den Laichgebieten. Warme Verhältnisse ermöglichen eine raschere Entwicklung und reduzieren den Zeitraum, während dem die Eier und Larven Prädation sowie Konkurrenz ausgesetzt sind. Demnach dürfte eine relativ hohe Wassertemperatur wichtig sein, weil die Individualentwicklung des Springfrosches, etwa im Vergleich zum Grasfrosch, langsam vor sich geht und (nahrungs- sowie) temperaturabhängig ist. Dem ist anzufügen, dass Springfroschweibchen vergleichsweise wenige Eier produzieren (Günther 1996). Die leicht negative Wirkung der Besonnung auf die Präsenz dürfte methodische Ursachen haben (Eigenbrod et al. 2011) und lediglich Ausdruck der häufigeren Beschattung der Waldgewässer gegenüber den Gewässern des Offenlandes sein, die für den Springfrosch oft zu weit von Wald entfernt liegen. Die Differenzierung infolge der zusätzlichen Untersuchung der Reproduktion zeigt, dass eine teilweise Besonnung der Waldgewässer für eine Springfroschpopulation wichtig ist. Es werden zwar besonnte und schattige Gewässer besiedelt, Reproduktion findet aber häufiger in besonnten Gewässern statt. Umso wärmer das Klima in einer Region ist, desto stärker dürfte der Faktor Besonnung in den Hintergrund treten. So zeigt beispielsweise eine ähnliche Lebensraumanalyse für die Präsenz des Springfrosches in der, verglichen mit dem Kanton Genf, etwas kühleren Nordostschweiz signifikant positive Werte für die Besonnung (Lippuner & Rohrbach 2007).

Für die Reproduktion war das Fehlen von Fischen entscheidend. Springfroschlarven dürften vor allem während der frühen larvalen Entwicklungsstadien sowohl physiologisch als auch ethologisch schlecht vor Fischen geschützt sein. Ältere Larven leben vergleichsweise unauffällig und oftmals versteckt in der Vegetation oder im Falllaub (Bühler et al. 2007), was eine gewisse Toleranz gegenüber Fischbeständen erwarten ließe. Zudem zeigen ältere Larven eine hohe phänologische Plastizität (Van Buskirk & Arioli 2005). Eine grundsätzlich geringe Toleranz gegenüber Fischbeständen beschreiben auch Günther et al. (1996), Kuhn et al. (1997) und Laufer et al. (1997).

Der Parameter Grasfrosch zeigte entgegen der Annahmen bei keiner Analyse einen relevanten Einfluss. Es konnten also keine Hinweise auf interspezifische Konkurrenz festgestellt werden. Dies erstaunt, denn beide Arten sind sich phänologisch sehr ähnlich und weisen stark überlappende ökologische Nischen auf. Bei Experimenten von Cristina et al. (2003) in „artificial ponds“ (Semlitsch 1993) zeigen beide Arten klare Reaktionen auf syntopes Vorkommen, d. h. auf die Aufzucht von Larven beider Arten

im selben Wasserkörper. Der Grasfrosch reagierte bereits bei geringen Dichten an Springfroschlarven mit einem reduzierten Körpergewicht bei der Metamorphose. Bei höheren Dichten verkürzte sich zudem die Entwicklungszeit. Der Springfrosch reagierte nur bei höheren Dichten an Grasfroschlarven. Die Konkurrenz wirkte dann verlängernd auf die Entwicklungszeit, die Körpergewichte der Juvenilen waren höher als bei der Aufzucht ohne Grasfroschlarven. Alle Unterschiede waren statistisch signifikant. Im Freiland dürften die Larvendichten, die beim Springfrosch Konkurrenzscheinungen hervorrufen, oft nicht erreicht werden. Werden sie erreicht, wäre es denkbar, dass die Nachteile (Larven sind länger aquatischen Prädatoren ausgesetzt) teils durch das höhere Körpergewicht (und damit die höhere Körpergröße) wettgemacht werden.

Der Parameter Aufhängstrukturen war bei keiner Analyse signifikant. Die ökologische Relevanz dürfte gegeben sein, aber die hier angewandte Methodik eignete sich nicht, sie nachzuweisen (Eigenbrod et al. 2011). Es lässt sich leicht beobachten, dass Laichballen, die am Grund abgelegt werden, viel häufiger von Bergmolchen leergefressen werden als Laichballen, die charakteristisch aufgehängt sind. Das Aufhängen der Laichballen wird daher als Schutz vor Prädatoren gedeutet. Waringer-Löschenkohl (1991) zeigte zudem, dass aufgehängte Laichballen deutlich weniger mit Schimmelpilzen infiziert waren als auf dem Gewässergrund liegende, dies eventuell aufgrund besserer Sauerstoffversorgung.

Der Springfrosch scheint mittlere und größere Amphibiengewässer gegenüber Kleinstgewässern zu bevorzugen. Insbesondere Gewässer, die kleiner sind als 100 m², waren selten besiedelt. Auch in der Nordostschweiz waren es tendenziell die Amphibiengewässer mit Wasserflächen über 100 m², die Vorkommen des Springfrosches aufwiesen (Lippuner & Rohrbach 2009, Lippuner 2011). Eventuell meiden Springfrösche Kleinstgewässer, weil sie in vielen Fällen rasch austrocknen und vertikal zu wenig Platz aufweisen, um die Laichballen arttypisch aufzuhängen. Da sich die Eier und Larven im Vergleich zum Grasfrosch langsam entwickeln, können kurzzeitig wasserführende Lebensräume vom Springfrosch nur sehr beschränkt genutzt werden.

Fazit

Der Springfrosch findet sich in Gewässern, die innerhalb oder in der Nähe von Wald liegen, nicht zu klein dimensioniert sind und in einer hohen Dichte vorkommen. Reproduktion findet statt, wenn die Gewässer keine Fische aufweisen und tendenziell sonnig sind. Um den Springfrosch demnach nachhaltig und umfassend zu fördern, müssen fischfreie, nicht zu kleine Stillgewässer im oder in der Nähe von Wald und in hoher Dichte angelegt werden. Eine teilweise Besonnung ist von Vorteil. Das Fehlen von Fischen ist längerfristig am einfachsten zu erreichen, indem die Gewässer so angelegt werden, dass sie ab und zu austrocknen können. Austrocknende Gewässer sind generell von Vorteil für die seltenen Amphibienarten im Untersuchungsgebiet.

Dank

Gottlieb Dändliker von der Direction Générale de la Nature et du Paysage (DGNP) des Kantons Genf danke ich für die tolle Zusammenarbeit und Monika Hachtel für die Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- Anderson, D. R., K. P. Burnham & W. L. Thompson (2000): Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. – *Journal of Wildlife Management* 64: 912–923.
- Ahlén, I. (1997): Distribution and habitats of *Rana dalmatina* in Sweden. – *Rana, Sonderheft* 2: 127–142.
- Becker, C. G., C. R. Fonseca & C. F. B. Haddad (2007): Habitat split and the global decline of amphibians. – *Science* 318: 1775–1777.
- Blab, J. (1982): Zur Wanderdynamik der Frösche des Kottenforstes bei Bonn – Bilanz der jahreszeitlichen Einbindung. – *Salamandra* 18: 9–28.
- Blab, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. – Greven (Kilda).
- Bühler C., H. Cigler & M. Lippuner (2007): Amphibienlarven – Bestimmung. – *Fauna Helvetica* 17: 1–32.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson (2001): Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. – *Wildlife Research* 28: 111–119.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson (2002): Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach. 2nd ed. – New York (Springer).
- Cristina, L., D. Meyer & M. Rogg (2003): Grasfrosch (*Rana temporaria*) und Springfrosch (*Rana dalmatina*): Inner- und zwischenartliche Konkurrenz der Larven in syntopen Laichgewässern? – Maturaarbeit Kantonsschule Schaffhausen, unveröff.
- Davidson, C., H. B. Shaffer & M. R. Jennings (2002): Spatial tests of the pesticide drift, habitat destruction, UV-B, and climate-change hypotheses for California amphibian declines. – *Conservation Biology* 16: 1588–1601.
- Di Minin, E. & R. A. Griffiths (2011): Viability analysis of a threatened amphibian population: modeling the past, present and future. – *Ecography* 34: 162–169.
- Eigenbrod, F., S. J. Hecnar & L. Fahrig (2011): Sub-optimal study design has major impacts of landscape-scale inference. – *Biological Conservation* 144: 298–305.
- Fog, K. (1997): Zur Verbreitung des Springfrosches in Dänemark. – *Rana, Sonderheft* 2: 23–34.
- Gasc, J.-P. (ed.) (1997): *Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe*. – Paris (Societas Europaea Herpetologica).
- Geisselman, B., R. Flindt & H. Hemmer (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Arten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte. – *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik und Ökologie der Tiere* 98: 521–568.
- Gollmann, G. (2007): Rote Liste der in Österreich gefährdeten Lurche (Amphibia) und Kriechtiere (Reptilia). In: Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft (Hrsg.): *Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs, Teil 2: Kriechtiere, Lurche, Fische, Nachtfalter, Weichtiere*. – Wien (Böhlau).
- Grossenbacher, K. (1988): *Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz*. – Basel (Schweizerischer Bund für Naturschutz).
- Grossenbacher, K. (1997a): Zur Morphologie und Verbreitung von *Rana dalmatina* in Europa. – *Rana, Sonderheft* 2: 4–12.
- Grossenbacher, K. (1997b): Der Springfrosch *Rana dalmatina* in der Schweiz. – *Rana, Sonderheft* 2: 59–65.
- 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).

- Hachtel, 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.
- Hanski, I. (1989): Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? – Trends in Ecology and Evolution 4: 113–114.
- Hanski, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In: Gilpin, M. E. & I. Hanski (eds.): Metapopulation Dynamics: 17–38. – London (Academic Press).
- Hanski, I. & M. Gyllenberg (1993): Two general metapopulation models and the core-satellite hypothesis. – American Naturalist 142: 17–41.
- Hanski, I., M. Kuussari & M. Nieminen (1994): Metapopulation structure and migration in the butterfly (*Melitea cinxia*). – Ecology 75: 747–762.
- Hartel, T. (2003): The breeding biology of the frog *Rana dalmatina* in Tarnava Mare valley, Romania. – Russian Journal of Herpetology 10: 169–175.
- Hartel, T., S. Nemes, D. Cogălniceanu, K. Öllerer, C. I. Moga, D. Lesbarrères & L. Demeter (2009): Pond and landscape determinants of *Rana dalmatina* population in a Romanian rural landscape. – Acta Oecologica 35: 53–59.
- Holt, R. D. (2009): Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. – PNAS 106: 19659–19665.
- Kadmon, R. & H. R. Pulliam (1993): Island biogeography: Effects of geographical isolation on species composition. – Ecology 74: 977–981.
- Kadmon, R. & H. R. Pulliam (1995): Effects of isolation, logging, and dispersal on woody-species richness of islands. – Vegetatio 4: 1–7.
- Kuhn, J., F. Gnoth-Austen, H.-J. Gruber, E. Krach, J. H. Reichholz & B. Schäffler (1997): Verbreitung, Lebensräume und Bestandssituation des Springfroschs (*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.
- Kühnel, K.-D., A. Geiger, H. Laufer, R. Podloucky & M. Schlüpmann (2009): Rote Liste und Gesamtartenliste der Lurche (Amphibia) und Kriechtiere (Reptilia) Deutschlands [Stand Dezember 2008]. – Naturschutz und biologische Vielfalt 70: 3–28.
- Laufer, H., K. Fritz & P. Sowig (1997): Verbreitung und Bestandssituation des Springfrosches (*Rana dalmatina*) in Baden-Württemberg. – Rana, Sonderheft 2: 117–126.
- 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. (2000): Der Springfrosch (*Rana dalmatina* Bonaparte, 1940) – ein neues Faunenelement der Kantone Thurgau und Zürich. – Mitteilungen der thurgauischen naturforschenden Gesellschaft 56: 89–110.
- Lippuner, M. (2011): Describing the Ecological Niche of *Rana dalmatina* Considering Metapopulation Theory and Source-sink model. – Master-Thesis Universität Zürich.
- 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). – Hausarbeit Hochschule für Technik Rapperswil, unveröff.
- Lippuner, M. & T. Rohrbach (2009): Ökologie des Springfrosches (*Rana dalmatina*) im westlichen Bodenseeraum. – Zeitschrift für Feldherpetologie 16: 11–44.
- Patrick, D. A., E. B. Harper, L. Malcolm, L. Hunter Jr. & A. J. K. Calhoun (2008): Terrestrial habitat selection and strong density-dependent mortality in recently metamorphosed amphibians. – Ecology 89: 2563–2574.
- Podloucky, R. (1997): Verbreitung und Bestandssituation des Springfrosches in Niedersachsen. – Rana, Sonderheft 2: 71–82.
- Prugh, L. R. (2009): An evaluation of patch connectivity measures. – Ecological Applications 19: 1300–1310.

- Pulliam, H. R. (2000): On the relationship between nice and distribution. – *Ecology Letters* 3: 349–361.
- R Development Core Team (2008): R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- Rohrbach, T. & J. Kuhn (1997): Der Springfrosch (*Rana dalmatina*) im westlichen Bodenseeraum 1994–1996: Verbreitung – Bestände – Laichgewässer. – *Rana, Sonderheft* 2: 251–261.
- Royle, J. A., J. D. Nichols & M. Kéry (2005): Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. – *Oikos* 110: 353–359.
- Schmidler, P., M. Küper, B. Tschander & B. Käser (1994): Die Waldstandorte im Kanton Zürich. – Zürich (Vdf Hochschulverlag).
- Schmidt, B. R. & J. Pellet (2005): Relative importance of population processes and habitat characteristics in determining site occupancy of two anuran species. – *Journal of Wildlife Management* 63: 884–893.
- Schmidt, B. R. (2011): Die Bedeutung der Jungtiere für die Populationsdynamik von Amphibien. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 18: 129–136.
- Schmidt, B. R. & S. Zumbach (2005): Rote Liste der gefährdeten Amphibien der Schweiz. – Bern (BUWAL & KARCH).
- Schneeweiss, N. & U. Schneeweiss (1997): Amphibienverluste infolge mineralischer Düngung auf Ackerflächen. – *Salamandra* 33: 1–8.
- Semlitsch, R. D. (1993): Asymmetric competition in mixed populations of tadpoles of the hydrogeometric *Rana esculenta* complex. – *Evolution* 47: 510–519.
- 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.
- Steiger, P. (1993): Wälder der Schweiz – Vielfalt der Waldgesellschaften in der Schweiz. – Thun (Ott).
- Stümpel, N. & W.-R. Grosse (2005): Phänologie, Aktivität und Wachstum von Springfröschen (*Rana dalmatina*) in unterschiedlichen Sommerlebensräumen in Südstaniedersachsen. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 12: 71–99.
- Thiébaud, J. & G. Dändliker (2008): Sites de reproduction de batraciens d’importance nationale du canton de Genève. Etat des populations en 2008, description et gestion des sites. – Genève (Direction Générale de la Nature et du Paysage DGNP).
- Van Buskirk, J. (2005): Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. – *Ecology* 86: 1936–1947.
- Van Buskirk, J. & M. Arioli (2005): Habitat specialization and adaptive phenotypic divergence of anuran populations. – *Journal of Evolutionary Biology* 18: 596–608.
- Vonesh, J. R. & O. De la Cruz (2002): Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. – *Oecologia* 133: 325–333.
- 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.
- Waringer-Löschenkohl, A. (1991): Breeding ecology of *Rana dalmatina* in lower Austria: a 7-years study. – *Alytes* 9: 121–134.
- Zanini, F., J. Pellet & B. R. Schmidt (2008): The transferability of distribution models across regions: an amphibian case study. – *Diversity and Distributions* 15: 469–480.