

Wechselkröten

unter Berücksichtigung von

Bufo viridis viridis Laurenti, 1768; *Bufo variabilis* (Pallas, 1769);
Bufo boulengeri Lataste, 1879; *Bufo balearicus* Böttger, 1880
und *Bufo siculus* Stöck, Sicilia, Belfiore, Lo Brutto,
Lo Valvo und Arculeo, 2008

Von

MATTHIAS STÖCK, PETR ROTH, RICHARD PODLOUCKY und KURT GROSSENBACHER

Einführung. Die Verwandtschaft der Wechselkröten (traditionell *Bufo viridis*; *Bufo viridis* Untergruppe /subgroup/ sensu Stöck et al. 2006; siehe „Phylogenetische Verwandtschaft, S. 438.) umfasst eine monophyletische, westpaläarktische Radiation von Steppen und Waldsteppen bewohnenden Bufoniden, deren morphologische Diversität zwar früh zur Beschreibung zahlreicher Arten, Unterarten und Farbvarianten einlud, deren individuelle Zeichnungsmuster-Mannigfaltigkeit sie jedoch zugleich weitgehend einer bequemen Klassifizierung entzog. Dies führte schließlich zur Synonymisierung der meisten, durch klassische Taxonomen geprägten Namen (vgl. z.B. *variabilis*, *boulengeri*, *balearicus*). Erst die Anwendung molekularphylogenetischer Methoden half, die phylogenetische Divergenz zu beurteilen oder zu entdecken (z.B. *siculus*). Dieses Kapitel entstand in einer Phase des Umbruchs: Molekulare Gruppen, die sich auch geographisch zuordnen lassen, bedürfen noch der Begleitforschung unter Einbeziehung „klassischer“ Klassifizierungsmethoden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich molekular klassifizierbare Gruppen auch morphologisch und autökologisch differenzieren lassen. Da wir die einzelnen Formen in unterschiedlichen zeitlichen Stadien ihrer Evolution antreffen („junge“ und „alte“ Taxa), bleibt zudem zu überprüfen, in welchen Arealbereichen sie sich sekundär begegnen, möglicherweise hybridisieren, dabei klassische Hybridzonen ausbilden (mit klaren genetischen Barrieren, Inkompatibilitäten und ohne vollständige sekundäre Verschmelzung) oder doch vollständig wieder ineinander aufgehen, dann also keine Arten oder Unterarten darstellen. Die Bearbeitung solcher Fragen steht im

Untersuchungsgebiet vor allem für die Formen *B. viridis viridis* (nachfolgend: *B. v. viridis*) in Relation zu *variabilis* aus, während aufgrund reziproker Monophylie an mitochondrialen und Kerngenen *B. balearicus* als klar eigenständige Art angesehen werden kann. Trotzdem werden die revalidierten oder neu beschriebenen Taxa *variabilis*, *balearicus*, *boulengeri*, und *siculus* hier nicht als eigenständige Arten mit eigenem Kapitel, sondern innerhalb des vorliegenden Kapitels behandelt. Teilweise ist die systematische Position der einzelnen Taxa (Art oder Unterart) noch unklar; auch sind bislang nur vereinzelt differenzierende Charakteristika im Bezug auf ihre Biologie im allgemeinen untersucht, so dass eine detaillierte, separate Darstellung noch nicht möglich bzw. nicht sinnvoll erscheint.

Wo immer aufgrund publizierter oder unveröffentlichter phylogeographischer Daten möglich, werden in eckigen Klammern [...] die Namen der nunmehr (meist im Nachhinein) identifizierten oder vermuteten evolutionären Linien bzw. Arten eingefügt, um die Arbeiten in den phylogenetischen Kontext zu stellen.

Abweichend von der bereits verbreiteten Praxis, den von FROST et al. (2006) vorgeschlagenen Gattungsnamen *Pseudepidalea* zu verwenden, bleiben wir auch vorläufig beim Gattungsnamen *Bufo*, da der neue Name (*Pseudepidalea*) ohne jegliche neue Daten eingeführt wurde und u.a. seine Anwendung, beispielsweise auf die Mongolische Wüstenkröte (*B. raddei*, eine naher Verwandter von *Bufo calamita*, nach FROST et al. (2006) *Epidalea calamita*), sehr problematisch erscheint.

Zur Erklärung des deutschen Namens Wechselkröte bieten sich zwei Möglichkeiten an: das wechselnde Fleckenmuster der Oberseite oder der durch physiologischen Farbwechsel mögliche unterschiedliche Gesamteindruck der Färbung (hell bis düster); die zweite Erklärungsmöglichkeit dürfte die wahrscheinlichere sein. Neben der Bezeichnung Wechselkröte wurde und wird die Art häufig auch als Grüne Kröte bezeichnet, ein Name, der sich auf die grünen Flecken der Oberseite bezieht (vgl. *viridis* = grün, smaragdfarben) (GÜNTHER und PODLOUCKY 1996).

Diagnose. Die Kopf-Rumpf-Länge beträgt bei den diploiden Formen maximal 120 mm. Die Haut ist glatt, mit rundlichen, oft rötlichen Warzen auf der Rückenseite, die bei den Männchen während der Paarungszeit sandpapierartige spitzen aufweisen können. Die Parotiden sind deutlich entwickelt und von länglicher Form. Die Körperoberseite ist mit großen grünen bis olivfarbenen Flecken bedeckt, die individuelle Zeichnungsmuster bilden. Der Bauch ist weißlich oder weiß-gelblich gefärbt, manchmal mit schwarzen oder grünen Flecken. Die Hinterbeine sind relativ kurz.

Beschreibung. Maße und äußere Merkmale: Die Körperform ist leicht gedrunken; der Kopf ist kurz und breit, breiter als lang. Die Schnauze ist kurz und stumpf, nicht konisch wie bei der Kreuzkröte (*B. calamita*) und der Mongolischen Wüstenkröte (*B. raddei*); die Nasenlöcher sind halb so weit von-

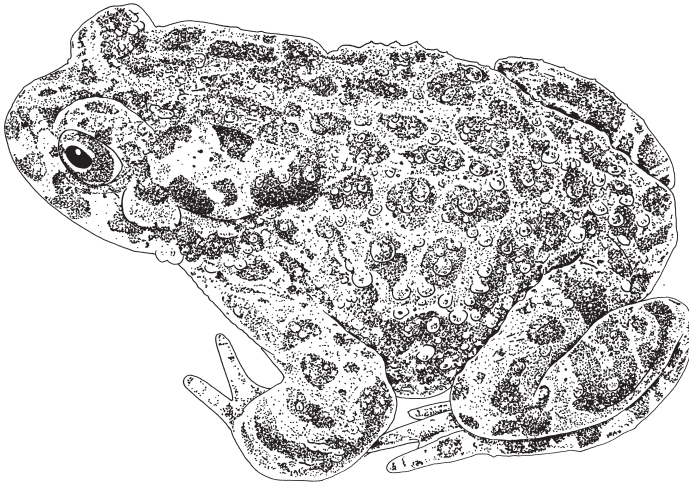


Abb. 52: *Bufo balearicus* (von Korsika). Zeichnung Paul Veenvliet.

einander entfernt wie die Entfernung zwischen Schnauzenspitze und vorderem Augenwinkel, beziehungsweise sind etwas weiter vom Auge gelegen. Die Augen sind groß, hervortretend, die Pupille rundlich, aber horizontal-oval. Die Iris ist metallisch grün-gelb, die Interorbitaldistanz entspricht der Breite des oberen Augenlids oder bleibt etwas schmaler. Das Tympanum ist klein, sein Durchmesser beträgt etwa die Hälfte des Augendurchmessers. Die Kiefer sind zahnlos, die Extremitäten kurz, die Finger kurz und stumpf, der erste länger als der zweite. Während der Paarungszeit sind bei den Männchen die Innenseiten des 1. bis 3. Fingers mit rauen, dunkelbraunen oder schwärzlichen Brunftschwielen bedeckt. Auf der Handfläche befinden sich zwei auffällige größere Höcker. Die Höcker unter den Fingergelenken (Metatarsaltuberkel) sind meist einfach, mitunter finden sich zweilappige Ausprägungen. Die Hinterextremitäten sind etwas länger als die Vorderbeine, das Schienbein ist fast so lang wie der Oberschenkel. Wird die Hinterextremität nach vorne gebogen („Fersenprobe“), erreicht die Ferse bei Männchen den vorderen, bei Weibchen den hinteren Augenwinkel. Werden die angewinkelten Beine so gehalten, dass die Mittelfüße hinter dem After parallel zueinander und zugleich parallel zur Körperlängsachse zu liegen kommen, so berühren sich die Fersengelenke kaum. Die Zehen sind mittellang, bei Weibchen bis zur Hälfte, bei Männchen bis zu drei Vierteln mit Schwimmhäuten verbunden; Subartikultuberkel sind meist einfach ausgebildet. Der Callus internus ist oval und erhaben. Die Haut ist bei den Weibchen weniger warzig und körnig, kann aber bei den Männchen, besonders denen der asiatischen

Formen, sandpapierartig rau sein. Beiderseits des Kopfes befinden sich deutlich ausgeprägte Parotiden, deren Hinterende gewöhnlich gerundet ist. Die Rücken- seite ist gräulich oder gelbweiß, manchmal graurosa bis stellenweise nahezu ziegelrot-orange, mit hell- oder dunkelgrünen, braungrünen oder schwarzgrünen, oft schwarz begrenzten Flecken, die häufig zu einer Art Tarnfärbung („Camouflage“) verschmelzen. Am Rücken befinden sich stellenweise punktförmige Drüsen, die vor allem bei Männchen verhornte, dunkle Spitzen aufweisen können. Die Bauchseite ist weiß bis schmutzig-weiß, zeigt manchmal einige dunkle Tüpfel oder deutliche dunkle graue bis schwarze Flecken, die etwa den Augendurchmesser erreichen, selten größer werden und mitunter dem Grün der Rückenzeichnung nahe kommen.

Die Körperlänge bei geschlechtsreifen Exemplaren liegt in der Regel zwischen 50 und 80 mm (DELY 1967). WERNER (1897) gibt die Körperlänge für Dalmatien und Istrien ausnahmsweise bis 90 mm an, sie erreicht gewöhnlich aber nicht mehr als 80 mm. OPATRŇY (1974) meldet für Wechselkröten aus Tschechien maximale Körperlängen von 82 mm bei Männchen und 83 mm bei Weibchen; Mittelwerte bei Männchen ($n = 48$) 64,81 mm und 68,98 mm bei Weibchen ($n = 30$). Mit dem vorigen Autor übereinstimmend gibt OPATRŇY (1974) als Minimumkörperlänge bei erwachsenen Tieren 50 mm an. CASTELLANO und GIACOMA (1998) sowie GIACOMA (1999) listen die Körperlängen einer ganzen Serie von Populationen aus Italien und Moldavien auf: die Mittelwerte der Männchen bewegen sich zwischen 57,9 und 83,5 mm (Maximalwert 92,9 mm), die Mittelwerte der Weibchen liegen zwischen 60,3 und 87,4 mm (Maximalwert 102,6 mm). Die Spitzenwerte wurden in Portoscuso im Süden Sardinien gefunden [*balearicus*]. Auch TIEDEMANN (1978) beschrieb aus Nordsardinien ein großes Exemplar [*B. balearicus*] mit einer Körperlänge von 98 mm.

Interessant sind die Ergebnisse von JØRGENSEN (1983), der das Wachstum der Männchen ($n = 6$) von der Metamorphose bis zum Alter von 22 Monaten verfolgte. In diesem Zeitraum erreichten die Kröten eine Körperlänge von über 60 mm, wobei sie eine Länge von 50 mm bereits im April des ersten Jahres nach der Metamorphose überschritten. Der Autor stellte, ähnlich wie OPATRŇY (1974), eine deutliche Korrelation zwischen Körperlänge und -masse fest. ROTH (1983) berichtete von einem ungewöhnlich großen Männchen der Nominatform aus der Slowakei mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 100 mm. HEMMER et al. (1978) beschrieben zwei Weibchen aus Duschambe und Robati-Qarabil mit einer Körperlänge von 90 bzw. 95 mm; nach dem heutigen Kenntnisstand kann man vermuten, dass es sich um *B. turanensis* handelt. Zur selben Form sollte auch ein von ANNAKULIEVA (1974) gefundenes Weibchen aus Turkmenistan mit einer Körperlänge von 117 mm gehören. Die Ermittlung der durchschnittlichen Körperlänge ist bei Wechselkröten aus vielen Gründen schwierig; die Männchen sind stets kleiner als die Weibchen. Aufgrund ihres lebenslangen Wachstums (zudem mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten

bis nach Erreichen der Geschlechtsreife – vgl. KANEP 1963, JØRGENSEN 1983), kann sich in einer Stichprobe eine Überzahl großer Männchen gegenüber einer anderen Probe eines anderen Autors mit kleinen Weibchen „entstellend“ auf die Statistik auswirken. Triploide und tetraploide Formen östlich des Kaspischen Meeres sind morphometrisch mittels multivariater Verfahren von den diploiden unterscheidbar (STÖCK 1997, CASTELLANO et al. 1998, STÖCK et al. 1999).

Zu den auffälligsten Merkmalen der Wechselkröten gehören Färbung und Zeichnungsmuster. Der warzenreiche Rücken ist auf hell cremefarbenem bis grünlichem „Grund“ hellgrün bis dunkelgrün gemustert. In der Regel tritt kein Rückenstreifen auf. Relativ oft bilden die Rückenflecken Dorsalbänder, zwischen denen der hellere „Untergrund“ hervortritt; so entsteht der Eindruck, dass es sich um eine Streifung handelt. Eine solche zeichnet in Europa manche der sizilianischen Individuen aus (CAMERANO 1884) und gilt als charakteristisch für eine endemische Form aus Sizilien, die als neue Art *Bufo siculus* beschrieben wurde (STÖCK et al. 2008). Sofern bei Wechselkröten in Mitteleuropa helle Rückenstreifen auftreten (d.h. eine dünne Linie in der Rückenmitte, die, abweichend vom „Untergrund“, meist gelb oder weißlich gefärbt ist, ähnlich *B. calamita*), besteht nach BRAUER (1991) der Verdacht, dass es sich um einen Artbastard zwischen Wechsel- und Kreuzkröte handeln könnte, allerdings fehlen hierzu jegliche genetische Überprüfungen. Da auch im Ostteil des Areals, aus Mittelasien und dem Iran gelbliche Dorsalstreifen von Wechselkröten bekannt sind (EISELT und SCHMIDTLER 1973, STÖCK 1997), insbesondere bei Männchen von *B. turanensis*, und zudem bei phylogenetisch älteren (STÖCK et al. 2006) Formen aus Nordafrika und auf Sizilien eine Tendenz zur Ausprägung eines Rückenstreifens besteht, hier jedoch keine Kreuzkröten vorkommen, ist es wahrscheinlich, dass die Streifen vielmehr zum ancestralen Merkmalskomplex der Wechselkrötenverwandtschaft zählen.

Die Färbung der Rückenflecken variiert und kann grün, smaragdgrün, graugrün, oliv, bräunlich bis dunkelgrau sein. Schon SCHREIBER (1912) beobachtete in seltenen Fällen, speziell bei südeuropäischen Exemplaren, eine rosarote Färbung und zahlreiche rote Flecken und Punkte auf der gesamten Körperoberseite, besonders an Augenlidern und Parotiden. LANZA und CANESTRELLI (2002) haben ein adultes Weibchen mit dieser Färbung an der adriatischen Küste in Kroatien gefunden. ROTH und BRAUER (1986) untersuchten eine größere Serie konservierter ebenso wie lebender Wechselkröten aus Zypern, die häufig einen rosenholzfarbenen bis hellroten Untergrund besaßen. Die Variation des Zeichnungsmusters der zypriotischen Kröten ist im Allgemeinen sehr hoch, und die Tiere unterscheiden sich von denen des europäischen Festlandes sowie anderer Mittelmeerinseln wesentlich. Sie sind allerdings, auf der Basis mitochondrialer DNA, phylogenetisch eng mit den Formen aus Anatolien und der Levante verwandt (STÖCK et al. 2006, vgl. auch BAIER et al. im Druck).

Das Zeichnungsmuster der Körperoberseite und seine Variationen wurden ausführlich von BRAUER und ROTH (1984) beschrieben. Trotz großer Variabilität ist ein „Grundmuster“ zu erkennen. Am Kopf befinden sich paarige Nasalstreifen, im Stirnbereich ein Frontalfleck, die Augenlider sind durch Interorbitalwinkel verbunden; in der Nackenregion befindet sich – unterschiedlich ausgeprägt – ein sogenanntes „Nacken-X“, manchmal mit paarigem Parotoidenband verschmolzen, das auch einzeln auftreten kann. Aus lateraler Sicht treten an der Oberlippe bis zum Tympanum eine Reihe kleinerer Flecken (6–7) auf. Dorsal sind die Flecken in der Regel in zwei Medialreihen, zwei Lateralbögen und zwei Seitenreihen angeordnet. Anhand dieses Grundmusters und seiner Variationen schlugen die letztgenannten Autoren ebenso wie bereits EISELT und SCHMIDTLER (1973) für westasiatische Formen, einen Bestimmungsschlüssel der Mustertypen der Wechselkröten vor (vgl. auch HEMMER et al. 1978), dessen taxonomische Relevanz allerdings aufgrund der starken intrapopularen Variabilität und aufgrund z.T. geringen Stichprobenumfanges pro Lokalität eingeschränkt ist (zur Diskussion siehe STÖCK 1997), und vor allem in Asien zudem durch Hybridisierung bzw. die hybride Herkunft polyploider Formen kaum anwendbar ist. Es sei zudem erwähnt, dass insbesondere in den östlichen und südlichen Teilen des Areals viele „atypische“ Färbungs- und Zeichnungsmuster auftreten, die von den beschriebenen „Mustertypen“ abweichen. Einige Ausnahmen sind bemerkenswert: zwei Kröten vom Sinai wiesen Ringe statt Flecken an der Körperoberseite und an den Schenkeln auf, die in ihrer Mitte die „Untergrundfarbe“ zeigten (WERNER 1988). ENGELMANN und OBST (1976) fanden in der Umgebung von Dresden [*B. v. viridis*] ein geschlechtsreifes Männchen (Körperlänge 68 mm), das eine aberrante Färbung und Zeichnung der Oberseite aufwies. Es war mit kleinen, unscharf begrenzten Flecken bedeckt und zeigte unregelmäßig geformte und verteilte, größere, bräunliche Flecken auf Rücken, Flanken und Extremitäten. Ein Bastard aus *B. viridis* und *B. bufo* wurde mittels einer elektrophoretischen Untersuchung von Blutproteinen ausgeschlossen. Nach den Autoren handelte es sich um partielle Pigmentlosigkeit, die mit subnormaler sexueller Merkmalsausbildung einherging.

Die Ventralseite ist in den meisten Fällen weiß oder cremefarbig, bei vielen Individuen mit kleineren dunkelgrünen Flecken. Die Fleckengröße ist sehr variabel. Die Kehregion ist auch bei sonst ausgeprägter Fleckung kaum oder gar nicht gemustert. Bei manchen Exemplaren ist eine graue bis schwarze Marmorierung des gesamten Bauches zu beobachten; dieses seltene Muster tritt unabhängig von der geographischen Herkunft auf (BRAUER und ROTH 1984), ist allerdings für den phylogenetisch basalen (STÖCK et al. 2006) *Bufo latastii* aus Kashmir und Ladakh typisch (STÖCK et al. 2001b).

Daten zur Anatomie der Wechselkröte finden sich in VELLANO und COLUCCI (1999).

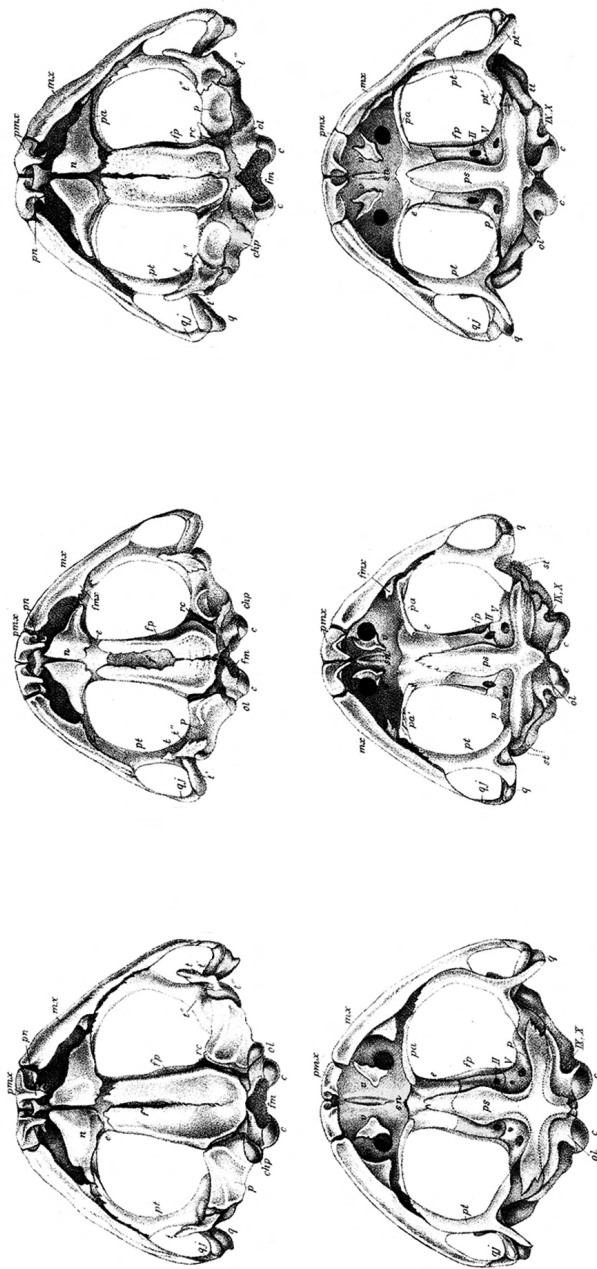
Schädel: Der Schädel ist breit und vorn stumpf abgerundet. Das Ethmoideum ist nicht überdeckt, beide Frontoparietalia sind in ihrer vorderen Hälfte durch eine schmale Spalte getrennt, die Öffnung des Sehnervs (II.) befindet sich im Knorpel vor dem Os petrosum. Das Pterygoid besitzt längere Fortsätze, das Palatinum ist einfach, ohne weitere Deckknochen; das Dentale des Unterkiefers ist das kürzeste unter den europäischen *Bufo*-Arten. Die Columella ist aus drei Teilen zusammengesetzt. Der Fortsatz des Innenknorpels des Palatinums ist nicht mit der Wand der Nasenhöhle verwachsen. HEMMER et al. (1977, 1978) diskutieren die Unterschiede zu *Bufo calamita* und *B. raddei*. Sie heben hervor, dass sich insbesondere die Ausbildung und Größe der Frontoparietalfontanelle sowie der Hinterrand des Palatinums zur Klassifizierung von Individuen als zweckmäßig erwiesen haben.

Postcranialskelett: Skelett und Schädel wurden ausführlich von BAYER (1890, Abb. 53) beschrieben und mit dem von *B. bufo* und *B. calamita* verglichen. Die Unterschiede im postcranialen Skelett gegenüber europäischen Bufoniden wurden von HEMMER et al. (1977), sowie mit dem Schwerpunkt auf der Fossilbestimmung von BÖHME (1977) behandelt.

Die Wirbelsäule besteht aus acht procölen Wirbeln; der neunte bildet das Os sacrum. Das Os coccygis ist aus zwei larvalen Wirbeln verwachsen, seine Länge umfasst 2/7 der Wirbelsäulengesamtlänge. Der Daumen ist verwachsen, im Skelett der Hand ist sein Rudiment gut sichtbar; die sechste Zehe besteht aus zwei bis drei Phalangen.

Fossilbefunde: Der überraschend reiche Fossilbefund für Wechselkröten (als *B. viridis* oder „*Bufo* aff. *viridis*“) wurde in mehreren Übersichtsarbeiten behandelt (SANCHIZ 1998, HOLMAN 1998, KORDIKOVA 1998, ROČEK und RAGE 2000, RAGE und ROČEK 2003, BÖHME 2003). Die ältesten bekannten Fossilien (CLAESSENS 1997, ROČEK und RAGE 2000) stammen vom Unteren Miozän Anatoliens (18 bis 20.5 Mya), dem Unteren Miozän Südostfrankreichs (RAGE und ROČEK 2003), aus dem Zentrum der Iberischen Halbinsel (RAGE und ROČEK 2003; jedoch von SANCHIZ 1998 angezweifelt) und aus Südostdeutschland (17.5 bis 18 Mya; BÖHME 2003). BÖHME (2003) geht davon aus, dass Wechselkrötenfossilien sich als paläoklimatische Indikatoren eignen, um Saisonalität der Niederschläge, niedrigen Grundwasserstand und eine relativ trockene Umwelt anzuzeigen.

Präpleistozäne *B. viridis*-Fossilien sind aus Zentralasien unbekannt. Stattdessen wurde jedoch *Bufo raddei* vom Obermiozän bis zum Unterpleistozän Nordostkasachstans nachgewiesen (CHIKVADZE 1985, KORDIKOVA 1998, SANCHIZ 1998). In Nordafrika stammen die ältesten bekannten Fossilien von *B. viridis* aus dem Pliozän Marokkos (BAILON 2000), sind also deutlich jünger als die ältesten eurasischen. Die ältesten fossilen Überreste von *B. viridis* wurden



Bufo b. bufo

Bufo calamita

Bufo v. viridis

Abb. 53: Schädelzeichnungen aus BAYER (1890), Anordnung verändert (im Original koloriert). Obere Reihe: dorsale Ansicht, untere Reihe: ventrale Ansicht.
Legende zu den Schädelzeichnungen: c Condyl, chp Knorpel zwischen ol und p, e Ethmoid, f Fontanelle, fp Frontoparietale, fm frontal Fortsatz am Oberkiefer, mx Maxillare, n Nasale, ol Occipitale laterale, p Petrosus, pa Palatinum, pma Praemaxillare, ps Parasphenoid, pt Pterygoid, q Quadratum, qj Quadratojugale, rc Blutgefäßrille, sn knorpeliger Nasenhohlraum, t Tympanicum, v Vomer, II, V, IX, X Nervenkanäle.

im Kontext mit einer mitochondrialen phylogeographischen Studie von Stöck et al. (2006) diskutiert. Der Fossilbefund wurde zudem anhand detaillierter phylogeographischer Daten für die Apenninhalbinsel und westmediterrane Inseln erörtert (Stöck et al. 2008). Die frühesten bekannten Wechselkrötenfossilien Italiens sind aus dem Spätmiozän im Nordosten (Ravenna) und dem Pliozän Südostitaliens bekannt (DELFINO 2002). Auf Korsika, Sardinien und Sizilien gehen die ältesten bislang bekannten Fossilien auf das Pleistozän zurück (CALOI et al. 1986, BONFIGLIO et al. 2000).

Karyotyp(en): Gegenwärtig stellt die *Bufo viridis* Untergruppe den einzigen bekannten Anurenartenkomplex mit eigenständigen diploiden, triploiden und tetraploiden zweigeschlechtigen Formen dar. Der Karyotyp der diploiden Formen umfasst, wie bei den meisten *Bufo*-Arten, 22 Chromosomen. Außer dem vierten und siebten submetazentrischen Paar sind alle übrigen Chromosomen metazentrisch. Das erste bis sechste Paar umfasst große, die übrigen kleine Chromosomen. Die meisten Arten der sich aufgrund mitochondrialer Untersuchungen monophyletisch darstellenden Verwandtschaft der paläarktischen Wechselkröten (*B. viridis*-Untergruppe *sensu* Stöck et al. 2006) weisen ähnliche Chromosomenmerkmale auf: Hierbei ist vor allem die Position der NORs („nucleolus organizer regions“ oder „nucleolus organizing regions“) zu nennen, die sich bei den Wechselkröten am langen Arm der sechsten Chromosomen befinden. Lediglich beim phylogenetisch basalen *Bufo latastii* aus dem Westhimalaya hat das sechste Chromosom, vermutlich infolge Verkürzung des fünften, dessen Größenposition eingenommen, weist aber ebenso terminale NORs auf (Stöck et al. 2001b), während sich die NORs bei *B. surdus* und *B. luristanicus* nicht terminal, sondern interstitiell im langen Arm der sechsten Chromosomen finden (Stöck, unveröffentlicht).

Die ersten Darstellungen konventionell gefärbter Karyotypen diploider Wechselkröten stammen bereits von BECCARI (1926) und STOHLER (1927), gefolgt von ULLERICH (1966), BIRSTEIN (1981), BOGART (1972), SCHMID (1978) sowie ROTH und RÁB (1986). SCHMID (1978), BIRSTEIN (1981) und Stöck et al. (2005) zeigten, dass *Bufo viridis* – im Unterschied zu allen übrigen europäischen *Bufo*-Arten – in den sechsten Chromosomen deutliche Fluoreszenzbanden aufweist und auch in den kleinen Paaren 7 bis 11 Fluoreszenzsignale zeigt.

Als evolutiv junge Polyploide besitzen die tetraploiden Formen die doppelte Anzahl, also $4n = 44$ Chromosomen. Erstmals wiesen KADYROVA et al. (1976) sowie MAZIK et al. (1976) im kirgisischen Nord-Tien Shan tetraploide Wechselkröten nach. Zwei Jahre später beschrieb PISANETS (1978) ähnliche Tetraploide aus Danata (West-Turkmenistan) als Art: *Bufo danatensis*, ein jüngeres Synonym von *B. oblongus* NIKOLSKY, 1896. Heute gelten mindestens zwei tetraploide Formen als eigenständige Arten: *B. oblongus* und *B. pewzowi* (siehe unten). Morphologisch kann man bei diesen die einzelnen Chromosomen in

Quartetts anordnen, deren Bau grundsätzlich denen der Diploiden entspricht. Bei näherer Untersuchung sind jedoch geringe morphologische Unterschiede zwischen Chromosomen einzelner Quartetts zu erkennen; am deutlichsten unterscheiden sich die Chromosomen des 6. Quartetts, das zwei unterschiedliche Chromosomenpaare umfasst. Mittels *in situ*-Hybridisierung und AgNO_3 -Färbung ließ sich nachweisen, dass bei allen Tetraploiden nur zwei der vier Chromosomen dieses 6. Quartetts NORs tragen. Die daraus zu schließende Deletion zweier NORs wird als Zeichen fortgesetzter Diploidisierung der Tetraploiden interpretiert (Stöck et al. 2005). Beim Verwenden anderer Chromosomenfärbungstechniken (C- und Q-Bänderung) sind weitere Unterschiede innerhalb einzelner Chromosomenquartetts zu beobachten, und zwar nicht nur innerhalb individueller Karyotypen, sondern vor allem auch zwischen verschiedenen tetraploiden Formen. Stöck et al. (2005) leiten daraus ab, dass die west-zentralasiatischen (Turkmenistan, Ost-Iran, *B. oblongus*) und zentralasiatischen (Kirgisistan, Tadschikistan, Nord-China, Westmongolei, *B. pewzowi*) Tetraploiden aus mindestens zwei unterschiedlichen Polyploidisierungsereignissen hervorgingen. Anhand der Chromosomen-Bänderungsmuster könnten die westlichen Tetraploiden durch Allopolyploidisierung (= Hybridisierung von zwei unterschiedlichen Arten) entstanden sein, während die Herkunft der ost-zentralasiatischen Populationen noch unklar bleibt. Nach Allozymdaten von MEZHHERIN und PISANETS (1995) könnte sich die Tetraploidisierung der westlichen Gruppe vor mehr als 2,6 Millionen Jahren ereignet haben. Stöck et al. (2006) schätzen aufgrund molekularer Daten, dass die gesamte zentralasiatische (d.h. nördlich der Wasserscheide von Hindukusch und Karakorum/Himalaya) mitochondriale Wechselkrötenlinie etwa im Pliozän (vor 4,3 bis 3,1 Millionen Jahren) divergiert ist.

Anhand von elf Populationen zweigeschlechtiger triploider Wechselkröten aus dem Karakorum-Gebirge und westlichen Himalaya beschrieben Stöck et al. (1999) die Batura-Kröten (*B. baturae*). Bei allen untersuchten Individuen zeigte der Karyotyp $3n = 33$ Chromosomen; alle Chromosomen können aufgrund ihrer Morphologie zu Triplets angeordnet werden, deren Elemente von denen des Karyotyps der Wechselkröte kaum abweichen. Nur zwei Chromosomen des sechsten Triplets tragen NORs. Zur Produktion von Keimzellen eliminieren die triploiden Männchen der Baturakröten vor Beginn der Meiose einen ihrer drei Chromosomensätze (jenen ohne NOR). Mit den übrigen zwei NOR-tragenden Sätzen treten sie in eine anscheinend normale Meiose ein und produzieren auf diese Weise haploide Spermien. Bei den triploiden Weibchen kommt es wahrscheinlich zur separaten Verdoppelung dieses bei den Männchen eliminierten Chromosomensatzes (desjenigen, der keine NOR trägt). Dieser wird infolgedessen anscheinend stets klonal durch die Weibchen an die Nachkommen vererbt, in der männlichen Keimbahn jedoch eliminiert (Stöck et al. 2002).

Eine Reihe von Publikationen widmet sich Fällen von Triploidie bei Wechselkröten westlich des Kaspischen Meeres, d.h. außerhalb des Vorkommensgebietes regulär polyploider Formen. Mit adäquaten molekularen Methoden zur Feststellung der Herkunft der Triploidie wurden diese Fälle allerdings nicht untersucht – so bleibt offen, ob Hybridisierungen die mögliche Ursache sind oder spontane Fälle vorliegen. BORKIN et al. (2007) berichten von einer triploiden Wechselkröte von der Krim und diskutieren diese früheren Berichte im Detail.

Über den Geschlechtsbestimmungsmechanismus bei Wechselkröten ist wenig bekannt. KAWAMURA et al. (1980) kreuzten Wechselkröten aus der Türkei mit einer Reihe von japanischen *Bufo*-Arten und interpretierten, dass ihre Ergebnisse für ein XX/XY System bei den Wechselkröten sprächen. UEDA (1990) kastrierte 25 mutmaßliche XY-Krötenmännchen (Nachkommen jener Tiere von Kawamura aus der Türkei [*variabilis*]) und regenerierte ihre Bidderschen Organe mittels Östradiolbenzoat-Injektionen in einigen Fällen zu Ovarien. Fünf der Tiere, die diese Prozedur überlebten, vermutliche „XY-Weibchen“, kreuzte er mit normalen XY-Männchen und erhielt ca. 75% männlichen Nachwuchs. Dieses Ergebnis würde bedeuten, dass „anscheinend“ ein XY-Geschlechtsbestimmungsmechanismus vorliegt und dass YY-Genotypen lebensfähige Männchen ergäben. Im Gegensatz zu diesem Fund publizierte ein italienisches Team in einer indischen Zeitschrift chromosomale Befunde von moldawischen Wechselkröten [*variabilis*?], die heteromorphe Chromosomen 4 aufwiesen, welche als ein ZZ-Männchen/ZW-Weibchen-System interpretiert wurden (ODIERNA et al. 2007).

Blutmerkmale: Eine detaillierte Beschreibung der Blutzellmorphologie (von ägyptischen Wechselkröten, *B. boulengeri*) gaben KHALIL und ELFEKY (1986). ZHUKOVA und KUBANCEV (1978) studierten die Unterschiede zwischen den Hämoglobin- und Erythrozytenmengen bei Wechselkröten aus Krasnodar (Russland) im Sommer und während der Winterruhe. Sie stellten fest, dass sich im Winter die Menge des Hämoglobins ebenso wie die Erythrozytenmenge wesentlich erhöhte. Dies stehe im Zusammenhang mit dem erhöhten CO₂-Gehalt im Blut aufgrund stark verminderten Stoffwechsels während der Überwinterung. HEMMER et al. (1978) waren die ersten, die die Unterschiede zwischen der Erythrozytenoberfläche bei diploiden (205 µm²) und tetraploiden (250 µm²) Wechselkrötenpopulationen beschrieben, ohne zunächst zu wissen, dass es sich bei den von ihnen untersuchten Kröten um Formen mit unterschiedlichen Ploidiestufen handelte. STÖCK und GROSSE (1997) und STÖCK et al. (1999) untersuchten die Flächen luftgetrockneter Erythrozyten von Kröten verschiedener Ploidiestufen aus mehreren Populationen Eurasiens. Während sie signifikante Unterschiede zwischen eurasischen diploiden und tetraploiden Kröten in den meisten Populationen Mittelasiens fanden, zeigten sich in einigen Populationen auch deutliche Überschneidungen der Werte (eine kritische Rückschau zu diesen und anderen

Methoden der Ploidiebestimmung bei Wechselkröten findet sich bei STÖCK et al. (2001a)). TOKTOSUNOV (1984) gibt für tetraploide Wechselkröten vom Issysk-Kul (Kirgisistan, *B. pewzowi*) einen mit 147 g / l höheren Hämoglobingehalt des Blutes als für diploide Tieflandpopulationen (112 g / l; *B. turanensis*) an und wertet den höheren Gehalt der Tetraploiden als Anpassung an den Gebirgslebensraum. Für tetraploide mittelasiatische Wechselkröten stellten KUDRJAVCEV et al. (1988) in Hepatocyten und Erythrozyten mittels zytophotometrischer Methoden einen doppelten RNA- und Protein-Gehalt gegenüber diploiden Kröten fest. Daraus leiten sie ab, dass keine Diploidisation der Stoffwechselaktivität der Tetraploiden stattgefunden habe, sondern Gene aller vier Kopien exprimiert werden.

Hybriden: BLAIR (1972: Appendix H) führte Kreuzungsexperimente von *B. viridis* mit > 40 nominellen *Bufo*-Arten durch. KAWAMURA et al. (1980, 1982) unternahmen zahlreiche Hybridisierungsexperimente mit *B. viridis* ([*variabilis*] aus der Türkei). Nur eine geringe Zahl lebensfähiger Hybriden gingen aus der Kreuzung männlicher *B. raddei* mit Wechselkrötenweibchen hervor; die reziproken Hybriden schritten zwar zur Metamorphose, waren aber kaum fortpflanzungsfähig (KAWAMURA et al. 1982).

Fälle natürlicher Hybridisierung zwischen Wechselkröten und Kreuzkröten bzw. Erdkröten werden auch in den Kapiteln zu *Bufo calamita* und *B. bufo* in diesem Band behandelt.

Im sich geographisch stark überschneidenden Areal von *B. calamita* und Wechselkröten in Mittel-, Nord- und Teilen Nordosteuropas wurden wiederholt natürliche Paarungen bzw. daraus hervorgehende Hybriden gefunden. Ein Teil der Berichte über natürliche Hybriden beruhte auf rein morphologischen oder morphometrischen Methoden und ist daher aus heutiger Sicht kritisch zu sehen, da natürliche Variation, beispielsweise der Färbung, vielleicht überinterpretiert wurde. Während sich die Fälle aus Deutschland und Tschechien nach heutiger Kenntnis ausschließlich auf die Linie von *B. v. viridis* beziehen (HERTWIG 1953, GROSSE 1976, FLINDT und HEMMER 1967a, c, d, HEMMER 1973, HEMMER et al. 1973, ANDRÄ 1994, KUHN 2001), handelt es sich bei den Berichten aus Schweden (STRÖMBERG und SCHLYTER 1988, SCHLYTER et al. 1991) um jene von [*variabilis*]. Berichte von Verpaarungen von Wechsel- und Kreuzkröten aus Polen (RZEPECKI 1965) sind gegenwärtig taxonomisch noch nicht näher spezifizierbar, da es sich um die evolutionären Linien von [*B. v. viridis*] oder [*variabilis*] handeln könnte.

FLINDT und HEMMER (1967d) berichten von Kreuzungen weiblicher *B. v. viridis* mit männlichen *B. calamita*, die zur Metamorphose gelangenden Nachwuchs hervorbringen, während reziproke Kreuzungen als Embryo abstarben. Wenigstens einige dieser adulten Hybriden zeigen keine sekundären Geschlechtsmerkmale und scheinen gar nicht oder nur eingeschränkt fruchtbar (Stöck, eigene Beobachtung).

Bereits KOCH (1871) und PFLÜGER (1882) beschrieben wahrscheinliche Hybriden zwischen *B. bufo* und *B. viridis*. BORN (1883, 1886) ebenso wie spätere Autoren (ZAVADIL und ROTH 1997) fanden übereinstimmend, daß Hybriden von *B. viridis* Männchen mit *B. bufo* Weibchen die Metamorphose abschlossen (MONTALENTI (1933) beschrieb die frühe Larvalentwicklung), jedoch kurz danach starben, während die reziproken Kreuzungen bereits in der Larvalphase zu Grunde gingen.

Weitere Literatur, auch zur (selteneren) Hybridbildung zwischen *Bufo viridis* [*B. v. viridis*] und *Bufo bufo*: HERTWIG, WEISS und ZIEMANN (1959), WEISS und ZIEMANN (1959), WEISS (1960), FLINDT, HEMMER und SCHIPP (1968), FLINDT und HEMMER (1970a), HEMMER (1973), HEMMER und BÖHME (1974), BRESSI et al. (2000) ZAVADIL, VLČEK und ROTH (2003), DUDA (2008).

Verbreitung. Gesamtverbreitung der Artengruppe: Das riesige Areal dieser kontinental-mediterranen, wärmeliebenden Artengruppe der Steppen reicht im westlichen Mitteleuropa bis etwa zum Rhein [*B. v. viridis*]; das Rheintal wird nur an einigen Punkten überschritten (z.B. Ostfrankreich, Saarland, Köln). Wechselkröten fehlen in Frankreich (außer im äußersten Nordosten) und auf der Iberischen Halbinsel. Die Italienische Halbinsel mit zahlreichen umgebenden Mittelmeerinseln, Korsika, Sardinien und die Balearen sind von Wechselkröten bewohnt [*B. balearicus*]. In Sizilien sind sie durch diese Form und durch einen Endemiten [*B. siculus*] vertreten. Im gesamten Osteuropa sind sie westlich [*B. v. viridis*] und östlich der Karpaten [*variabilis*] sowie auf dem Balkan und vielen ägäischen Inseln [*variabilis* und *B. v. viridis*] verbreitet. Die Nordwestgrenze des Gesamtareals verläuft über das östliche Niedersachsen und Schleswig-Holstein zu den dänischen Inseln östlich Jütlands (HERTER und HERTER 1954, GISLÉN und KAURI 1959, NÖLLERT und NÖLLERT 1992, STÖCK et al. 2006), im Norden bis Südschweden (Öland, 58°9' N, früher) und in den Süden Estlands (58°22' N) [*variabilis*]. In Russland verläuft die nordöstliche Arealgrenze zwischen 59° und 55° N bis zum Ural und weiter nach Westsibirien [*variabilis*, *B. v. viridis*?] (KUZMIN 1999). In Mittelasien sind das Tiefland von Turan und viele Hochgebirgstäler der mittel- und zentralasiatischen Gebirge bis ca. 3500 m üNN potentiell besiedelt, hier dominieren diploide [*B. turanensis*] das Tiefland, während in den Wüsten, Hochländern und Hochgebirgen tetraploide Vertreter der Gruppe [*B. pewzowi* im Osten Zentralasiens und *B. oblongus* im Westen] vorkommen (Stöck et al. 2001a, b, 2006 incl. Karten; ZHANG et al. 2008). In der Westmongolei bzw. Xinjiang erreichen die östlichsten Vorkommen mit ausschließlich tetraploiden Formen [*B. pewzowi*] ca. 97° E. In Ladakh (Nordwestindien) gelangt die Gruppe mit diploiden Vertretern [*B. latastii*] an ihre südöstlichste Verbreitungsgrenze (Stöck et al. 1999). Im Westhimalaya und Hindukush Pakistans bilden vor allem triploide Taxa [*B. baturae*, *B. pseudoraddei*, *B. zugmayeri*] die südliche Grenze des asiatischen Arealteils (Stöck et al. 2001a, b; 2006). Geringe Kenntnisse gibt es bislang aus Afghanistan, Irak

und Iran (siehe aber EISELT & SCHMIDLER 1973, BORKIN et al. 2000, STÖCK et al. 2001a, 2006), der sich als besonders formenreich erweist [*variabilis*, *B. turanensis*, *B. surdus*, *B. luristanicus*, *B. oblongus*]. Das gesamte Kleinasien, der westliche Iran und die Levante sind von [*variabilis*] besiedelt. Ein bislang molekularphylogenetisch nicht untersuchter, disjunkter Arealteil befindet sich in Südwestarabien (BALLETO et al. 1985). Nordafrika ist von der Küste (einschließlich vorgelagerter Inseln) bis zu Oasen der Sahara hinein besiedelt [*B. boulengeri*] (BORKIN 1999, SCHLEICH et al. 1996, BONIS und GENIEZ 1996, STÖCK et al. 2008).

Summarische Liste der Verbreitung (der Vertreter der *B. viridis*-Untergruppe, einschließlich di-, tri- und tetraploider Formen) außerhalb Europas: Afghanistan, Algerien, Armenien, Aserbaidshan, Ägypten, China, Georgien, Indien, Iran, Iraq, Israel, Jordanien, (Jemen?), Kasachstan, Kirgisistan, Libanon, Libyen, Marokko, Pakistan, Saudi Arabien, Syrien, Tadschikistan, Tunesien, Türkei, Turkmenistan, Usbekistan, West-Sahara, Zypern.

Terrae typicae der in Europa derzeit unterschiedenen nominellen Taxa: Hierbei werden nur jene nominellen Taxa behandelt, die in Europa vorkommen und deren Namen in aktueller Literatur sowie in diesem Kapitel Erwähnung finden bzw. als Art- oder Unterartnamen angewandt werden. Für weitere Synonymie siehe MERTENS und WERMUTH (1960), Stöck et al. (2001b) bzw. Amphibian Species of the World (<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php> unter *Pseudepidalea*).

Nominelles Taxon: *Bufo viridis viridis* Laurenti, 1768

Originalname: *Bufo viridis* Laurenti, 1768

Typus: Kröte, die auf pl. 1, fig. 1 der Originalpublikation abgebildet wurde.

Terra typica: LAURENTI (1768) beschrieb die Art nach Material aus der Umgebung von Wien („inter fissuras, seu cavernas murorum obscuras Viennae“), weshalb die terra typica später auf Wien restringiert wurde. STÖCK et al. (2006) untersuchten mitochondriale DNA topotypischer Kröten und ordneten somit diesen Namen einer Haplotypengruppe zu.

Nominelles Taxon: *Bufo variabilis* (Pallas, 1769)

Terra typica: Deutschland, Lübeck, Norddeutschland

Originalname: *Rana variabilis* Pallas, 1769 (p. 1, „Tab. 6, Fig. 3, 4“)

PALLAS sah Wechselkröten aus der Umgebung von Lübeck 1767 bei dem Apotheker Edler (vgl. DÜRIGEN 1897) und beschrieb sie 1769. Der Name wurde besonders auf osteuropäische Formen immer wieder angewandt; seine taxonomische und nomenklatorische Geschichte in Bezug auf asiatische Wechselkröten wurde ausführlich von STÖCK et al. (2001b) behandelt. Die Analyse mitochondrialer DNA ergab, dass die aus Kleinasien stammende Haplotypengruppe an der

Typuslokalität vertreten ist (Stöck et al. 2006), womit sich anbot, diesen alten Namen der potentiell separaten phylogenetischen Form zuzuordnen. Ob sie einen Artstatus verdient, ist gegenwärtig ungeklärt und muss zukünftig mittels nukleärer DNA-Marker überprüft werden.

Typusmaterial: unklar, vermutlich verloren gegangen; wenn dies zutrifft, dient die von PALLAS (1769) abgebildete Wechselkröte als Typus.

Nominelles Taxon: *Bufo boulengeri* Lataste, 1879

Terra typica: Algerien, „auf den Plateaus von Sersou, zwischen Tiaret und Fre-dah, in der Provinz Oran, auf einer Höhe von 1200 m“ (LATASTE, 1879)

Originalname: *Bufo boulengeri*

Typus: BMNH 1947.2.20

Aufgrund der politischen Zugehörigkeit der Insel Lampedusa zu Italien kommt die Art, deren Hauptverbreitungsgebiet Nordafrika von Marokko bis Ägypten umfasst (Stöck et al. 2006, 2008), auch in Europa vor. Die Kröten von Lam-pedusa zeichnen sich durch morphologische Eigenheiten aus, sind aber mittels mitochondrialer und nukleärer DNA der Art des afrikanischen Festlandes nahe verwandt einzustufen (Stöck et al. 2008).

Nominelles Taxon: *Bufo balearicus* (Boettger, 1880)

Terra typica: Spanien, Balearische Inseln Mallorca und Menorca.

Originalname: *Bufo viridis* var. *balearica*

Typus: von der ursprünglichen Typuserie des Senckenbergmuseums Frankfurt/M. hat MERTENS (1967) das Tier SMF 3722 (ehemals 1297.1a) als ein-zigen Namensträger (Lectotypus) ausgewählt.

Der von BÖTTGER (1880) geprägte Name scheint gegenwärtig der einzige verfügbare Name zu sein, der sich klar auf die in großen Teilen der Apenninhalbin-sel, Sardinien, Korsika und den Balearen mittels mitochondrialer und nukleärer DNA festgestellte Gruppe bezieht (Stöck et al. 2008). Ein älterer Name (*B. viridis* var. *lineatus* NINNI 1879), der für Wechselkröten aus der Region Venedig geprägt wurde, bezieht sich nach Stöck et al. (2008) auf *Bufo viridis viridis* LAURENTI, 1768, die in dieser Region wohl ausschließlich vorkommt, ist daher dessen subjektives, jüngeres Synonym und kann somit nicht auf *B. balearicus* angewandt werden.

Nominelles Taxon: *Bufo siculus* Stöck, Sicilia, Belfiore, Lo Brutto, Lo Valvo und Arculeo (2008)

Originalname: *Bufo siculus*

Terra typica: Italien, Sizilien, Palermo, Monte Pellegrino Schutzgebiet (38.170 N, 13.351 E)

Holotypus: P215, Museum Terrasini, Palermo

Die phylogeographische Analyse mittels mitochondrialer und Kern-DNA-Mar-kern ergab, dass in großen Teilen Siziliens ein für die Insel (einschließlich Favig-



Abb. 54: Gesamtverbreitungsgebiet der *Bufo viridis*-Untergruppe in Europa mit grober geographischer Zuordnung der gegenwärtig unterschiedenen nominellen Taxa. Die Höhenverbreitungsgrenzen (siehe entsprechender Abschnitt im Text) sind nicht dargestellt. Zur Identifikation von mitochondrialen Haplotypengruppen, siehe Abb. 55.

nana und Ustica) endemisches Schwestertaxon der nordafrikanischen Wechselkröten (*B. boulengeri*) vertreten ist, das als neue Art beschrieben wurde.

Details zur Verbreitung von Wechselkröten in den einzelnen europäischen Ländern:

Schweden: früher entlang eines 10 km breiten Küstenstreifens in Süd- und Ost-Götaland. Starker Rückgang, heute weniger als 10 kleine und isolierte Vorkommen, z.B. bei Falsterbo, nahe Malmö, zwischen Landskrona und Falsterbo bzw. entlang von Österlens Küste. Auf Gotland und bei Blekinge ausgestorben, auf Öland (Alvaret) stark zurückgegangen; Klima an der Westküste zu atlantisch (GISLEN und KAURI 1959, CEDHAGEN und NILSON 1979, AHLÉN et al. 1995, ANDRÉN und NILSON 2003) [*B. variabilis*].

Dänemark: Inseln östlich von Jütland (z.B. SAMSØ), aber nicht in Jütland. Auf Bornholm stark zurückgegangen (SCHIØTZ 1971, CEDHAGEN und NILSON 1979, AMTKJÆR 1988, 1995a, b; FOG 1995, HESSELSØE 1997, FOG 2003, BRIGGS 2003) [*B. variabilis*].

Deutschland: (DÜRIGEN 1897, GÜNTHER und PODLOUCKY 1996, Artikel in PODLOUCKY und MANZKE 2003: 7–129): In Deutschland kann man drei Teilareale charakterisieren: eines in Südwestdeutschland, insbesondere entlang des Rheins bis in den Kölner Raum (Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz, Hessen, Nordrhein-Westfalen), das im Westen (Saarland, Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg) an die Vorkommen in Nordostfrankreich anschließt. Das zweite Verbreitungsgebiet befindet sich (unweit östlich des ersten) inselartig im weiteren Einzugsbereich der Donau (Südbayern) [*B. v. viridis*]. Das dritte Teilareal umfasst in sehr unterschiedlicher Besiedlungsdichte nahezu alle Bereiche Ostdeutschlands (BAST und NERGE 2003, MEYER et al. 2004, NÖLLERT et al. 2003, ZÖPHEL und STEFFENS 2002) bis in das östliche Niedersachsen und nördliche Thüringen sowie im Norden das östliche Schleswig-Holstein mit einem Vorkommen auf der Insel Fehmarn (WINKLER 2005). Nach neuesten molekularen Daten (STÖCK et al. 2006 und unveröffentlicht) ist das nordostdeutsche Teilareal allerdings von zwei taxonomisch unterschiedlichen Formen besiedelt. Die mitochondriale Linie der Nominatform [*B. v. viridis*] ist nach Norden mindestens bis in den Raum Berlin verbreitet. Nach Nordwesten hin findet sich dann bereits im Raum Lübeck die Linie der östlichen Wechselkröte [*variabilis*]. Diese Vorkommen in Norddeutschland schließen an jene auf den Inseln Dänemarks an bzw. grenzen an die Ostsee (Fehmarn, Langenwerder) [*variabilis*]. Zahlreiche Populationen an der nordwestlichen Arealgrenze (Niedersachsen Schleswig-Holstein) [*variabilis*?] sind erloschen, hier ist die Art nur noch spärlich verbreitet (DIERKING-WESTPHAL 1981, WINKLER 2005). Die nordwestliche Verbreitungsgrenze verläuft östlich der

Achse Fehmarn-Oldenburg-Segeberg-Hamburg (WINKLER 2005) bis zur Elbe, in Sachsen-Anhalt im Elbe-Havel-Winkel und der östlichen Altmark nach Süden (MEYER et al. 2004), im weiteren Verlauf von der niedersächsischen Börde und dem Nördlichen Harzvorland (PODLOUCKY 2003), östlich des Harzes über den Nordrand des Thüringer Beckens (NÖLLERT et al. 2003), nördlich des Berglandes bzw. Erzgebirges nach Osten (ZÖPHEL und STEFFENS 2002) [*B. viridis viridis*].

In Südwest- bzw. Westdeutschland sind Wechselkröten [*B. viridis viridis*] vom Oberrheinischen Tiefland, entlang des Pfälzer Waldes und des Saar-Nahe-Berglandes nach Norden verbreitet und erreichen zugleich ihre westliche Arealgrenze; eine frühere Verbindung zu den Vorkommen im Mittelrheingebiet bis zur Kölner Bucht ist wahrscheinlich (NIEKISCH 1983, GLAW und VENCES 1989, VENCES et al. 2003a). Im südlichen Nordrhein-Westfalen (bis ins nördliche Rheinland) beschränken sich die Vorkommen auf weniger atlantisch geprägte Wärmeinseln (VENCES et al. 2003, SCHLÜPMANN et al. 2006). Einzelne Vorkommen finden sich entlang des Untermains bis Hessen (JÖGER 2003), in Baden-Württemberg werden Kraichgau, Odenwald, Nagold, Albvorland, und Neckargebiet besiedelt (BAUER 1987, LAUFER et al. 2007). Im Pfälzisch-Saarländischen Muschelkalkgebiet ist die Art überall verbreitet und stößt im Nordosten bis Frankreich vor (FROMHAGE et al. 2003, GERSTNER 2003, SCHULER 1987). Durch wohl anthropogene Biotopverluste ist das Verbreitungsmuster in Bayern [*B. viridis viridis*] teilweise disjunkt. Im Alpenvorland fehlt die Wechselkröte etwa südlich der Linie Augsburg-München-Rosenheim, vermutlich klimatisch bedingt. Häufige Nachweise gibt es in der Münchener Schotterebene und im Donau- und unteren Isartal, im übrigen Süd-, Mittel- und Nordbayern dagegen nur noch wenige, verstreute Vorkommen (BEUTLER und HECKES 1991, GRUBER et al. 1994, SCHMIDTLER und GRUBER 1980, HECKES und GRUBER 2003).

Schweiz: Vorkommen im Südtessin und im Puschlav (südliches Graubünden) sind vor Jahrzehnten erloschen; ein Ansiedlungsversuch bei Chiasso in den 1990er Jahren ist gescheitert. In der Nordschweiz wurden zwar Wechselkröten unweit von Basel gefunden [*B. v. viridis*], nicht aber auf Schweizer Boden (GROSSENBACHER 1988, 2003).

Österreich (CABELA 1990, CABELA et al. 2001, SCHMIDTLER et al. 2006): verbreitet im Burgenland und in Niederösterreich [*B. v. viridis*], donauaufwärts bis in den Raum Linz; in den Flusstälern der Steiermark und von Kärnten, sowie – stark isoliert – im mittleren Inntal im Raum Innsbruck [*B. v. viridis*]. Noch stärker isoliert ist ein Vorkommen mit zwei Populationen auf dem Truppenübungsplatz Hochfilzen (960 m ü.NN) auf der Grenze zwischen Tirol und dem Land Salzburg.

Italien (SINDACO et al. 2006): Sizilien: ziemlich über die ganze Insel verbreitet, an der SW-Küste nur sporadisch, auf einer ganzen Reihe von Inseln: Ustica,

Liparische, Egadische und Pelagische Inseln (CORTI et al. 1997, siehe weitere Literatur in STÖCK et al. 2008) [*B. siculus*; in NO-Sizilien *B. balearicus*; auf Lampedusa *B. boulengeri*]; Sardinien: wie auf Korsika weitgehend auf die Küstenregion beschränkt, kaum Nachweise von der Westküste (TIEDEMANN 1978). Auf Elba und Ischia vorkommend [*B. balearicus*]; Italienisches Festland: recht häufig in Kalabrien (TRIPEPI et al. 1999), regional häufig, insgesamt aber zerstreut im übrigen Teil der italienischen Halbinsel [*B. balearicus*], kaum in höheren Lagen des Apennin; häufig und fast durchgehend in der Poebene bis an die slowenische Grenze [*B. v. viridis*] verbreitet. Im Unterschied zur Alpennordseite dringen (oder drangen) Wechselkröten auf der Alpensüdseite recht weit in die Alpentäler vor, so etwa im Veltlin bis Tirano und früher auch bis ins untere Puschlav (Schweiz), im Tal des Toce bis in den Raum Domodossola und im äußersten NO-Italien bis zum Lago superiore di Fusine (DOLCE 1977). Nach GREDLER (1872) kamen Wechselkröten in Südtirol bis Brixen vor, heute sind Vorkommen noch bis Auer und Leifers südlich von Bozen bekannt (SCHMIDTLER et al. 2006). [Apenninhalbinsel von Kalabrien bis zum Po: *B. balearicus*; nordöstlich des Po: *B. v. viridis*]

Malta: Vermutlich aufgrund eines irrtümlich verzeichneten Punktes in der Karte von GASC et al. (1997) für den Inselstaat wird die Art des öfteren für Malta genannt, von wo sie aber nur aus dem pleistozänen Fossilbefund bekannt ist (SAVONA VENTURA 1985 und pers. Mitt.).

Spanien: nur Balearen: Mallorca, Menorca, Ibiza; auch auf Formentera beobachtet, wo Wechselkröten aber keine stabilen Populationen bilden (BÖTTGER 1880, SALVADOR 1985, BARBADILLO 1987, PLEGUEZUELOS et al. 2002, GARCÍA-PARÍS et al. 2004, STÖCK et al. 2008) [*B. balearicus*]; alle Vorkommen gehen anscheinend auf eine frühe Einführung durch den Menschen zurück (HEMMER und KADEL 1981).

Frankreich: (ANGEL 1946, FRETEY 1975, PARENT 1976, CASTANET und GUYÉTANT 1989). Elsass: einige Gruben zwischen Mulhouse und Colmar sowie südlich von Strasbourg; Lorraine/Lothringen: zwischen Forbach und Sarreguemines im Gebiet des Warndt-Waldes (BAUMGART 2003, SCHULER 1987, RENNER und VITZTHUM 2007) [*B. v. viridis*]. Auf Korsika: fast ausschließlich im Küstenbereich rings um die Insel (MERTENS 1957, DELAUGERRE und CHEYLAN 1992; STÖCK et al. 2008) [*B. balearicus*].

Estland, Lettland, Litauen (KAURI 1948, CAUNE 1991, BĒRZIŅŠ 2008): ganz Litauen ist besiedelt; der Ostseeküste entlang vorkommend bis Riga; die Arealgrenze verläuft quer durch Lettland in nordöstlicher Richtung und berührt Estland in seinem Südost-Zipfel bis zum Südwestufer des Peipussees [*variabilis*]; aus dem russischen Bezirk Kaliningrad (Königsberg) liegen keine Nachweise von Wechselkröten vor, was wohl auf Beobachtungslücken

zurückgeht. In Litauen sind Wechselkröten gleichmäßig über das ganze Land verbreitet, wenn auch deutlich seltener als etwa in Polen. In Lettland gibt es Nachweise aus dem Landesinnern und aus dem Raum Riga ([*variabilis*], Ströck, unveröffentlichte Daten), speziell entlang des Flusses Daugava (Düna), nicht jedoch aus den Küstenbereichen des nördlichen Kurlandes und des nordwestlichen Livlandes. Nördlich von Riga sind keine küstennahen Populationen mehr bekannt. Wechselkröten berühren Estland nur noch in der südöstlichsten Ecke, im Raum Võru. Die nördlichste Wechselkrötenpopulation außerhalb Russlands lebt auf der Insel Piirissaar im südlichen Peipussee (BĒRZIŅŠ 2008).

Polen (BERGER und MICHALOWSKI 1963, MEYNARSKI 1971, BERGER et al. 1969, JUSZCZYK 1987, GŁOWAŃSKI und RAFIŃSKI 2003): Wechselkröten sind im größten Teil Polens häufig und weit verbreitet; fehlen aber weitgehend auf der Pommerschen Seenplatte und entlang der Ostseeküste (Ausnahme Leba und Danziger Bucht), Höhenverbreitung in den Karpaten bis ca. 1000 m üNN (vermutlich sind zwei mitochondriale Gruppen, [*variabilis*] und [*B. v. viridis*] anwesend, Ströck et al. (2006) und unveröffentlichte Daten).

Tschechien (PRAŽÁK 1898, MORAVEC 1994, NEČAS et al. 1997): nahezu über das ganze Land verbreitet, selten in den Gebirgszügen Sumava (Böhmer Wald), Krušné Hory (Erzgebirge), Sudeten und Karpaten [*B. v. viridis*].

Slowakei (BELANSKÝ 2003): über die gesamte Slowakei verbreitet. Lücken in der Rasterkarte sind möglicherweise nur Beobachtungslücken. Verhältnismäßig häufig im Karpatenraum, wo immerhin 18% der Vorkommen in den Höhenstufe 600–1000 m ü.M. zu finden sind [*B. v. viridis*].

Ungarn: (PUKY et al. 2005): über ganz Ungarn verbreitet, in der Ungarischen Tiefebene ausgesprochen häufig [*B. v. viridis*].

Zu Slowenien, Kroatien, Serbien, Montenegro, Mazedonien und Moldawien liegen keine detaillierten Angaben vor; die Art dürfte aber überall weit verbreitet sein.

Rumänien (COGĂLNICEANU et al. 2000, MIRCEA-Dragomir 2002): weit verbreitet mit Ausnahme der Lagen über 1000 m in den Karpaten (nach noch unveröffentlichten eigenen Daten auf der Basis von mitochondrialer DNA kommt westlich der Karpaten vorwiegend oder ausschließlich [*B. v. viridis*] und östlich [*variabilis*] vor).

Bulgarien: (BESHKOV und NANEV 2006): kommun und im ganzen Lande bis 1000–1200 m verbreitet (nach noch unveröffentlichten eigenen Daten auf

der Basis von mitochondrialer DNA kommt östlich und südlich der Karpaten vermutlich nur [*variabilis*] vor).

Albanien: (FROMMHOLD 1960, BRUNO 1989, HAXHIU 1994): im ganzen Lande vorkommend, von der Küste bis in Höhen von ca. 2000 m üNN.

Griechenland: (VALAKOS et al. 2008): über das gesamte Festland verbreitet und auf zahlreichen Inseln der Ägäis inklusive Kreta vorkommend, z.B. Lefkas (BROGGI 1994), Kalymnos, Leros (BROGGI 1997, CATTANEO 2005), Ikaria (BROGGI 2001), Symi, Sesklia (BROGGI 2002), Amorgos (BROGGI 2007), Skyros, Skopelos, Alonissos (Westl. Sporaden, CATTANEO 1998), Korfu (TOTH et al. 2002, HILL 2003), Kastellorizo (PAYSANT 2005), Kefallinia, Zakynthos (WILSON 2006) [zwei mitochondriale Gruppen, [*variabilis*] und [*B. v. viridis*], sind anwesend, deren Interaktion (Hybridisierung?) weitgehend unerforscht ist, Stöck et al. (2006)].

Weißrussland (PIKULIK 1985, KUZMIN 1995, 1999) im ganzen Lande verbreitet und häufig.

Russland (NIKOLSKY 1918, KUZMIN 1995, 1999, GARANIN 2000): Die Nordgrenze verläuft vom Peipussee (Tschudsko-Pskovskoje osero) etwa entlang der nördlichen Ausdehnung der Mischwaldzone über Jaroslawl – Ivanovo zur Wolga im Nishnegorodsk Distrikt, geht dann nach Norden über Chalturin und Klimovka in die Udmurtische Republik (Pudem – Glazov – Debessy – Votkinsk), über den Kama-Fluss in den Distrikt Perwomaisk nach Chernushka. Die Arealgrenze verläuft dann durch die Senke zwischen Mittlerem und Südlichem Ural in die Distrikte Tscheljabinsk und Kurgan und dreht dann Richtung Süden nach Kasachstan. In der Westsibirischen Ebene sind Wechselkröten in der westlichen Waldsteppe in der Nähe von Novosibirsk anzutreffen (RAVKIN et al. 1996), was möglicherweise auf eine Einführung zurückgeht (ZOLOTARENKO 1985) (nachgewiesen (Stöck et al. 2006) ist bislang die mitochondriale Line [*B. v. viridis*], ob auch jene von [*variabilis*] vorkommt, bleibt zu erforschen).

Ukraine (TARASZCZUK 1959, SZCZERBAK 1966, SZCZERBAK und SZCZERBAN 1980, KUZMIN 1995, 1999, PISANETS 2007): im ganzen Lande verbreitet und häufig, in den Ukrainischen Karpaten nicht über 800 m ü.M. (nachgewiesen (Stöck et al. 2006) ist bislang die mitochondriale Line [*B. v. viridis*], ob auch jene von [*variabilis*] vorkommt, bleibt zu erforschen).

Höhenverbreitung: Die Vertikalverbreitung von Wechselkröten reicht in Europa von Meeresspiegelhöhe bis 2.400 m üNN in Albanien (Korab); außerhalb Europas erreichen Wechselkröten sogar Höhen bis 3.500 m üNN (NÖLLERT und NÖLLERT 1992); bei den letzteren Angaben handelt es sich jedoch aus-

schließlich um tri- und tetraploide Vertreter in den asiatischen Hochgebirgen. Meldungen von oberhalb 4000 m sind sehr zweifelhaft (siehe Diskussion zum Fundort von *B. siachinensis*, einem jüngeren Synonym von *B. latastii*, in Stöck et al. 2001b). Die Maximalhöhen spiegeln dabei den erwarteten deutlichen Anstieg von Nord nach Süd wider: in Skandinavien (Dänemark, Schweden) in Küstennähe bis 30 m üNN [*variabilis*], im Ausnahmefall bis 50 m üNN (CEDHAGEN und NILSON 1979), im Tschechischen Massiv bis 740 m üNN (ZAVADIL 1993; [*B. v. viridis*]), in Deutschland (Bayern) in den Chiemgauer Alpen auf 1.150 bzw. 1.350 m üNN (ANDRÄ 1999 und briefl. Mitt. 2007; [*B. v. viridis*]), in Österreich bis 1.100 m üNN (Dürre Wand, Niederösterreich, SOCHUREK 1942 in CABELA et al. 2001; [*B. v. viridis*]), in den polnischen Karpaten bis ca. 1000 m vorkommend, der höchste Laichplatz bei 850 m üNN (GLOWACIŃSKI und RAFIŃSKI 2003); im Karpatensystem der Slowakei bis 980 m üNN (Reproduktion), im Sommerlebensraum sogar bis 1400 m üNN (Velky Rozsutec, ZAVADIL 1993).

In Mittel- und Nordeuropa bevorzugen Wechselkröten [*B. v. viridis, variabilis*] das Tiefland (planare bis colline Höhenstufe). So liegen beispielsweise in Rheinland-Pfalz 70% der Nachweise unter 150 m üNN (BITZ und THOMAS 1996), in Baden-Württemberg 75% unter 300 m üNN (LAUFER und PIEH 2007) und in Österreich ca. 75% unter 300 m üNN.

Für Italien bleibt die Höhenangabe von 2162 m üNN in den Monti della Laga (Mittelitalien; BRUNO 1973) zweifelhaft (SINDACO et al. 2006). Gesichert ist die Höhe von 1330 m üNN in den Monti Simbruini in Lazien (ROMANO et al. 2003; [*B. balearicus*]). Am Südrand der Alpen existieren einige gesicherte Angaben über Fortpflanzung in überraschenden Höhen: Piani Eterni 1690 m üNN in den Dolomiti Bellunesi nordöstlich von Feltre (LAPINI et al. 1998, BONATO et al. 2007), Passo di Tremalzo 1800 m üNN am Gardasee (MEINIG 1995) und Malga Tombea 1830 m üNN südwestlich des Tremalzo (GENTILI und BARBIERI, 2002). Aus Katalabrien [*B. balearicus*] berichten TRIPEPI et al. (1999) von einem Höhenmaximum bei 1180 m üNN, während dort die große Mehrheit der Funde unterhalb 500 m üNN im Küstenbereich lag. Für Griechenland nennen VALAKOS et al. (2008), ohne konkrete Ortsangaben, eine Maximalhöhe von 2500 m üNN.

Ausbreitungsgeschichte und Arealodynamik: Aus dem Fossilbefund geht hervor, dass in Zentraleuropa zwar bereits vor ca. 17–18 Millionen Jahren Verwandte der Wechselkröten nachzuweisen waren (BÖHME 2003), allerdings haben spätestens die pleistozänen Vereisungen (beginnend vor ca. 1,8 Millionen Jahren) die mitteleuropäische Fauna weitgehend ausgelöscht bzw. in südliche Refugien abgedrängt (vgl. HEWITT 2000, 2004).

Die phylogeographische Analyse (Stöck et al. 2006) zeigt, dass dieses Bild auch weitgehend für die eurasischen Wechselkröten zutrifft: Erwartungsgemäß finden sich in den südlichen eiszeitlichen Refugialgebieten (zwischen 30° und 40° nördlicher Breite) alle zwölf bislang bekannten mitochondrialen Gruppen

(davon vier, *viridis viridis*, *variabilis*, *balearicus*, und *siculus* in Europa – bzw. fünf, wenn man *B. boulengeri* von der italienischen Insel Lampedusa, hinzu-rechnet), während nur drei zwischen 45° und 55° nördlicher Breite zu finden sind (davon zwei in Nordeuropa). Nach dem Fossilbefund haben interglaziale Wiederbesiedelungen der nördlichen Breiten stattgefunden: So sind bereits im Spätpleistozän (frühe Weichselvereisung) Wechselkröten in Mitteleuropa nachzuweisen (MŁYNARSKI et al. 1978, BÖHME 1991), die dann höchstwahrscheinlich mit der letzten Vereisung erneut ausgelöscht bzw. südlich abgedrängt wurden. Interessant ist, dass postglazial zwei mitochondriale Gruppen (*viridis viridis* und *variabilis*) Mittel- und Nordeuropa besiedelt haben. Nach heutiger Kenntnis ist *B. viridis viridis* wahrscheinlich aus dem refugialen Balkangebiet nach Norden vorgestoßen und hat westlich der Karpaten, durch die Donaupforte kommend (ENGELMANN et al. 1985), Mitteleuropa erreicht. Analysiert man mitochondriale Haplotypen von *B. viridis viridis* in einer Netzwerkanalyse, ergibt sich eine für schnelle postglaziale Expansionen typische Sternstruktur der Mutationen, wobei aus den vorliegenden Daten auf eiszeitliche Refugien auf dem Balkan und in Osteuropa (Südukraine) zu schließen ist (STRÖCK et al. 2006). Allerdings finden sich noch stärker abgeleitete Haplotypen der mitochondrialen Linie von *B. v. viridis* auch nordwestlich des Kaukasus und bis ins nördliche Zentralasien (Nordkasachstan), was weiter östliche gelegene glaziale Refugien nahelegt oder eine geographische Isolation dieser Kröten in einem früheren Interglazial möglich erscheinen lässt. Die räumliche und evolutionäre Interaktion der Linie von *B. viridis viridis* mit der zweiten Linie [*variabilis*] ist besonders in Osteuropa noch weitgehend unerforscht. Diese zweite Linie ist als einzige in Kleinasien vertreten und hat von hier aus, einem Korridor östlich der Karpaten folgend, den Ostseeraum und Südsandinavien besiedelt (STRÖCK et al. 2006 und unveröffentlichte Daten). Diese schnelle postglaziale Erschließung Mittel- bzw. Nordeuropas durch zwei unterschiedliche Wechselkrötenformen belegt die hohe Mobilität, Kolonisationsfähigkeit und somit Ausbreitungsdynamik von Wechselkröten. Dies impliziert zugleich, wie schwierig es ist, mehrere Millionen Jahre alte Fossilien mit den rezent vorkommenden evolutionären Linien zu korrelieren, da sich die Wiederbesiedlung der zentral- und nordeuropäischen Arealbereiche in weniger als 10.000 Jahren vollzogen haben muß. Aus dem Fossilbefund schließt BÖHME (1996), dass Wechselkröten im Holozän Späteinwanderer waren.

Ein weiteres pleistozänes Refugium hatten Wechselkröten [*B. balearicus*], wie viele andere Amphibien, auf der Apenninhalbinsel, Korsika und Sardinien. Nach mitochondrialen DNA-Befunden gehen STRÖCK et al. (2008) davon aus, dass die mehrfachen, bis –120 m starken eiszeitlichen Absenkungen des Mittelmeeres nicht nur Korsika und Sardinien (und ihre Wechselkrötenpopulationen) untereinander verbanden, sondern auch einen begrenzten Faunenaustausch mit dem italienischen Festland erlaubten bzw. von dort aus die Besiedlung Nordostsiziliens durch dieses Taxon [*B. balearicus*] ermöglichten. Eiszeitliche Meeres-

spiegeltransgressionen sind vermutlich auch der Schlüssel, um die Besiedlung der italienischen Insel Lampedusa durch afrikanische *B. boulengeri* zu erklären.

Vor der kroatischen Küste sind nach ersten Befunden (Ströck et al. 2008) weitere, vom – soweit bekannt ist – übrigen Balkangebiet isolierte Genotypen gefunden worden, die zwar den Linien [*B. v. viridis*] und [*variabilis*] nahe stehen, sich von diesen aber signifikant unterscheiden und ein weiteres, östlich der Adria gelegenes, pleistozänes Refugium nahelegen. Sein geographisches Ausmaß und die Wechselwirkungen dieser evolutionären Linie mit den benachbart (Griechenland, Ungarn) vorkommenden [*B. v. viridis* und *variabilis*] bleiben zu erforschen.

Eine phylogeographische Analyse der nordwestchinesischen Tetraploiden (*B. przewozovi*) anhand mitochondrialer DNA-Sequenzen zeigte eine Unterteilung der Art in drei Haplotypengruppen, in Ostkasachstan, der Dsungarei und dem Tarimbecken, die durch den Tien-Shan und den Dsungarischen Alatau voneinander getrennt sind. Die Gruppen dieser drei Beckenlandschaften sind evolutionär länger voneinander getrennt als die letzten Vereisungen zurückliegen. Daraus war zu schließen, dass die Kröten die letzten Eisperioden in regionalen Refugien überlebt haben mussten und nicht erst postglazial von Westen in das Gebiet einwanderten (ZHANG et al. 2008).

Merkmalsvariation. *Geschlechtsdimorphismus*: Bei adulten *B. viridis* sind die Weibchen gleichen Alters größer als die Männchen. Das weibliche Zeichnungsmuster ist immer klar ausgeprägt, die Flecken haben deutliche Ränder und heben sich stets vom „Untergrund“ ab. Bei adulten Männchen sind die Fleckenränder oft verschwommen und weniger deutlich, meist mit Ausnahme der Oberlippenflecken und der Zeichnung der Oberarme und Oberschenkel. In Richtung Osten kommt es zur Verblässung der Zeichnungsmuster der Männchen, so dass sie in manchen Fällen nur auf Kopf, Flanken und Extremitäten Fleckenmuster tragen, auf dem Rücken jedoch eine wenig ausgeprägte oder fast gar keine Fleckung auftritt (EISELT und SCHMIDTLER 1973, HEMMER et al. 1978, Ströck 1997). Diese Tendenz zur fast vollständigen Verblässung des Zeichnungsmusters der Männchen ist auch bei zypriotischen Wechselkröten stark ausgeprägt, was diese Population von denen mancher anderer Mittelmeerinseln unterscheidet (ROTH und BRAUER 1986). Diese Tendenz tritt allerdings auch bei Wechselkröten auf Sizilien oder Mallorca auf.

Die Männchen bilden an den ersten drei Fingern hornige Brunftschwielen aus, die zur Paarungszeit dunkel gefärbt sind; die Daumenschwielen sind am auffälligsten. Auch die häufig größeren und verhornten Warzen auf der gesamten Rückenseite stellen ein typisches sekundäres Geschlechtsmerkmal der Männchen dar (BRAUER 1991). Unter der Kehle haben sie eine unpaare Schallblase, die sich beim Rufen halbkugelförmig aufbläst. Die Weibchen sind, wie bei vielen Anurenarten, lediglich in der Lage, Abwehrrufe abzugeben.

Altersbedingte Variation: Frisch umgewandelte Kröten haben eine dunklere Grundfärbung als adulte. Die Zeichnung der Jungtiere verändert sich schon während der ersten Wochen des Landlebens. Die Jungkröten weisen dann bald ein den adulten Tieren sehr ähnliches Muster auf, das sich lediglich in der Zeichnungsintensität und der relativen Größe einzelner Musterelemente unterscheidet (BRAUER 1991). Für einige junge Wechselkröten ist auch eine rötlich-braune Färbung der Warzenspitzen typisch, die zudem das erste Jahr nach der Umwandlung überdauert. Wie sich während der Ontogenese das Zeichnungsmuster verändert, ist im Detail wenig bekannt. Anhand weniger Individuen, die als Jungtiere gefangen und bis zum Erwachsenenalter beobachtet wurden, lässt sich jedoch die Beibehaltung der Individualität der Muster trotz gewisser Größenveränderung erkennen.

Geographische Variation: Mehrere Autoren untersuchten, ob Unterschiede zwischen Populationen in der Körperlänge sowie bei weiteren morphometrischen Merkmalen bestehen. CASTELLANO und GIACOMA (1998) studierten die geographische Variabilität von morphometrischen Merkmalen in Italien, Sardinien und Korsika [*B. balearicus*]. Sie stellten fest, dass die Inselpopulationen eine statistisch höhere Körpergröße im Vergleich zu denen des Festlandes zeigen. Sie erklären diese Erscheinung mit der Isolation der Inseln, deren Folge eingeschränkter Genfluss sei. STÖCK (1997) sowie CASTELLANO et al. (1998) verglichen die Wechselkröten aus tetraploiden und diploiden zentralasiatischen Populationen. Beide Studien kamen übereinstimmend zu dem Ergebnis, dass di- und tetraploide Kröten mittels multivariater Methoden unterscheidbar sind. CASTELLANO et al. (1998) stellen fest, dass die diploiden Exemplare bedeutend größere Körperlängen, relativ längere Köpfe und kürzere Beine als die tetraploiden haben. Während die untersuchten Tetraploiden im Hochgebirgsklima leben, seien die diploiden Populationen nur in den ariden Gebieten unterhalb 2000 m anzutreffen, stärker durch Austrocknung bedroht und hätten als weitere Anpassung größere Körpermassen entwickelt, was eine relativ kleinere Körperoberfläche zur Folge hat. Diese spekulative Hypothese wurde allerdings bislang nicht mittels molekular-phylogenetischer Methoden untersucht. Insbesondere die Möglichkeit, dass die tetraploiden Arten durch Verschmelzung zweier Stammformen entstanden sind, worauf mehrere Arbeiten (MEZHMERIN und PISANETS 1995, STÖCK et al. 2005, 2006) hinweisen, wurde im Zuge der morphometrischen Studie von CASTELLANO et al. (1998) nicht überprüft. Eine ähnliche, rein ökologische Hypothese wurde bereits von NEVO (1972) als Erklärung größerer Körpermassen und -längen bei diploiden Wechselkröten [*variabilis*] aus Israel entlang eines Niederschlagsgradienten vorgeschlagen; auch hier wurde vermutet, dass die größeren Exemplare eine relativ kleinere Körperoberfläche haben, was zu geringerem Austrocknungsrisiko führe. STÖCK et al. (2006) diskutierten allerdings die Möglichkeit, dass die

größeren Kröten aus der Negevüste (NEVO 1972) möglicherweise afrikanischen Ursprungs seien, da der Sinai bis ins Pleistozän eine für den Austausch eurasischer und afrikanischer Faunen wesentliche Bedeutung hatte, und afrikanische Wechselkröten (*B. boulengeri*) heute bis ins untere Niltal verbreitet sind. Große afrikanische Wechselkröten (*B. boulengeri*) unterscheiden sich genetisch deutlich von nahöstlichen [*variabilis*]; zudem wies bereits MAXSON (1981) erhebliche genetische Unterschiede zwischen verschiedenen Wechselkrötenpopulationen in Israel nach, deren Ursache bislang nicht erklärt ist.

Genetische Variabilität (siehe auch unter: Phylogenetische Verwandtschaft): Die Wechselkröte galt in der älteren Literatur als eine der Wirbeltierarten, die eine besonders große genetische Variabilität aufweist. Dies wurde von DESSAUER et al. (1975) für Populationen aus Israel und für Griechenland von KARAKOUSIS und KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1995) bestätigt. Allerdings muss diese Behauptung nunmehr auf die gesamte *B. viridis*-Untergruppe, also eine Artengruppe, angewandt werden und es bleibt unklar, wie herausragend die Variabilität innerhalb einer Line dann noch im Vergleich zu anderen Vertebraten ist. NEVO et al. (1975) und NEVO (1976) behaupteten, dass diese genetische Variabilität Ergebnis des starken natürlichen Selektionsdruckes sei und im Zusammenhang mit der hohen Variabilität der Umwelt stünde, die von den Wechselkröten bewohnt wird. Allerdings könnten auch sekundäre Kontakte und Hybridisierung verschiedener, lange getrennter evolutionärer Linien, wie sie anhand mitochondrialer DNA z.B. für Griechenland nachzuweisen sind, Ursache besonders großer Heterozygotie sein (STÖCK et al. 2006). Nach MEZHHERIN und PISANETS (1990) ist die Heterozygotie bei den tetraploiden Formen Mittelasiens deutlich höher als bei diploiden. Auch dies spricht für eine hybride (allopolyploide) Herkunft der tetraploiden Formen (STÖCK et al. 2005).

Phylogenetische Verwandtschaft: Die Wechselkrötenverwandtschaft repräsentiert eine paläarktische Artengruppe (BORKIN 1999), deren engere Verwandtschaft (die monophyletische *B. viridis*-Untergruppe sensu STÖCK et al. 2006, siehe unten) große Teile der westlichen Paläarktis einschließlich Nordafrikas besiedelt. Die von INGER (1972) definierte „*B. viridis*-Gruppe“ umfasste: *B. viridis*, *B. calamita*, *B. raddei*, *B. surdus*, *B. latastii* und *B. luristanicus* (BORKIN, in FROST 1985, fügte *B. brongersmai* hinzu). Phylogenien von GRAYBEAL (1993, 1997) sprechen gegen eine enge Verwandtschaft von *B. viridis* und *B. calamita*, und genetische Daten von MEZHHERIN und PISANETS (1990) sowie LIU et al. (2000) gegen eine nahe Verwandtschaft von *B. viridis* und *B. raddei* (Übersicht in: STÖCK et al. 2001c). Anhand bioakustischer, zytogenetischer und molekularphylogenetischer Daten vermuten STÖCK et al. (2001c, 2006), dass *B. calamita* und *B. raddei* näher miteinander verwandt sind als beide mit der *B. viridis*-Untergruppe, während *B. brongersmai* aus der Verwandtschaft herausfällt,

wie Stöck et al. (2006) zusammenfassen. Sie rechnen zur monophyletischen *B. viridis*-Untergruppe die diploiden *B. surdus* (Südostiran, Westpakistan), *B. latastii* (Kashmir, Ladakh), *B. turanensis* (Turanische Tiefebene, östliche zentraliranische Hochebene), *B. boulengeri* (Nordafrika), *B. balearicus* (Apenninhalbinsel, Korsika, Sardinien, Balearen), *B. variabilis* (Anatolien, östliches Europa und Nordeurasien), *B. viridis viridis* (Balkan und Mitteleuropa), *B. siculus* (Sizilien) und *B. luristanicus* (westlicher Iran). Als eigenständige triploide Formen gelten *B. pseudoraddei pseudoraddei* (Westhimalaya) und *B. pseudoraddei baturae* (Karakorum und Hindukush) sowie *Bufo zugmayeri* (Westpakistan). Schließlich werden bislang zwei tetraploide Taxa, *B. oblongus* (Kopet Dagh und östliche zentraliranische Hochebene, (Afghanistan?)) und *B. perzowi* (Gebirge und Hochebenen des östlichen Zentralasiens einschließlich Pamir und Tian Shan) unterschieden.

Entsprechend unterschiedlicher Artkonzepte (z.B. phylogenetisches oder biologisches etc.) gibt es diverse Ansichten, ob beispielsweise die verschiedenen Gruppen diploider Wechselkröten (*B. boulengeri*, *B. balearicus*, *B. siculus*, *B. variabilis*, *B. viridis*) als Arten oder lediglich als Unterarten anzusehen sind. Teilweise ist für eine fundierte Einschätzung auch die Datenlage noch ungenügend (z.B. Unterschiede zwischen und Interaktion von *B. viridis viridis* und *B. variabilis*). Bei Vorkommen in vollständiger geographisch bedingter reproduktiver Isolation (Allopatrie; z.B. *B. siculus* und *B. boulengeri*) und bei Divergenzen mit recht unterschiedlicher zeitlicher Abspaltung im Stammbaum handelt es sich bei diesen Diskussionen zum Teil jedoch eher um akademische Probleme, da sich die isolierten Gruppen ohnehin nur noch eigenständig entwickeln (können). Sie sind damit aber auch hochinteressante Forschungsgegenstände für die Evolutionsbiologie und Speziationsforschung, von denen noch zahlreiche neue Erkenntnisse zu erwarten sind.

Mit ersten umfassenderen systematisch-phylogenetischen Arbeiten wurde das Ausmaß komplizierter genetischer, evolutionsbiologischer und taxonomischer Verhältnisse innerhalb der *B. viridis* Gruppe deutlich. HEMMER et al. (1978) leiteten eine Forschungsphase mit zytologischen, ethologischen und biochemischen Methoden ein, ohne jedoch die große Bedeutung der Polyploidie für die Evolution asiatischer Taxa zu berücksichtigen, an deren vermutlich unabhängiger Entdeckung auch Autoren dieser Gruppe beteiligt waren (BACHMANN et al. 1978). Insbesondere die asiatischen Formen bilden seither einen evolutionsbiologischen Forschungsschwerpunkt; eine deutschsprachige Zusammenfassung haben Stöck und GROSSE (2003) publiziert.

Bei einer arealweiten Analyse mitochondrialer DNA unterscheiden Stöck et al. (2006) innerhalb der „Untergruppe“ der Wechselkröten („*B. viridis* subgroup“) wiederum vier möglicherweise seit dem Pliozän getrennte Teilgruppen in Europa:

- i) Diejenige der nominotypischen Unterart *B. viridis viridis* kommt auf dem Balkan, Kreta, Mittel- und Osteuropa vor. Sie ist im Osten bis zum Großen

Kaukasus und nach Nordkasachstan verbreitet und erreicht am Rhein die Westgrenze des Areals.

- ii) Eine zweite mitochondriale Gruppe (*variabilis*), die anscheinend als einzige in Kleinasien und dem Nahen Osten einschließlich Westirans auftritt, erscheint parapatrisch bzw. sympatrisch in Griechenland (ob es hier zu Hybridisierungen kommt, ist noch unklar) und ist östlich der Karpaten (Rumänien), in Estland, Norddeutschland, Dänemark und Südschweden nachgewiesen, was Beleg für zwei postglaziale Besiedlungen Nordeuropas, eine durch *B. viridis* und eine durch *variabilis*, ist (siehe unter Ausbreitungsgeschichte und Arealodynamik). Mehrere Kontakt- und/oder Hybridzonen in Mittel- (Deutschland) und Osteuropa (Polen, Ukraine, Russland) zwischen beiden Gruppen wurden postuliert. Ob, wo und in welchem Ausmaß es in diesen Zonen zur Hybridisierung kommt, bleibt zukünftiger Forschung mit molekularen Markern vorbehalten.
- iii) Die Apenninhalbinsel, vermutlich etwa südlich des Po bis nach Kalabrien (und Nordostsizilien) sowie Korsika, Sardinien und die Balearen werden von einer weiteren, genetisch getrennten Gruppe bewohnt, auf die der Name *B. balearicus* anwendbar ist (vgl. auch Stöck et al. 2008).
- iv) Diese trifft in Nordostsizilien auf eine im übrigen Sizilien und auf vorgelagerten Inseln endemische Form (*B. siculus*), die trotz ihrer geographischen Nachbarschaft zu *B. balearicus* nicht unmittelbar mit dieser verwandt, sondern Schwestertaxon aller nordafrikanischen Wechselkröten (*B. boulengeri*) ist, die in Europa auf der Insel Lampedusa vertreten sind (Stöck et al. 2008).

Ob man diese vier (bzw. mit *boulengeri* fünf) bisher in Europa nachgewiesenen mitochondrialen Gruppen alle als eigenständige Arten ansehen will, hängt vom angewandten Artkonzept und weiteren Untersuchungen, beispielsweise zu Unterschieden auf der Ebene der Kerngene oder zur natürlichen Hybridisierung der einzelnen Formen ab.

Stöck et al. (2008) zeigten darüber hinaus anhand zweier Proben von den kroatischen Inseln Cres und Krk, dass im Bereich der östlichen Adriaküste eine weitere mitochondriale Gruppe zu finden ist, die mit jener von *B. v. viridis* und *B. variabilis* am nächsten verwandt ist, sich aber von beiden signifikant unterscheidet, was auf ein separates eiszeitliches Refugium (vgl. Abschnitt Ausbreitungsgeschichte) in dieser Region schließen lässt; weitere Untersuchungen sind notwendig.

Die Systematik und Nomenklatur der asiatischen Formen der *B. viridis*-Untergruppe wurde ausführlich von Stöck et al. (2001b) behandelt, und die daraus abgeleiteten nomenklatorischen Entscheidungen in der mitochondrialen Phylogenie der Gruppe (Stöck et al. 2006) angewandt. Weitere evolutionsbiologische und zoologisch-systematische Forschung ist erforderlich, um die noch jungen

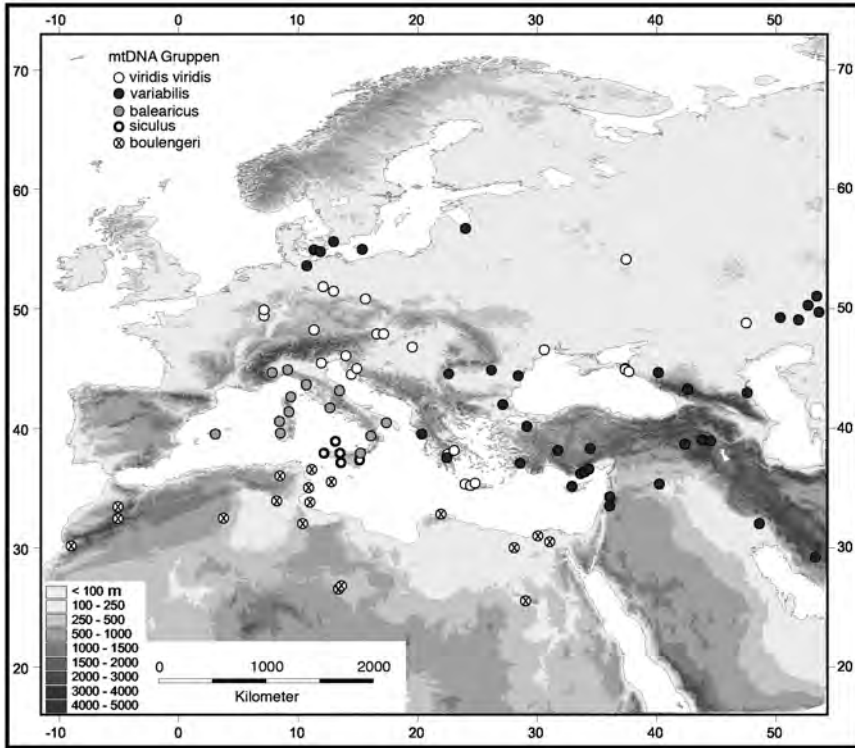


Abb. 55: Lokaltäten von denen bislang mitochondriale DNA europäischer Wechselkröten sequenziert wurde, mit Identifizierung der Haplotypengruppen; kompiliert aus Stöck et al. (2006, 2008) und unveröffentlichten Daten. Zur Gesamtverbreitung siehe Abb. 54.

Kenntnisse zur molekular-taxonomischen Vielfalt der Gruppe in vollem Umfang werten und nomenklatorisch berücksichtigen zu können.

Die geographische Herkunft der *B. viridis*-Gruppe ist derzeit ungeklärt. Während TIHEN (1962) eine Einwanderung von Bufoniden aus Eurasien nach Nordamerika postulierte, nahmen BLAIR (1972), INGER (1972) und BORKIN (1999) an, die *B. viridis*-Gruppe sei aus Nordamerika nach Asien und später nach Europa und Nordafrika gelangt, während MAXSON (1981) eurasische Bufoniden, und damit auch die *B. viridis*-Gruppe, ausschließlich auf afrikanische Ursprünge zurückführt. Auf der Basis eines mitochondrialen Stammbaumes vertreten PAULY et al. (2004) die Monophylie nearktischer (nordamerikanischer) Bufoniden, die

zudem Schwesterntaxon der südamerikanischen Bufoniden seien, und schließen die Verwandtschaft von *B. viridis* mit der *B. boreas*-Gruppe (cf. INGER 1972) aus. Demgegenüber fand PRAMUK (2006) anhand molekularer und morphologischer Daten, dass einige eurasische Arten eine Schwestergruppe der neuweltlichen Bufoniden bilden und mehrere asiatische Arten (darunter *B. viridis* nach morphologischer Analyse) sogar basal zu beiden stehen. Mittels DNA- (mitochondrialer und nukleärer) basierter Divergenzzeitsschätzungen favorisieren PRAMUK et al. (2007), ausgehend von einem oberkreidezeitlichen Ursprung der Bufoniden und rascher globaler Ausbreitung und Radiation, deren eozäne Rückkehr nach Nord- und Südamerika über eine eurasisch/nordamerikanische Landbrücke (entweder über Beringia oder, wahrscheinlicher, den Nordatlantik). STÖCK et al. (2006) vermuten auf der Basis molekularer Daten, die sie im Zusammenhang mit fossilen und paläogeographischen Daten diskutieren, dass die *B. viridis*-Untergruppe einen möglicherweise älteren als miozänen Ursprung in Asien hatte, was eine auf Fossilien beruhende Hypothese von SANCHIZ (1997) stützt.

Ökologie. Angesichts der neuen phylogenetischen Erkenntnisse zur Untergruppe (Stöck et al. 2006, 2008) muss auch mit autökologischen Unterschieden für die einzelnen Gruppen gerechnet werden; dies bleibt zukünftiger Forschung vorbehalten. Hier werden deshalb die ökologischen Daten der verschiedenen Wechselkröten-Taxa noch zusammengefasst dargestellt. Nur dort, wo die Daten sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf ein genauer einguzgrenzendes Taxon beziehen, wird dieses in eckigen Klammern angegeben.

H a b i t a t: In weiten Teilen des Vorkommensgebietes bevorzugen Wechselkröten, die als Bewohner kultivierter Steppenlandschaften an Trockenheit und Wärme angepasst sind, offene, sonnenexponierte, trockenwarme Habitate mit grabfähigen Böden und lückiger, geringer oder niederwüchsiger Gras- und Krautvegetation und einem entsprechend reichhaltigen Angebot an Kleintieren. An der Adriaküste leben Wechselkröten in Sanddünen, in der Poebene [*B. balearicus* oder *B. v. viridis*] in Reisfeldern. Im Elsass [*B. v. viridis*] bilden große Sand-Kies-Gruben und Senken in extensiv genutzten Feldern auf Sandböden in der Nähe von Kaliminen das Habitat. In Südschweden [*variabilis*] wird der Laich in Vertiefungen großer Granitfelsplatten an der Meeresküste abgelegt. Eines ist allen Lokalitäten gemeinsam: sie sind stets voll der Sonne ausgesetzt. Im Landhabitat ist wohl keine andere europäische Amphibienartengruppe derart unempfindlich gegenüber Trockenheit wie Wechselkröten.

Frühe Untersuchungen zur „Vorzugstemperatur“ von Anuren ergaben, dass diejenige der Wechselkröten (vermutlich [*variabilis*] aus Schweden) mit 32,9 °C höher lag als die von mitteleuropäischen *B. calamita* (30,1 °C) und *B. bufo* (26,9 °C) (STRÜBING 1954), sie somit also deutlich thermophiler einzustufen sind. KAURI (1948) untersuchte den Humiditätsindex (HI = Jahresniederschlag

geteilt durch Jahresmitteltemperatur + 10 °C) von Wechselkrötenhabitaten und fand sie (nur in seltenen Ausnahmefällen, nach KAURI das Ergebnis von Larvenverdriftungen) stets in Habitaten mit einem HI < 34). Nach MAZEK-FIALLA (zit. in HERTER und HERTER 1954) vergraben sich Wechselkröten [*B. v. viridis*] am Neusiedlersee noch in Sandböden von 33 °C und sind noch auf Sand von 41 °C hüpfend anzutreffen, wobei die relative Luftfeuchtigkeit nur 35–40% beträgt. Die Körpertemperatur stieg selbst bei diesen Verhältnissen nicht über 29 °C, verbliebe meist sogar bei 27–28 °C.

Wechselkröten bevorzugen leichte Böden, vor allem Sandebenen und Steppengebiete, aber auch Löss, Lehm, Kies, Steinböden. In grobem Kies (Korngrößen über 3 mm) und in nassen Böden vergraben sich Wechselkröten [*B. v. viridis*] allerdings nicht mehr (HEMMER und JAKOBS 1974). Für Wechselkröten aus Italien [*B. balearicus* oder *B. v. viridis*] geben BOLOGNA und GIACOMA (2006) Funde auf lehmigen und sandigen Böden z.B. in Talgründen an; zudem seien Nachweise auf kalkigen, mergeligen und vulkanischen Substraten und auf Dünen gemacht worden.

Während Wechselkröten in Schweden [*variabilis*] an ihrer nördlichen Arealgrenze in küstennahen Feuchtgebieten bzw. an flachen Felsküsten mit Wasseransammlungen und umliegenden Grasland und Buschlandschaften auf sandigem Grund vorkommen (AHLÉN et al. 1995), sind sie in Mitteleuropa (z.B. Deutschland, Tschechien) vor allem in landwirtschaftlich genutzten Landschaften und anderem Kulturland mit warmem Klima anzutreffen und gelten hier als ausgesprochene Kulturfolger [*B. v. viridis*]. Dies gilt für Ruderalstandorte, trockenes Brachland und Felder/Äcker, für Gärten und Parks in Dörfern, gelegentlich sogar in Städten, für Bodenabbaugruben aller Art, Flussauen und Bahndämme, während Wälder weitgehend gemieden werden (u.a. GÜNTHER und PODLOUCKY 1996, NEČAS et al. 1997, SCHLÜPMANN et al. 2006). Inwieweit sich hier möglicherweise autökologische Unterschiede der beiden evolutionären Linien [*B. v. viridis*] und [*variabilis*] widerspiegeln, bleibt künftigen Untersuchungen vorbehalten.

Nach Auswertung der Vorkommen in den ostdeutschen Bundesländern (*B. v. viridis*; [*variabilis*] im Norden) wurden Wechselkröten vor allem in folgenden Landhabitaten beobachtet (n = 433): Gärten 26,8%; Steinbrüche, Kies-, Sand-, Lehmgruben 18,7%; Ruderalflächen (Bahndämme, Wälle, Grabenränder, Schuttplätze, Unkrautfluren, Abraumhalden) 18,3%; ferner in Wiesen, Weiden, offenen Küstendünen, Laub-, Misch- und Nadelwäldern, Friedhöfen, Obstplantagen und Weinbergen. Beim Vergleich der drei *Bufo*-Arten ergaben sich folgende interessante Differenzierungen: In Wäldern kam *Bufo bufo* häufig (32,5% aller Landbeobachtungen), *B. calamita* gelegentlich (12,5%) und Wechselkröten selten (5,5%) vor. In Erdaufschlüssen und an Ruderalorten waren *B. calamita* (40,2%) und Wechselkröten (37,0%) am häufigsten, *B. bufo* nur gelegentlich (8,7%) anzutreffen. Gärten und Parke bildeten sehr häufig Habitate von Wechselkröten (34,4%), häufig von *B. bufo* (23,6%) und gelegentlich von *B. calamita* (10,4%) (SCHIEMENZ und GÜNTHER 1994).

Laichgewässer und Sommerhabitat: Wechselkröten gelten als ökologisch sehr plastisch, da sie nicht an bestimmte Laichgewässer gebunden sind und als Pionierarten sehr schnell neue Lebensräume besiedeln können. HERTER und HERTER (1954) bezeichnen sie als eurytop. Als Laichhabitat werden verschiedenartige, aber nahezu ausschließlich stehende (oder jedenfalls kaum fließende) Gewässer genutzt, bevorzugt vegetationslose oder -arme, sonnenexponierte, schnell durchwärmte temporäre Gewässer (Tümpel) mit flach auslaufenden Ufern mit Regen- oder Grundwasserspeisung, wie sie vermehrt in Abgrabungen entstehen, bis hin zu Regenpfützen. Auch entsprechend ausgestattete größere und tiefere, auch künstliche Dauergewässer wie Weiher und Teiche dienen als Laichhabitate, wobei der Laich hier allerdings im flachen Wasser abgesetzt wird (z.B. BLAB et al. 1991, GASSMANN 1984, HERTER und HERTER 1954). BLAB (1986) definiert die Laichhabitate als „alle Typen besonnener, stehender, insbesondere kleinerer und mittelgroßer Gewässer, vorzugsweise in sonnenexponiertem Gelände mit niedriger, nur teilweise geschlossener Pflanzendecke“. Nach HEMMER und KADEL (1970) suchen Wechselkröten im Gegensatz zur Kreuzkröte häufiger Gewässer auf, die längere Zeit Bestand haben. Hier scheinen Wechselkröten infolge ihres höheren Reproduktionspotentials trotz größerer Feinddichte gegenüber der Kreuzkröte im Vorteil zu sein (HEMMER und KADEL 1973). Folgende aquatischen Habitate wurden in Ostdeutschland ermittelt (n = 791): Weiher, Teiche (besonders Dorfteiche), Altwässer und Sölle 44,5%; Gewässer in Steinbrüchen und Abgrabungen 27,8%; temporäre Kleinstgewässer wie Tümpel, Pfützen, Spurrinnen 14,7%; ferner betonierte Wasserbecken, Seen, Gräben und brackige Gewässer (SCHIEMENZ und GÜNTHER 1994). In Ost-Berlin war sie z.B. in den 1980er Jahren eine der dominierenden Amphibienarten in den mit Wasser führenden Baugruben durchsetzten Neubaugebieten. Für Nordrhein-Westfalen geben SCHLÜPMANN et al. (2006) folgende Gewässertypen an: Lachen (< 30 cm tief, periodisch austrocknend, meist < 100 m²), Tümpel (30–70 cm tief, nur in Trockenperioden austrocknend, meist unter 1.000 m²), Kleinweiher (70–200 cm tief, perennierend, 100–10.000 m²) und Weiher (100–500 cm tief, perennierend, > 10.000 m²). SINSCH und KELTSCH (2002) berichten von einem Laichgewässer in Rheinland-Pfalz von 600–1200 m² Oberfläche und max. Tiefe von 1,6 m.

KIRSCHY (2003) berichtet aus dem Nordkaukasus und seinem Vorland, dass Wechselkröten hier im Tiefland (vermutlich *B. v. viridis*) Abwassergräben, kleine Temporärgewässer, Altarmbereiche einer Flussaue sowie Bäche und Rinnsale als Laichgewässer nutzten, während im Gebirge Gräben, Viehtränken, strömungsreiche Bäche und sogar Gletscherbäche bis hin zu einem „Schneekolk“ als Laichgewässer dienten (vermutlich [*variabilis*]).

In Italien pflanzen sich Wechselkröten [*B. balearicus*, *B. v. viridis*] normalerweise in kleinen temporären Gewässern fort, einschließlich Pfützen auf Feldern, aber auch in beständigen Gewässern wie Teichen und künstlichen Anlagen. Oft kolonisieren sie frühe Sukzessionsstadien von Pioniervegetation (BOLOGNA und

GIACOMA 2006). TOCKNER (2006) findet, dass Wechselkröten [*B. v. viridis*] im Tal des nordostitalienischen Flusses Tagliamento „Anzeiger reiner Kiesgewässer“ sind, wo sie als einzige regionale Amphibienart ablaichen und dabei auf den flussdynamisch aktiven Teil des Strombettes beschränkt sind. In Süditalien (z.B. Lucanien, Südapulien) werden aufgrund der Gewässerarmut sogar betonierte Kanäle mit langsam fließendem Wasser genutzt ([*B. balearicus*]; FRITZ et al. 1993).

Eine wesentliche Eigenschaft, welche Wechselkröten für die Besiedelung von Pionierhabitaten prädestiniert, ist ihre außergewöhnliche Salztoleranz. GORDON (1962) bewies das Überleben von Wechselkröten im Meerwasser für Stunden oder gar Tage. Die Fortpflanzung kann in Brackwasser an Meeresküsten oder in Steppen- und Wüstenhabitaten stattfinden (bzw. in anthropogenen Sekundärhabitaten, wie Tagebauen), wobei die Wechselkröten zu den salztolerantesten Anurenarten Europas zählen (siehe Literatur in ZAVADIL und PŘIKRYL 2003). Nach GISLÉN und KAURI (1959) gehören Wechselkröten zu den wenigen euryhalinen Amphibienarten, die Brackwasser bzw. Wasser höherer Salinität tolerieren (15–20 ‰). So konnten im Öresund (Schweden) rufende Männchen, Laich und Jungtiere im Wasser beobachtet werden. Bei einer Salinität von 3,6–4,0 ‰ entwickelte sich der Laich, es konnten jedoch keine Larven festgestellt werden. Von italienischen Wechselkröten [*B. balearicus*, *B. v. viridis*] ist bekannt, dass selbst Estuare als Laichhabitate genutzt werden (BOLOGNA und GIACOMA 2006, einschl. weiterer Literaturhinweise). Salinitätsmessungen aus Laichgewässern von Wechselkröten [Kontaktzone *B. v. viridis* mit *variabilis*] im Vorland des Nordwestkavkasus von KIRSCHY (2003) reichen von 5,1 bis 10,7 ‰.

Unabhängig von der Laichgewässerbeschaffenheit und Vegetation halten Wechselkröten ihre Vorzugstiefe für die Laichablage ein. In flachen Tümpeln mit nur sehr langsam abfallendem Boden laichen sie meist einige Meter weit vom Ufer entfernt, in Kiesgruben oder wassergefüllten Trichtern mit steiler abfallenden Rändern aber in unmittelbarer Ufernähe. Sind keine tieferen Bereiche vorhanden, laichen sie auch in nur eine Handbreit tiefem Wasser. Im Rhein-Main-Gebiet bevorzugt die Wechselkröte [*B. v. viridis*] dafür Gewässerzonen von 15–30 cm Tiefe (mittlere Wassertiefe 24 cm). NIEKISCH (1983) gibt als Laichtiefe mindestens 15 cm (mitunter auch bis zu 60 cm) an. Daraus folgt, dass die Wechselkröte eine Wassertiefe über 20 cm bei der Laichplatzwahl bevorzugt, während die Kreuzkröte oft Wassertiefen von weniger als 10 cm zum Ablaichen aufsucht (HEMMER und KADEL 1970).

Nach LABES (1983) spielen bei der Laichgewässerwahl die pH-Verhältnisse eine Rolle, z.B. wurden im ehemaligen Kreis Hagenow pH-Werte über 7,5 gemessen, während aus sauren Moorgewässern keine Reproduktionsnachweise vorliegen. VENCES und NIERHOFF (1989) konnten dagegen im Raum Köln keinen direkten Zusammenhang zwischen der Wahl des Laichhabitates und den in zahlreichen Gewässern untersuchten wasserchemischen Parametern feststellen. Die Gewässer

wiesen breite Spannen bei allen Parametern auf: pH ca. 6,5–10; Leitfähigkeit ca. 200–3400 $\mu\text{S}/\text{cm}$; Chlorid ca. 30–480 mg/l ; gelöstes Kohlendioxid 0–320 mg/l ; Hydrogencarbonat ca. 20–480 mg/l ; Gesamthärte ca. 5–32 dH. Allerdings scheinen Wechselkröten eine stärkere Präferenz für Laichgewässer mit einer höheren Gesamthärte zu haben als die Kreuzkröte (0–18 dH); z.B. fehlen Wechselkröten völlig in der Wahner Heide (0–6 dH). Möglicherweise ist dies eine Erklärung für das sympatrische bzw. getrennte Vorkommen der beiden Arten links und rechts des Rheins. Vergleichsmessungen in acht Laichgewässern von Wechselkröten in Italien ergaben ebenfalls alle hartes Wasser. Im Versuch zeigte sich, dass ähnlich wie bei Jungfischen die Larven bei gleicher Dichte, identischer Fütterung und Temperatur in hartem Wasser schneller als im weichen Vergleichswasser aufwuchsen. Damit haben die Larven in Flachgewässern mit hoher Gesamthärte eine größere Chance, noch vor der Austrocknung zur Metamorphose zu kommen. Unklar bleibt jedoch, ob die Gesamthärte selbst oder ein anderer, von ihr beeinflusster Faktor bestimmend ist. Mit einer höheren Sensibilität von Wechselkröten gegenüber den in schwachgepufferten weichen Gewässern (niedrige Carbonathärte) stärkeren pH-Schwankungen, könnte die Vorliebe für harte Laichgewässer ebenfalls erklärt werden (VENCES und NIERHOFF 1989).

Tagesverstecke: Nach HEMMER und KADEL (1970) halten sich Wechselkröten während der Laichzeit am Tage in bewachsenen, Deckung bietenden Zonen oder am Rand tieferer Stellen des Gewässers auf, wo sie sich leicht durch Abtauchen verbergen können. Zahlreiche weitere Beobachtungen weisen darauf hin, dass sie tagsüber meist in unmittelbarer Nähe (2–5 m) der Laich- und Rufgewässer unter Steinen, Brettern, in Steinhäufen, unter Steinstufen, in Mauerwerk und in Erdverstecken wie selbst gegrabenen körperlangen Höhlen am Fuße von Geländeabbrüchen, Kaninchenbauen und Mäuselöchern zu finden sind, in letzteren gelegentlich auch zu mehreren (NEHRING 1988, NIEKISCH 1983, WENDLAND 1971). KLEWEN (1981) berichtet aus Westfalen von Spalten zwischen oberflächlich anstehenden Kalken und hohl liegenden Steinplatten als Unterschlupf. Im Landkreis Tübingen hielten sich Jungtiere im August unter der ausgetrockneten Schlamm- bzw. Bodenschicht eines Gewässers auf (LÖDERBUSCH 1987).

Winterhabitat: Die Überwinterung der Wechselkröten erfolgt in Europa wohl fast immer an Land, in der Regel im Gebiet der Sommerlebensräume. Hinsichtlich der bis $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ kalten Winter Zentral- und Hochasiens berichtet KUZMIN (1999), dass hier die Vertreter der Untergruppe auch ganzjährig fließende Quellen ($+3\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$) zur aquatischen Hibernation nutzen. Als Winterquartiere dienen frostfreie Verstecke im Boden oder Nagerbauten, die häufig den Tagesverstecken ähneln. So wurde beispielsweise im Kreis Wernigerode (Harz) am 6.3. ein adultes Exemplar 1,5 m tief aus dem Sand ausgegraben. In Bereichen mit festerem bzw. steinigem Untergrund werden zur Überwinterung u. a. Spalten, Risse, Steinbruch-Abraumhalden, Höhlungen in Schuttablagerungen und Bohrlöcher genutzt (u.a. LESKOVAR und SINSCH 2001a). In Siedlungsbereichen

überwintern Wechselkröten auch, oft zu mehreren, in Heizhäusern, Stallanlagen, Bunkern und Kellern. In Rostock verbrachten etwa 100 Wechselkröten den Winter 1980/81 unter Bohlen, Platten und Schränken einer Baracke, in der über 20 °C und 70–90% relative Luftfeuchte herrschten (PLATH 1981).

Herpetozönose/Vergesellschaftung: Obwohl die Wechselkröte [*B. v. viridis*] beispielsweise in Baden-Württemberg oft als einzige Krötenart im Laichgewässer auftritt (40%), kann sie je nach naturräumlicher Region und Habitat, ausgenommen den Alpensalamander (*Salamandra atra*), mit allen in Mitteleuropa vorkommenden Amphibienarten vergesellschaftet sein (z.B. BAUER 1987, BERG et al. 1988, GLAW und VENCES 1989).

Im Kölner Raum sind Wechselkröten am häufigsten mit dem Teichmolch und Wasserfröschen (*Rana* kl. *esculenta*, *R. ridibunda*) vergesellschaftet. Bei flächendeckender Verbreitung von *Rana temporaria* bzw. bei Vorhandensein tieferer Gewässer treten Wechselkröten auch gemeinsam mit *Rana temporaria* bzw. *Bufo bufo* auf. Vergesellschaftungen mit *Triturus cristatus*, *Lissotriton helveticus*, *Alytes obstetricans*, *Bombina variegata* und *Rana arvalis* wurden nur vereinzelt beobachtet (GLAW und VENCES 1989). Aus Baden-Württemberg liegen Beobachtungen zur Vergesellschaftung (in Reihenfolge der Häufigkeit) mit *Bombina variegata*, *Rana temporaria*, *Rana* kl. *esculenta*, *Lissotriton vulgaris*, *Bufo bufo* und *Mesotriton alpestris* vor (BAUER 1987). Häufig kommen *Bufo v. viridis* und *Bufo calamita* sympatrisch vor. So berichteten z.B. FLINDT und HEMMER (1968b) von Populationen im rechtsrheinischen Bauschheim (Kreis Groß-Gerau), in denen *Bufo calamita* 87,1% und *Bufo v. viridis* 12,9% des Bestandes ausmachten, während in einer linksrheinischen Population bei Gensingen (Kr. Bad Kreuznach) die Wechselkröten deutlich überwogen (FLINDT und HEMMER 1969a). In der Niederrheinischen Bucht lassen sich hinsichtlich der Vergesellschaftung beider Arten ein links- und ein rechtsrheinischer Verbreitungstyp unterscheiden. Die linksrheinischen Populationen sind auf der Höhe von Köln mit *Bufo calamita* vergesellschaftet, während rechtsrheinisch beide Arten zwar nebeneinander, nicht aber im selben Habitat vorkommen (GLAW und VENCES 1989, 1991; GÜNTHER und PODLOUCKY 1996). Nach Untersuchungen von Teilflächen der Niederrheinischen Bucht erklärten LÖTTERS et al. (2003) dieses Phänomen vorläufig mit unterschiedlichen Habitategenschaften auf beiden Rheinseiten.

Im nördlichen Mitteleuropa können alle drei Krötenarten *Bufo bufo*, *B. calamita* und Wechselkröten [*B. v. viridis* und *B. variabilis*] den gleichen Lebensraum besiedeln (z.B. SINSCH et al. 1999). In den großen Sandebenen (etwa Poebene, Elsass, Rheinauen, Neusiedlersee, Ungarische Tiefebene) ist die Artenkombination Wechselkröten (*B. v. viridis*, [*variabilis*]), Knoblauchkröte (*Pelobates f. fuscus* / *P. f. insubricus*) und Laubfrosch (*Hyla arborea* / *H. intermedia*) häufig (K. GROSSENBACHER, persönl. Beob.). Im Tal des Tagliamento-Stromes in Nordostitalien sind Wechselkröten [*B. v. viridis*?] laut TOCKNER (2006) zwischen 5 und 165 m

üNN mit *B. bufo*, *Rana latastei*, *R. temporaria*, *R. dalmatina*, *R. lessonae* und *Hyla intermedia* vergesellschaftet.

KIRSCHHEY (2003) listet für Wechselkröten der Nordwestkaukasusregion *Rana ridibunda*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo verrucosissimus*, *Rana macrocnemis*, *Hyla arborea* und *Pelodytes caucasicus* als mögliche Artenkombinationen im Landhabitat zwischen Tiefland und Hochgebirge auf. Die nachträgliche Sequenzierung mitochondrialer DNA von KIRSCHHEYs (2003) Belegexemplaren ergab die Anwesenheit zweier evolutionärer Linien (vgl. Abb. 55; siehe Ströck et al. 2006: loc. 48, 49: [*B. v. viridis*]; loc. 51: [*variabilis*]).

PUPIN et al. (2007) nehmen an, dass Teichmolche (*Lissotriton vulgaris*) phonotaktisch positiv auf Rufe von Wechselkröten reagieren, aber bei Stimulation mit Erdkrötenrufen letztere bevorzugen. Dies sei ein Beleg dafür, dass die „Hypothese über die Anlockung fremder Arten“ (‘heterospecific attraction hypothesis’), ursprünglich für Vögel aufgestellt, auch auf Amphibienzönosen angewandt werden könne.

N a h r u n g : Die Larven ernähren sich omnivor und die postlarvalen Stadien ausschließlich carnivor. Ähnlich Kreuz- und Erdkröte gehen Wechselkröten nicht selektiv auf Beutejagd, sondern es werden die im jeweiligen Lebensraum vorhandenen, entsprechend der Größe und Bewegungsart zu bewältigenden Beutetiere gefressen. Dabei handelt es sich überwiegend um am Boden (Oligochaeta, Isopoda, Chilopoda, Diplopoda, Thysanura, Collembola, Carabidae, Cantharidae-Larven) bzw. im Kräuterstratum (Gastropoda, Araneidea, Orthoptera, Formicoidea, Lepidoptera-Larven u.a.) lebende Tiere (90.3%). Fliegende und Blüten besuchende sowie Wasser bewohnende Arten (dabei unabhängig ob flugfähige oder flugunfähige), spielen mit 8,1% bzw. 1,6% eine nur untergeordnete Rolle als Nahrungstiere. Bevorzugt werden laufende bzw. kriechende Beutetiere, während unbewegliche, springende, fliegende oder schnell auffliegende aufgrund der Jagdweise der Wechselkröte nur einen geringen Anteil ausmachen (OPATRŇÝ 1979). OPATRŇÝ (1982 in BARUŠ et al. 1992) untersuchte ferner das Beutesprektrum in den Mageninhalten von 653 adulten und subadulten Wechselkröten in Mähren/Tschechien. Es ergab sich eine Dominanz von Coleoptera (43%; Carabidae, Curculionidae, Chrysomelidae, Staphylinidae), gefolgt von Formicidae (22%), Aranea (9,04%), Isopoda (1,83%), Collembola (3,91%) und anderen Arthropodentaxa, inclusive Fluginsekten und geringe Mengen von Gastropoda (0,18%) und Lumbricidae (0,27%). Bei juvenilen Exemplaren überwogen dagegen Pflanzenläuse (Aphidina, Coccina, Psyllina), Springschwänze (Collembola), Käfer (Coleoptera), Hautflügler (Hymenoptera) und Milben (Acarina). In Polen kam JUSZCZYK (1987) zu ähnlichen Ergebnissen: Coleoptera-Larven (bis 40%), Rüsselkäfer (Curculionidae; bis 43%), Ameisen (Formicidae; bis 43%), Spinnen (Araneida; bis 28%). In einer Untersuchung des Nahrungsspektrums der Wechselkröte im Raum Koblenz (Rheinland-Pfalz) stellten LESKOVAR et al. (2004) an-

hand von Kotanalysen ebenfalls Insekten als Hauptanteil an Beuteorganismen fest: Hymenoptera (42,5%, davon 40% Formicidae) und Coleoptera (34,5%, davon 14,2% Carabidae). KUZMIN (1999: Tab. 30) präsentiert anhand einer umfassenden Zusammenstellung von Literaturquellen aus dem europäischen Teil der ehemaligen Sowjetunion Nahrungsanalysen von Wechselkröten, die fast alle erhebliche Anteile von Coleoptera, Formicoidea, anderen Hymenoptera und zahlreicher weiterer Arthropoda und Mollusca aufwiesen. Untersuchungen zur Ernährungsbiologie von Wechselkröten aus Osteuropa wurden von TOMOV (1990) für Bulgarien [*variabilis*] und durch PRŤOVÁ und VOSTAL (1988) für die Slowakei [*v. viridis*] vorgelegt. Letztere Autoren finden hohe Anteile von Homoptera (19,55%), neben Coleoptera (13,05%), Collembola (11,15%), Araneida (2,96%) und Mollusca (3,61%). Stechende Insekten (z.B. Wespen, Bienen) werden erst nach individueller Erfahrung gemieden, während Mimikry (z.B. einige Syrphiden), aposematische Färbung, Katalepsie und repugnatorische Geruchsdrüsen nicht vor dem Gefressenwerden schützen (OPATRŇÝ 1979). Auffällig in sehr vielen Nahrungsanalysen ist der hohe Anteil an Ameisen (Formicidae), einer Tiergruppe, die von vielen andern Amphibienarten gemieden wird.

Aufgrund ihrer überwiegend nächtlichen Lebensweise erfolgt die Nahrungsaufnahme während der Dämmerungs- und Nachtzeit, allerdings gehen Wechselkröten auch tagsüber, gelegentlich selbst bei sonnigem Wetter auf Beutejagd. Nach OPATRŇÝ (1979) enthielten während der Lichtphase untersuchte Wechselkröten im Durchschnitt 12,77 Evertebraten im Magen, in den Nachtstunden dagegen 24,07 Individuen. Der Mageninhalt schwankte zwischen 100 bis 700 mg, dies entspricht 1–3% des Körpergewichts. In vielen Bereichen des Verbreitungsgebietes (z.B. Ostdeutschland: GÜNTHER und PODLOUCKÝ 1996, Mittelmeergebiet und Mittelasien: eigene Beobachtungen) konnten Wechselkröten während der Sommermonate beobachtet werden, wie sie unter Leuchten angeflogene Insekten (Schmetterlinge, Käfer etc.) erbeuteten. Bei der Nahrungssuche legen manche Tiere nach EIBL-EIBESFELDT (zit. in BLAB 1986) in einer Nacht bis zu 1 km zurück. MIENIS (1987) berichtet, dass Wechselkröten auch Gehäuseschnecken fressen. FREISLING (1948) beobachtete und beschrieb die Nahrungsaufnahme von juvenilen und adulten Wechselkröten im Detail, wobei jedoch teilweise anthropomorphe Interpretationen des Verhaltens eingesetzt wurden. MAZZOTTI et al. (2002) studierten die Nahrungsaufnahme bei einer einzelnen Wechselkröte aus der Poebene und kamen zu dem wenig überraschenden Schluss, dass die Benutzung der Vorderbeine die Nahrungsaufnahme beschleunigt und dass die benötigte Zeit zum Verschlucken nicht nur von der Größe der Nahrung, sondern auch von ihrer Position im Maul nach dem Zuschnappen abhing.

Fortpflanzung: Die Laichzeit beginnt in Europa je nach Region Ende März bis Mai und endet im August (Ausnahmen für Sizilien, s.u.), ist aber stark von Temperatur und Niederschlagsereignissen abhängig.

SINSCH und KELTSCH (2002) nennen als früheste Laichtermine [*B. v. viridis*] für die Jahre 1999–2001 im Raum Koblenz (Deutschland) den 30.03., 01.04. und 24.03., während die Reproduktionsperiode am 09.07., 14.07. bzw. 07.06. endete. Allerdings war die Fortpflanzungsaktivität nicht gleichmäßig verteilt, sondern ein Schwerpunkt lag im Frühjahr. FLINDT und HEMMER (1967b) beobachteten in der ersten Aprilwoche (1966) ein „schlagartiges“ Einsetzen des Abblaus im Rhein-Main-Gebiet [*B. v. viridis*], nachdem auf Wochen kühler Witterung einige Tage mit Luft- und Wassertemperaturen über 10 °C folgten. Anfang April beginnt bei entsprechendem Wetter auch die Laichzeit im Berliner Raum, wie z.B. ein Amplexus-Paar [*B. v. viridis*] am 11.4.1967 in einem Feldweiher bei Mahlsdorf zeigt. Im Kreis Wurzen/Sachsen [*B. v. viridis*] wird der 9.4.1982 als früher Laichbeginn genannt. Ab Mitte April sind balzende und laichende Wechselkröten keine Seltenheit, die Hauptfortpflanzungsaktivitäten liegen jedoch zwischen Ende April und Mitte Juni. Rufende Tiere im Juli kommen immer wieder vor, z.B. wurden am 4.7.1983, 23.7.1983 und 24.7.1983 jeweils mehr als 20 rufende Männchen im Kreis Leipzig gehört. Laich wurde noch am 4.7.1983 gefunden. Im Kreis Borna/Sachsen wurden in einem Gewässer Anfang Mai 1984 und am 12.8. des gleichen Jahres etwa zehn Rufer registriert, ein Hinweis auf die gestaffelten Fortpflanzungsaktivitäten mancher Wechselkröten-Populationen. Manche Populationen scheinen das Abblaus dagegen innerhalb eines Zeitraumes von drei bis vier Wochen abzuwickeln (GÜNTHER und PODLOUCKY 1996).

In Skandinavien [*variabilis*] erfolgt die Eiablage Mitte Mai, im Ausnahmefall auch schon Ende April bis in den Hochsommer (CEDHAGEN und NILSON 1979). In Italien zieht sich die Reproduktionsphase je nach Vorkommensgebiet von Mitte Februar bis Anfang April (Sardinien, Portoscuso, [*B. balearicus*]) bzw. von Ende März bis Ende Juli (Spotorno, Ligurien [*B. balearicus*]) hin, dazwischen liegen alle Übergänge (CASTELLANO et al. 1999). So stellten LAORETTI et al. (2000) in Ligurien/Italien [*B. balearicus*] eine extrem lange Fortpflanzungszeit (62–116 Tage) von Ende März (22.3.) bis Juni, gelegentlich Juli (15.7.) fest. Dabei ist die Anzahl der an der Fortpflanzung beteiligten Kröten nicht konstant, sondern kurzzeitig sehr hoch, unterbrochen von Perioden, in denen die Laichaktivität deutlich zurückgeht. Nach Beobachtungen von FRITZ et al. (1993) begann die Fortpflanzungsaktivität 1993 in Kalabrien bereits vor dem 4. April, in Lucanien und Südapulien in der Zeit vom 4.-10. April.

Im Südtessin (Schweiz) begann die Fortpflanzungszeit bereits Anfang März, wie der Fund von Wechselkrötenlaich [*B. v. viridis*?] am 6. März 1997 zeigt (GROSSENBACHER 2003).

Nach CASTELLANO et al. (2004) produzieren größere NW-italienische Wechselkrötenweibchen [*B. balearicus*] mehr Laich mit zudem größeren Eiern als kleinere Tiere. Zugleich legten gut konditionierte Weibchen körperlängenunabhängig mehr Laich ab als schlecht konditionierte und speicherten außerdem

mehr Energie für Wachstum und Überleben als solche, die in schlechterem Zustand waren. Körpergrößen- und konditionsunabhängig war schließlich, dass Weibchen, die mehr Eier ablegten, weniger Energie pro Ei investierten.

Lo VALVO und GIACALONE (2005) berichten zur Laichphänologie anhand einer Population vom Monte Pellegrino (bei Palermo, Sizilien, Typusort von *B. siculus*) und detaillierter, anhand weiterer Populationen, SICILIA (2006) und SICILIA et al. (2006; alle Taxa in den drei Artikeln noch als *B. viridis* bezeichnet). Alle Autoren fanden klare Unterschiede zwischen der kurzen Laichzeit (Februar bis April) der Wechselkröten des italienischen Festlandes [*B. balearicus*], einschließlich des benachbarten Kalabriens, gegenüber der deutlich längeren, potentiell bimodalen Laichzeit (Januar-Juni und September-November) der endemischen Sizilianischen Wechselkröte (*B. siculus*). STÖCK et al. (2008) diskutieren dies als möglicherweise phylogenetisch bedingt: Auch beim mit *B. siculus* am nächsten verwandten nordafrikanischen *B. boulengeri* besteht nach wenigen Hinweisen (SALVADOR 1996) eine größere ökologische und jahreszeitliche Plastizität der Laichzeit.

Das saisonal späte Laichen mancher mitteleuropäischer Wechselkröten (eventuell handelt es sich vorwiegend um solche, die erst im betreffenden Jahr geschlechtsreif geworden sind) führt zum Auftreten von Larven und frisch verwandelten Jungtieren noch in den Monaten August und September, ja selbst im Oktober (1981) konnten im Kreis Wurzen (Deutschland) noch ca. 500 Larven nachgewiesen werden.

Zwei Sonderfälle wurden aus dem Leipziger Raum (Kreis Borna) bekannt. So wurden am 24.4.1986 in den warmen Abwässern eines Braunkohlekraftwerkes ca. 50 gerade metamorphosierte Jungtiere und ebenso viele Larven beobachtet, die auf ein Ablachen in den Herbst- und Wintermonaten schließen lassen. Ebenso wurden am 22.1.1988 vier Paare im Amplexus in einem etwa 20 °C warmes Abwasser führenden Graben des Stahlwerkes Bösdorf festgestellt. Die Paare laichten erfolgreich ab, denn am 25.2.1988 konnten dort etwa 2.000 Larven registriert werden. Am 5.4.1988 wurden noch ca. 1.800 Kaulquappen gezählt, gleichzeitig waren wieder drei laichende Paare anwesend. Diese Befunde zeigen, dass neben endogenen Faktoren auch die Temperaturbedingungen einen entscheidenden Einfluss auf das Sexualverhalten von Wechselkröten ausüben können und sie sich damit ausgesprochen opportunistisch verhalten (GÜNTHER und PODLOUCKY 1996).

Populationsdynamik: *Alter:* Es ist anzunehmen, dass die meisten Formen der Wechselkröten im zweiten Jahr geschlechtsreif werden, einige Männchen erreichen vermutlich unter günstigen Aufwuchsbedingungen bereits nach einem Jahr die Geschlechtsreife. Dies wird besonders auf Formen im Süden des Gesamtareals zutreffen, wo keine längere Winterruhe vorkommt. In Menschenobhut gehaltene Tiere erreichen durchaus ein Alter von mehr als

zehn Jahren (M. Stöck, persönl. Beob.), was jedoch auch im Freiland erreicht werden kann (s. u.), sofern die Schätzungen auf der Basis der Skelettochronologiedaten richtig sind.

Daten zum Alter von Wechselkröten beruhen meist auf der außerordentlich sensiblen und leicht subjektiven Faktoren unterworfenen Skelettochronologie: SCHNÄBELE (1987) beurteilte die Methodik anhand von 86 Wechselkröten kritisch. SINSCH et al. (2007) untersuchten Geschlechtsreife, Überlebensdauer, potentiell reproduktive Lebensspanne und altersabhängige Wachstumsrate in vier Wechselkrötenpopulationen [*B. v. viridis*] in West- und Ostdeutschland (127 Weibchen, 374 Männchen) mittels skelettochronologischer Altersbestimmung. Während bei Männchen die Zeit bis zum Erreichen der Geschlechtsreife zwischen 1–3 Jahren variierte und als einziger der fünf Parameter signifikant mit der Intensität der menschlichen Landnutzung im Untersuchungsgebiet korreliert war, konnte für die Weibchen eine signifikante Korrelation zwischen Habitatqualität und Langzeitüberleben (bis 15 Jahre) sowie potentiell reproduktiver Lebensspanne (bis acht Jahre) gefunden werden.

Mittels Skelettochronologie untersuchten GOKHELASHVILI und TARKHNISHVILI (1994) die Alterszusammensetzung der fortpflanzungsfähigen Mitglieder einer Wechselkrötenpopulation [*variabilis*] in Georgien (Borjomi-Schlucht). Für das Erreichen der Fortpflanzungsfähigkeit fanden sie ein Mindestalter von zwei Jahren für männliche und von drei Jahren für weibliche Wechselkröten. Das mittlere Alter der an der Fortpflanzung beteiligten Männchen betrug 3,7 Jahre, bei den Weibchen waren es sogar 4,9 Jahre. Weibchen erreichten ein Maximalalter von 10 Jahren.

GIACOMA (1999) und Rosso et al. (2000) stellten in mehreren nordwestitalienischen Populationen [*B. balearicus*?] mit Hilfe der Skelettochronologie das Alter von geschlechtsreifen Männchen fest (zwei bis elf Jahre, wobei die höchste Häufigkeit je nach Population zwischen sechs und acht Jahren gefunden wurde). Das mittlere Alter variierte in den verschiedenen Populationen zwischen 3,5 und 7,4 Jahren.

Nach SINSCH et al. (1999) interagieren die Individuen einer großen Wechselkrötenpopulation (ca. 1000 Tiere [*B. v. viridis*]) in den jeweiligen Lokalpopulationen als Teile derselben Metapopulation, und die Nachkommen der wenigen Quellpopulationen (source) erhalten durch Einwanderung die zahlreichen, selbst nicht ausreichend reproduzierenden Teilpopulationen (sink). Dabei hielten die Autoren diese Population am Westrand des Hauptverbreitungsgebietes – trotz ihrer in diesem Randbereich suboptimalen Lebensbedingungen mit besonders hoher Wintermortalität der Jungtiere (vgl. auch LESKOVAR und SINSCH 2000) – für seinerzeit nicht gefährdet.

Geschlechterverhältnis: OPATRŇÝ (1974 in BARUŠ et al. 1992) fand in Mähren/Tschechien ein Verhältnis von ♂♂:♀♀ = 8:5. In italienischen Populationen stellte GIACOMA (1999) eine niedrige Populationsgröße und ein sehr stark

schwankendes und durch Männchen dominiertes Geschlechterverhältnis fest, das je nach Population zwischen 1,2:1 bis 30:1 lag; die Mehrzahl der Werte liegt jedoch im Bereich 3:1 bis 5:1. In einer vergleichenden Studie fanden GIACOMA et al. (2000) in Moldavien wesentlich ausgeglichene Geschlechterverhältnisse von 2,6:1 und 1,7:1. BECKMANN et al. (2003) geben ein Geschlechterverhältnis $\sigma\sigma:\varphi\varphi = 1,5:1$ aus dem Raum Berlin an, FLINDT und HEMMER (1968b) bei Darmstadt (Hessen) ein solches von 2,8:1. SINSCH et al. 1999 stellen bei Koblenz (Rheinland-Pfalz) am Laichgewässer ein $\sigma\sigma:\varphi\varphi$ -Verhältnis von 7,4:1, in den Tagesverstecken von 1:1, gesamthaft von 3,2:1 fest.

Es ist dennoch davon auszugehen, dass Wechselkröten in der Gesamtpopulation grundsätzlich ein ausgeglichenes (50:50)-Geschlechterverhältnis aufweisen. Die Anwesenheit der Geschlechter am Laichgewässer ist von sehr unterschiedlicher Dauer. Während die Weibchen lediglich zum Ablachen anwandern, rufen die Männchen über Tage oder Wochen. Auch ein späterer Eintritt der Geschlechtsreife und eine nicht alljährliche Fortpflanzung der Weibchen verschieben das Geschlechterverhältnis am Laichgewässer zugunsten der Männchen. Diese Problematik wurde auch durch PETERS (1971) anhand der seinerzeit relevanten Literatur für Wechselkröten aus der Mongolei [*B. pewzowi*] diskutiert, der anhand von 81 Tieren ein Geschlechterverhältnis von $\sigma\sigma:\varphi\varphi = 1:2$ fand. Da zentralasiatische Wechselkröten die Gewässer auch, wie in diesem Fall, nach der Laichzeit aufsuchen, um Wasser durch die Haut aufzunehmen, kann hier von einem realistischeren Zahlenverhältnis ausgegangen werden, als bei Zählungen ausschließlich am Laichgewässer.

Bestandsgrößen: Systematische, detaillierte Angaben zur Bestandsgröße von Wechselkröten fehlen aus dem überwiegenden Teil des Verbreitungsgebietes, in den meisten Fällen finden sich nur Hinweise in Untersuchungen einzelner Populationen bzw. auf regionaler Ebene. Meist beziehen sich die Angaben auf die Anzahl rufender Männchen an einzelnen Ruf- oder Laichgewässern und spiegeln nur Mindestzahlen wider. Zwischen der an einem Einzelgewässer bzw. in einer Metapopulation festgestellten Bestandsgröße wird häufig nicht unterschieden, auf Hinweise zur Raumgröße wird weitgehend verzichtet. Daher beschränken sich die Aussagen oft auf Bestandszahlen von wenigen bis zu weit über 100 Tieren. Dabei ist festzustellen, dass sich Daten zu besonders großen Populationen auf einen weiter zurückliegenden Zeitraum beziehen, die Bestandsgrößen jährlich sehr stark schwanken können und in zahlreichen Fällen durch Beeinträchtigungen des Lebensraums (z.B. Fischbesatz, Baumaßnahmen) drastisch heruntergegangen oder bereits erloschen sind (z.B. FOG 2003, HESSELSØE 1997). GRUBER et al. (1994) unterteilen Populationen der Wechselkröte in folgende Größenklassen: 1–10 ad. = sehr kleine, 11–50 ad. = kleine, 51–100 ad. = mittelgroße, 101–350 ad. = große und > 350 ad. = sehr große Populationen.

Für Deutschland ist auffallend, dass der überwiegende Teil aller festgestellten Bestandszahlen unter zehn adulten Individuen liegt (z.B. WINKLER und DIER-

KING 2003, WINKLER 2005: Schleswig-Holstein; HERRMANN et al. 2003, PODLOUCKY 2003: Niedersachsen; NEHRING 1989: Mecklenburg-Vorpommern; BERGER 2003: Sachsen; NÖLLERT et al. 2003: Thüringen; FROMHAGE et al. 2003: Rheinland-Pfalz). Für einige Bundesländer liegen spezielle Auswertungen vor: In Sachsen wurden in 77% der Vorkommen (415) 20 oder weniger Adulti, in 13 Fällen (2,4%) über 100 Adulti, davon vier Fundpunkte mit über 200 Adulti ermittelt (ZÖPHEL und STEFFENS 2002). In Baden-Württemberg handelt es sich bei über 85% der Fundortangaben um weniger als 20 rufende Männchen, bei zwei Dritteln sogar um unter fünf. Nur von drei Fundorten liegen Meldungen bis zu 1.000 Adulti vor und aus früheren Jahren gibt es Hinweise zu zwei Populationen mit mehr als 1.000 Adulti (LAUFER und PIEH 2007). KÜHNEL und KRONE (2003) fanden in Berlin in 82% aller 102 Laichvorkommen weniger als 20 Adulti und nur an einem Laichplatz (1%) mehr als 200 Adulti. Weitere graphische Darstellungen finden sich bei NÖLLERT et al. (2003), FROMHAGE et al. (2003). Bei diesen Angaben muss allerdings berücksichtigt werden, dass nicht jede Feststellung von Wechselkröten, meistens rufende Männchen, auf eine reproduzierende Population hinweist, sondern dass die Art aufgrund ihrer ausgeprägten Migrationsfähigkeit in der Lage ist, auf ein günstiges und lokal wechselndes Angebot besiedelbarer Kleingewässer zu reagieren.

Mit 2.000–3.000 Exemplaren auf der Rheinschanzinsel und bei Oberhausen-Rheinhausen (FREY und ZIEGER, mündl. Mitt.) erreicht die Wechselkröte im Oberrheinischen Tiefland offensichtlich ihre größten Populationen; zahlreiche weitere Hinweise auf große bis sehr große Populationen, insbesondere in Nordostdeutschland und im Raum München, finden sich bei GÜNTHER und PODLOUCKY (1996).

Aus weiteren europäischen Ländern liegen ähnliche Befunde vor: In Schweden gibt es nur eine Population mit mehr als 100 Adulti, die beiden anderen noch existierenden Populationen [*variabilis*] liegen unter 20 Adulti (ANDRÉN und NILSON 2003). In Dänemark [*variabilis*] wurden 1993 an einem Standort auf der Insel Møn etwa 10.000 Tiere (FOG 2003), auf der Insel Sprogø Anfang der 1990er Jahre anhand der Fang-Wiederfang-Methode etwa 2.000 Tiere ermittelt (HESSELSØE 1997). Neben einigen weiteren Populationen mit mehreren hundert Exemplaren (AMTKJÆR 1988, BRIGGS 2003) sind viele weitere Populationen dagegen sehr klein (FOG 2003). Für das Elsass/Frankreich [*B. v. viridis*] gibt BAUMGART (2003) für eine Population 132 Wechselkröten (Adulti, Subadulti) an, die an einem Amphibienzaun gefangen wurden. Aus der Slowakei berichtet BELANSKÝ (2003) über einige Funde mit mehr als 100 Adulti [*B. v. viridis*] sowie einem Vorkommen mit tausenden Adulti; aber auch für die übrige Slowakei findet sich ein sehr hoher Anteil von Fundpunkten mit nur geringen Bestandszahlen.

Prädatoren: Es ist zu vermuten, dass die „Fressfeinde“ sowohl der Larven und Jungkröten als auch der Adulti weitgehend die gleichen wie die von *Bufo calamita* sind. Dazu gehören Egel, Wasserinsekten (z.B. Schwimmkäfer, Libellenlarven), Fische, andere Amphibienarten, Reptilien, Vögel und Säugetiere. FLINDT (zit.

in VEITH und VIERTTEL 1993) beobachtete in einem Tümpel in Baden-Württemberg bei etwa einem Drittel der dortigen jungen Wechselkröten Veränderungen fast ausschließlich der Hinterextremitäten (meist Verlust von Teilen der Extremitäten). Er führte diese Schädigungen auf die in hoher Zahl vorkommenden Libellenlarven sowie auf Kannibalismus zurück. Nach neueren Untersuchungen von VEITH und VIERTTEL (1993) an Erdkrötenlarven mit vergleichbaren Schädigungen stellt sich die Frage, inwieweit ggf. der Rollegel *Erpobdella octoculata* für derartige Verletzungen verantwortlich sein könnte.

HEMMER und KADEL (1973) spekulieren, dass eine höhere Eizahl als bei der Kreuzkröte auf nahrungsreichere Gewässer mit einer größeren Feinddichte schließen lassen. Trotz zahlreicher Hinweise auf verschiedene Fressfeinde liegen über die Auswirkungen der Prädation auf einzelne Populationen keine gezielten Untersuchungen vor.

Leider ohne nachvollziehbare konkrete Quellenangaben stellt KUZMIN (1999) eine lange Liste von Fressfeinden der Wechselkröten für das Gebiet der ehemaligen Sowjetunion zusammen, darunter Schlangen (*Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Phyas mucosus*, *Naja oxiana*, *Vipera berus*, *V. lebetina*, *Echis carinatus*, *Agkistrodon habys*), Echsen (*Ophisaurus apodus*, *Varanus griseus*), Säuger (*Erinaceus europaeus*, *Lutra lutra*, *Mustela lutreola*, *M. nivalis*, *M. vison*, *M. putorius*, *Meles meles*, *Rattus norvegicus*, *Felis catus*) und Vögel (*Ardea cinerea*, *Nycticorax nycticorax*, *Ixobrychus minutus*, *Corvus frugilegus*, *C. corax*, *Accipiter badius*, *Buteo buteo*, *B. hemilasus*, *B. rufinus*, *Batastur indicus*, *Circus ferox*, *C. gallicus*, *Milvus korschun*, *Falco vespertinus*, *Otus tarda*, *Strix aluco*).

Das Vorkommen von Fischen in den Laichgewässern scheint die Reproduktion der Wechselkröten stark einzuschränken oder total ausfallen zu lassen, wie Erfahrungen mit Karauschen, Goldfischen (*Carassius* sp.), Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*) und Sonnenbarschen belegen (AMTKJÆR 1988, GÜNTHER und PODLOUCKY 1996 einschließlich weiterer Literaturhinweise). Unter den Amphibien sind Teichfrösche (*Rana esculenta*) als Prädatoren von Anuren-Larven bekannt. Mehrfach konnten Ringelnattern (*Natrix natrix*) beim Verschlingen von Wechselkröten beobachtet werden (SCHULER 1987). Als Prädatoren der Larven unter den Vögeln treten u.a. Hausenten (NEHRING 1989), Stockenten (*Anas platyrhynchos*) und Möwen (*Laridae*) (OBST 1986) sowie Graureiher (*Ardea cinerea*) und Rabenkrähen (*Corvus c. corone*) auf (ANDRÄ 1994). Aus der israelischen Negev-Wüste berichten BLAUSTEIN und MARGALIT (1994), dass Mückenlarven Wechselkrötenkaulquappen fressen können und in Laichgewässern bei sehr hoher Dichte eine Bedrohung darstellen.

Verhalten. Aktivität: *Jahresaktivität*: In Mitteleuropa [*B. v. viridis*] beginnt die Aktivitätszeit temperaturabhängig im März/April und endet im September/Oktober; in Skandinavien [*variabilis*] dauert sie von April (ausnahmsweise auch hier bereits ab März) bis Ende September (CEDHAGEN und NILSON 1979). In Deutschland verlassen Wechselkröten an der Küste [*variabilis*?] und

in den Bergen [*B. v. viridis*] ihre Winterquartiere einige Wochen später als in den mitteldeutschen Flachländern. Hier sind bei günstigem Wetter, d.h. wenn die Bodentemperaturen 8 °C überschreiten, die ersten Tiere schon im März auf Wanderschaft, einzelne rufen bereits zu dieser Zeit.

Für Wechselkröten auf der dänischen Insel Samsø [*variabilis*], die durch Transponder markiert waren, konnte RICH (1995) Ende März bis Anfang April die frühesten an das Laichgewässer anwandernde Tiere feststellen. Die Sommerlebensräume dieser markierten Tiere lagen bis zu 810 m vom Gewässer entfernt; für unmarkierte Jungtiere konnten Wanderdistanzen von mindestens 1 km festgestellt werden. LESKOVAR und SINSCH (2005) ermittelten maximale Wanderungsdistanzen von 665 m bei mit „reflector tags“ markierten juvenilen Wechselkröten [*B. v. viridis*] aus dem Rheinland.

Außergewöhnlich ist das Auftreten von adulten Wechselkröten Ende September in einem Gewässer in Ostdeutschland (bei Borna) [*B. v. viridis*]. Die jahreszeitlich spätesten Nachweise aktiver Tiere stammen in Deutschland von Ende Oktober (GÜNTHER und PODLOUCKY 1996).

KATZ und GIL (1997) ermittelten bei Wechselkröten aus Israel [*variabilis*] bei Temperaturen < 8–10 °C eine um 1–2 °C erhöhte Körpertemperatur gegenüber der Umgebungstemperatur. Unterhalb 4 °C schlug das Herz immer noch mit 6–9 Schlägen/min. Die Autoren schließen daraus auf eine gute Anpassung der Wechselkröten an tiefe Temperaturen. KATZ et al. (1997) ermittelten in einem Temperaturtunnel eine Vorzugstemperatur von 27 °C und interpretieren diesen hohen Wert als Schutzwall gegen zu hohe und damit letale Temperaturen. Nach RESHETNIKOV (1999) orientieren sich die Wechselkröten auf der Suche nach Wasser, falls akustische und visuelle Stimuli fehlen, entlang eines Feuchtigkeitsgradienten. Nach HOFFMANN und KATZ (1999) zeigen Wechselkröten aus humideren Gebieten Israels bei 8% Wasserverlust ein Wassersuchverhalten, solche aus ariden Gebieten (West Bank) erst bei 14% Wasserverlust. Ein Wasserverlust von 30% ist noch nicht letal. Sind sie allerdings wassergesättigt („fully hydrated“), so zeigen die Kröten aus ariden Gebieten deutlich häufiger ein Wassersuchverhalten als solche aus humideren Gebieten (HOFFMANN 2006).

Tagesaktivität: FLINDT und HEMMER (1971) ermittelten bei Wechselkröten im Terrarium außerhalb der Laichzeit eine ausgeglichene Aktivitätskurve im Tagesgang als bei *Bufo calamita*, mit einem Maximum um 22 Uhr und einem Minimum morgens um 7 Uhr. In den Nachmittagsstunden war die Aktivität gegenüber *Bufo calamita* erhöht, in den Nachtstunden vermindert. FLINDT und HEMMER (1967b) bestimmten eine Beleuchtungsstärke von im Mittel 1800 Lux für das Einsetzen der Paarungsrufe. Wechselkröten sind zwar vor allem in den Abendstunden rufaktiv, jedoch nicht so ausschließlich wie viele andere Anurenarten. Auch am helllichten Tage werden mitunter rufende Männchen gehört, so etwa am 31.5.2007 um 11:30 Uhr in einer unter Wasser stehenden Autobahnunterführung bei Domodossola [*viridis*] (K. Grossenbacher pers. Beob.). Die

Wassertemperatur dürfte von größerer Bedeutung als die Lufttemperatur sein. Wind und tiefe Temperaturen vermindern die Rufaktivität, die unterhalb von 7–8 °C zum Erliegen kommt (vgl. auch Abschnitt Rufverhalten).

Ausbreitung und Wanderleistungen: In Gebieten mit stabilen Populationen können Wechselkröten aufgrund ihrer geringen Ansprüche an die Habitatausstattung und ihrer wenig ausgeprägten Ortstreue als Pionierart neu entstandene Lebensräume spontan besiedeln. Linienhafte Strukturen in der Zivilisationslandschaft dienen häufig als Leitlinie bei der Ausbreitung (BLAB et al. 1991), wobei sie bis zu 8–10 km weit „umhervagabundieren“ und so neue Lebensräume und Laichgewässer erschließen können (GEIL 1962), in denen sie dann wiederum über mehrere Jahre verbleiben. BLAB (1986) bezeichnet dies als „springende Dislokation“. SAUER (zit. in BLAB et al. 1991) ermittelte allerdings nur Maximalwerte von 1800 m, während das Gros der Tiere in einem Radius von 600 m gefunden wurde. Das Ausbreitungspotential scheint weniger durch mikroklimatische Bedingungen der Landschaftsbestandteile begrenzt zu sein, als durch andere Elemente wie Verstecke und Nahrungsangebot. Die hohen Wanderleistungen in kürzester Zeit selbst durch trockene Agrarflächen sind als diesbezügliches Indiz zu werten (BLAB et al. 1991). Nach FLINDT und HEMMER (1968b) scheinen Wechselkröten in noch größerem Umfang zwischen den Laichperioden umherzuwandern als die Kreuzkröte *Bufo calamita*.

Überwinterung: Die Hibernation ist abhängig von der Temperatur und reicht z.B. in Tschechien [*B. v. viridis*] von Oktober bis Mitte November, in Skandinavien [*variabilis*] auch von Ende September bis März oder Anfang April (CEDHAGEN und NILSON 1979, OPATRŇY 1980b in BARUŠ et al. 1992). In Deutschland stammen jahreszeitlich späte Nachweise aktiver Tiere aus Leipzig (6.11.1974) und Strasburg/Mecklenb.-Vorp. (8.11.). Im Frühjahr verlassen die Wechselkröten an der Küste und in den Bergen ihre Winterquartiere einige Wochen später als in den mitteldeutschen Flachländern. Hier sind bei günstigem Wetter, d.h. wenn die Bodentemperaturen 7 °C überschreiten, die ersten Tiere schon im Februar (21.2.1997 bei Boxberg (Sachsen); PANNACH 2000) oder im März auf Wanderschaft (z.B. 12.3.1989: Kietz/Oder; GÜNTHER und PODLOUCKY 1996). Nach KOWALEWSKI's (1974) Beobachtungen in der Umgebung von Czestochowa (Polen) begeben sich die Wechselkröten [*B. v. viridis*] erst bei einer Bodentemperatur von 5–6 °C in ihre Winterquartiere. LESKOVAR und SINSCH (2001a) konnten bei telemetrisch untersuchten Wechselkröten noch Wanderaktivitäten bis zum 23.10.1999 bzw. 12.12.2000 feststellen, wobei Wanderstrecken von 0 bis zu 246 m, in einer Nacht bis zu 200 m, zurückgelegt wurden. Die Temperaturschwellen lagen bei 5,4/5,8 °C Lufttemperatur bzw. 5,4/8,0 °C Bodentemperatur. Wechselkröten zeigen damit eine höhere Temperatursensibilität als die Kreuzkröte. Die Kerntemperatur (core temp.) unterschied sich von der Um-

gebungstemperatur, fiel aber nicht unter 3,5/4,0 °C, währenddessen die Lufttemperatur auf -5,3 bzw. -7,0 °C sank. Bei jeder Untergrundtemperatur behielt die Wechselkröte signifikant höhere Kerntemperaturen als *B. calamita*, was eine Präferenz für wärmere Überwinterungspplätze zeigt. FOG (2003) kommt zum Schluss, dass adulte Wechselkröten über den ganzen Winter mehr oder weniger aktiv sein können, im Gegensatz zur Kreuzkröte.

Kommunikation: Paarungsrufe: Wechselkrötenmännchen erzeugen einen attraktiven, klangvollen Paarungsruf, der im Klang eher an einen Kanarienvogel oder ein Insekt denken lässt. Ähnlichkeiten bestehen auch mit Feldschwirl und Maulwurfsgriille. Wechselkrötenrufe sind in der gesamten Untergruppe durch ein langgezogenes, in Tonhöhe und Lautstärke leicht ansteigendes Trillern charakterisiert (beim Zirpen von Maulwurfsgriillen verändert sich die Tonhöhe nicht, und bei ihnen, ebenso wie bei den Schwiirlen, werden die Töne meist viel länger, manchmal minutenlang, durchgezogen). Die maximale Lautstärke wird nach 1/3 bis 1/2 der Gesamtrufdauer erreicht. Die Frequenz steigt bei einem typischen Ruf von ca. 1250 Hz auf 1500 Hz, das sind rund drei Halbtöne im Bereich es“ bis fis“. Die Hauptenergie konzentriert sich auf die, allerdings körperlgrößenabhängige, Grundfrequenz von ca. 1400 Hz, wobei zwei bis drei schwache Obertöne feststellbar sind. Ein vollständiger Triller, d.h. ein Ruf, dauert bei *B. v. viridis* 2–12 Sekunden und besteht aus 46–162 Impulsen von 17–70 ms Dauer (SCHNEIDER 2005; Aufnahmen vom Neusiedlersee). GIACOMA et al. (1997) analysierten Lockrufe im Raum Turin und in Reggio Calabria [*B. balearicus*]: die Rufe dauerten 1,4–6,9 s, bestehend aus 10–20 Impulsen von 13–49 ms; die Impulsrate betrug 11–32 Impulse/s, die Grundfrequenz lag zwischen 1200 und 1600 Hz mit einem Mittelwert von 1434 Hz. Inwieweit sich hier Artunterschiede zwischen *B. v. viridis* und *B. balearicus* zeigen, wurde bislang – aufgrund der zum Zeitpunkt der Untersuchungen noch nicht bekannten taxonomischen Differenzen – nicht gezielt untersucht, wozu hiermit angeregt werden soll.

Weitere Analysen und Experimente zur Weibchenwahl und zur Rufstimulation mit natürlichen und synthetischen Lockrufen finden sich bei CASTELLANO und GIACOMA (1998), DOGLIO et al. (2000) CASTELLANO et al. (1999, 2000, 2004).

Die Impulsrate nimmt bei *B. v. viridis* im 1. Drittel des Rufes leicht zu, bleibt dann über längere Zeit konstant und nimmt manchmal – insbesondere bei sehr langen Rufen – gegen Ende wieder etwas ab (Abb. 57). Die untere Temperaturschwelle für die Rufaktivität liegt bei 7,5 °C, die obere bei 25 °C. Pro Minute ertönen 4 bis 7 Triller bei 12° Wassertemperatur. Die Rufe verkürzen sich mit zunehmender Wassertemperatur, indem die Anzahl der Impulse, ihre Dauer und die Intervalle abnehmen. Mit zunehmender Körperlgröße nimmt die Anzahl der Impulse pro Ruf zu, deren Grundfrequenz dagegen ab. Die Rufe der außergewöhnlich großen Wechselkröten aus Israel mit Körperlängen von

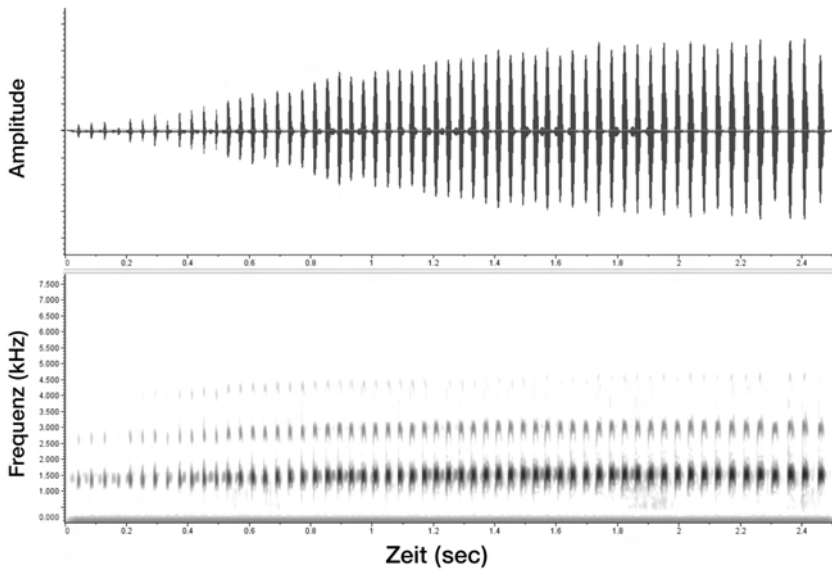


Abb. 56: Oszillogramm (oben) und Spektrogramm (unten) des Paarungsrufes eines *Bufo viridis*-Männchens, aufgenommen von K. GROSSENBACHER am 15.5.1975 in Ungersheim, Elsass, Frankreich bei 16.5 °C Wassertemperatur (59 Impulse, Rufdauer 2.4 sec).

bis zu 92 mm haben eine Grundfrequenz von lediglich 1166 Hz (NEVO und SCHNEIDER 1976). Auch die gegenüber den Festlandtieren wesentlich größeren sizilianischen Wechselkröten (genaues Taxon unbestimmt) rufen mit einer um 240 Hz tieferen Grundfrequenz von ca. 1200 Hz (CASTELLANO et al. 1999).

Bei einem umfassenden quantitativen sowie qualitativen Vergleich der Paarungs- und Befreiungsrufe von *B. calamita*, *B. raddei* und der *Bufo viridis* Untergruppe anhand von Literaturdaten und eigenen Untersuchungen betonen STÖCK et al. (2001c), dass die Ruftypen auf eine nähere phylogenetische Verwandtschaft der ersten beiden Arten (*B. calamita*, *B. raddei*) hindeuten, da die anatomischen Strukturen zur Ruferzeugung für die gesamte *Bufo viridis* Untergruppe spezifisch sind. Dabei handelt es sich nach MARTIN (1972) um „aktiv gepulste Rufe bei Deaktivierung der Artenoid-Knorpel“, die klar von *B. calamita*- und *B. raddei*-Rufen abweichen, welche eine passive Amplitudenmodulation mit Vibration der Arynoid-Knorpel zeigen.

Rufe diploider Wechselkrötenmännchen aus Israel [*variabilis*], Österreich [*B. v. viridis*] und Kasachstan [*B. v. viridis* oder *variabilis*] (LÖRCHER und SCHNEIDER

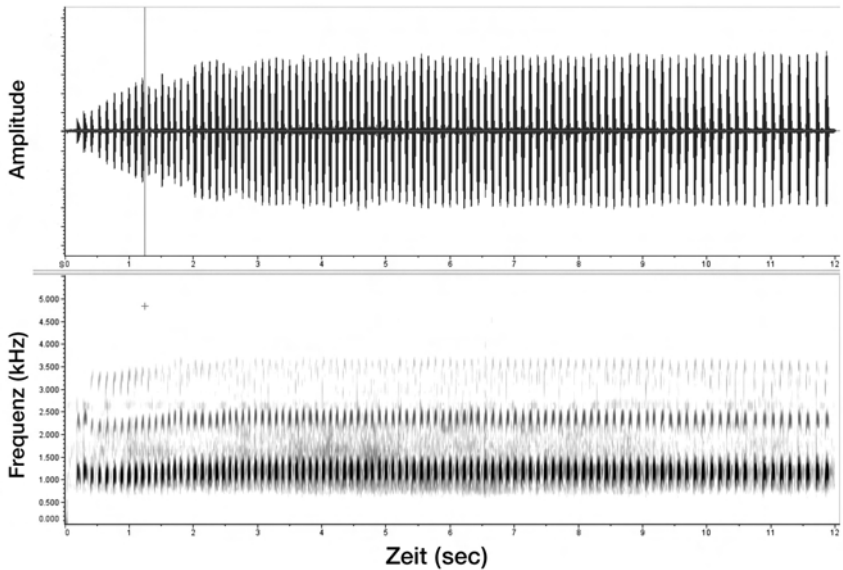


Abb. 57: Oszillogramm (oben) und Spektrogramm (unten) des Paarungsrufes eines *Bufo viridis*-Männchens, aufgenommen von K. GROSSENBACHER am 22.4.2001 in Novazzano, Tessin, Schweiz bei 7.5 °C Wassertemperatur (102 Impulse, Rufdauer 12 sec).

1973, NEVO und SCHNEIDER 1976, SCHNEIDER und EGIASARYAN 1995) ähneln jenen mittelasiatischer Diploider [*B. turanensis*] erstaunlich und erweisen sich somit als konservatives Merkmal (STÖCK 1998a). Unabhängige, parallele Untersuchungen zur Differenzierung der Paarungsrufe erfolgten in Wechselkrötenpopulationen aus Kirgisistan und Kasachstan (CASTELLANO et al. 1998, 2000) sowie Iran, Turkmenistan, Uzbekistan und Kirgisistan (STÖCK 1998a, STÖCK et al. 2001a). Die Interpuls-Intervalldauer, die Pulsdauer und die Rufdauer der Paarungsrufe sind bei di- und tetraploiden Wechselkröten mit der Wassertemperatur negativ korreliert. Dabei zeigen tetraploide Männchen bei jeder gegebenen Temperatur längere Pulse und Interpuls-Intervalle (= „Noten“ bzw. „Internoten-Intervalle“ einiger Autoren) als diploide, was in geringeren Pulsraten (d.h. Pulse je Sekunde) der Tetraploiden resultiert. Zudem ist die Rufdauer diploider signifikant länger als die tetraploider Krötenmännchen (CASTELLANO et al. 1998). Insgesamt wird vermutlich ein Partnererkennungssystem im Vorfeld der Paarung deutlich, das es Weibchen des jeweiligen Ploidiegrades in Gebieten der Sympatrie di- und tetraploider Wechselkröten ermöglicht, eine Vorauswahl ihrer Männchen zu treffen. Die Grundfrequenzbereiche di- und tetraploider

Tiere hingegen sind gleich und auch bei ihnen hauptsächlich negativ mit der Körpergröße korreliert.

Die Rufe aus zahlreichen untersuchten asiatischen Populationen gleichen weitgehend jenen anderer Tetraploider in Mittelasien (s.o.) und stützen auch für die tetraploiden Formen die These des konservativen Charakters der Paarungsrufe in der *B. viridis*-Untergruppe. (ANDRÉN und NILSON (1979), STÖCK (1998a, 1998b), STÖCK et al. (2001a, 2001b).

Die triploiden *Bufo p. pseudoraddei* und *B. p. baturae* aus dem Karakorum und W-Himalaya Nordpakistans weisen trotz morphometrischer (STÖCK et al. 1999) und phylogenetischer Unterschiede auf der Basis von mitochondrialer DNA (STÖCK et al. 2006) Rufparameter auf, die jenen der mittelasiatischen Tetraploiden sehr ähneln (STÖCK 1998a, STÖCK et al. 1999). Dieses Phänomen könnte auf gemeinsame Kerngene der Triploiden mit den Tetraploiden hinweisen. Interessanterweise zeigt der diploide *B. latastii* Pulsraten-Daten (DUBOIS und MARTENS 1977), die denen der Polyploiden sehr nahe kommen (STÖCK 1998a) und auch hier Verwandtschaft oder Rufkonvergenzen als alternative Untersuchungshypothesen nahe legen.

Da akustische Eigenschaften bei Anuren vollständig genetisch determiniert sind, lassen sich bei männlichen Hybriden auch intermediäre Rufe erwarten, wie das von SCHLYTER et al. (1991) von natürlichen Kreuzkröten x Wechselkröten-Hybriden berichtet wird.

Befreiungsrufe: Beide Geschlechter der Wechselkröten sind in der Lage, Befreiungsrufe zu erzeugen. Während jene der Männchen kurze schnarrende Laute darstellen, sind jene der Weibchen eher als kurzes, schnell wiederholtes Quieken zu beschreiben (FLINDT und HEMMER 1968d, WEBER 1978). Die charakteristisch gepulste Struktur der Befreiungsrufe der Wechselkröten aus verschiedenen Teilen Asiens (im Vergleich mit den „verschmolzenen“ von *B. calamita* und *B. raddei*) ist bei STÖCK et al. (2001c; vgl. auch HEMMER 1977) im Ozillogramm abgebildet und diskutiert. CASTELLANO et al. (2002) verglichen die Befreiungsrufe von zwei italienischen Festlands- und einer sardischen Population [*B. balearicus*], zwei mittelasiatischen diploiden [*B. turanensis*], zwei tetraploiden [*B. pewzowi*], und einer gemischten di-, tri- und tetraploiden Population [*B. turanensis*, *B. pewzowi* und deren mutmaßliche Hybriden] und stellten einen Zusammenhang zwischen genetischer Distanz auf der Basis von Allozymen und Variation der Befreiungsrufe fest.

Die Abwehrlaute oder Befreiungsrufe der drei europäischen *Bufo*-Arten unterscheiden sich nur wenig. Wechselkröten äußern einen sehr kurzen, klanghaften Befreiungsruf von ca. 20 ms Dauer und einer Grundfrequenz von 1200 Hz. Wie bei *Bufo calamita* (und im Unterschied zu *B. bufo*) existiert auch ein „Rätschlaut“, eine Impulsserie mit Geräusch- und Klanganteil von 60–100 ms Dauer und einem Hauptfrequenzbereich bei 1500–2000 Hz. Der „Rätschlaut“ der Wechselkröte ist gedehnter als derjenige von *B. calamita* und im Unterschied

zum *calamita*-Abwehrruf „gepulst“, d.h. seine Noten sind durch deutliche Intervalle unterbrochen (vgl. CASTELLANO et al. 1999, 2002; Ströck et al. 2001c). Die sicher phylogenetisch bedingte Ähnlichkeit der Abwehrlaute erlaubt zwischenartliche Kommunikation und damit, interspezifische Fehlpaarungsversuche (die „Blockade“ von nicht-konspezifischen Männchen und nutzlosen Amplexus mit nicht-laichbereiten Weibchen verwandter Arten) zu vermeiden (cf. FLINDT und HEMMER 1968d).

Rufverhalten: Das Männchen sitzt ab Einbruch der Dämmerung direkt an der Uferlinie oder im nur wenige Zentimeter tiefen Wasser, seltener auch ganz am Ufer, den Vorderkörper erhoben, die Vorderbeine nur leicht angewinkelt und erzeugt seinen Paarungsruf. Die große, weißliche Kehlblase liegt dabei mitunter auf der Wasseroberfläche auf und erzeugt dann regelmäßige, konzentrische Wellen auf dem Wasser. Es werden kleine Territorien besetzt. Rufende Männchen sitzen meist weiter als 50 cm auseinander. Kommen sie sich näher, so versuchen sie sich gegenseitig unter Wasser zu drücken. Dabei werden meist Befreiungsrufe erzeugt. Einige Individuen rufen aber auch aus terrestrischen Tagesverstecken nahe dem Laichgewässer. Wegen der starken Abkühlung in klaren Frühlingsnächten kann die Rufaktivität zu Beginn der Laichzeit auf die Dämmerungstunden beschränkt sein (vgl. Ströck 1998a) oder sich in den Gebirgen Hochasiens (triploide, tetraploide) sogar auf die Nachmittagsstunden verlagern.

FLINDT und HEMMER (1972) versuchten, Kreuz- und Wechselkröten mittels Abspielen des arteigenen Paarungsrufes zum Rufen zu animieren. Dies gelang erst in jener Phase der Laichzeit, als die Tiere auch spontan zu rufen begannen. Ein Auslösen des Rufes zur „Unzeit“ ist also nicht möglich. Mit zunehmender Dämmerung gelang das Auslösen immer leichter, d.h. die Reaktionszeit der Wechselkröten-Männchen verkürzte sich, obwohl der Rufbeginn bei diesem Taxon weniger direkt helligkeitskorreliert ist als bei der Kreuzkröte.

Fortpflanzungsverhalten: Die Weibchen aller Formen halten sich nur sehr kurze Zeit am Wasser auf. Der Amplexus ist axillar und kann Stunden oder mehrere Tage dauern, bevor das Ablaichen stattfindet (PODLOUCKY und GÜNTHER 1996). Die Eiablage erfolgt in Mitteleuropa (*B. viridis viridis*) meist nur bei Wassertemperaturen über 15 °C und bevorzugt in Wassertiefen zwischen 15 und 30 cm.

Im Amplexus halten die Männchen die Hinterfüße zwischen den Oberschenkeln des Weibchens. Dadurch werden die Spermien auf die hervortretenden Laichschnüre geleitet. KOZAR (1986) untersuchte Fortpflanzungsverhalten, Ab-laichen und Befruchtungsverhalten von Wechselkröten. Die Behauptung dieses Autors, Männchen würden den Laich nach der Eiablage bewachen (KOZAR 1986: „parental care“; Beobachtungen aus Moldavien) erscheint mehr als zweifelhaft.

Tagaktive Paare suchen Deckung und spannen ihre Schnüre in Wasservegetation auf, nachtaktive Paare laichen auch in völlig kahle und seichte Tümpel, wo die Eischnüre polygonartig auf den Boden verspannt werden. Im Unterschied zur Kreuzkröte sind die Schnüre stärker gestreckt und nicht einfach locker auf den Grund gelegt.

Entwicklung. Eier: Wechselkröteneier besitzen den kleinsten Eidurchmesser der europäischen Krötenarten. Die Eier sind rundlich, in Mitteleuropa mit einem Durchmesser von 1,02 bis 1,25 mm (OPATRŇÝ 1974) und damit markant kleiner als die Eier von *B. bufo*; 1,6 mm bei *B. turanensis* aus Kasachstan und 1,8 mm bei vermutlich polyploiden Formen aus dem Tian Shan Kasachstans (ISKAKOVA 1973). HEMMER und KADEL (1973) geben 1,20 bis 1,52 mm Durchmesser und (1971a) Volumina von 1,0 bis 1,4 mm³ für Wechselkröteneier aus dem Rheingebiet an [*B. v. viridis*]. Die Eier werden in 2–4 m langen Laichschnüren abgelegt, die unmittelbar nach der Ablage, die 3–4 Stunden dauert, in zwei Reihen, zum Ende der Eiablage in nur einer Reihe angeordnet sind (KOZAR 1986). Allerdings ist die Ein- oder Zweireihigkeit auch von der Streckung der Laichschnur beim Verankern derselben an Pflanzenteilen anhängig. Ein besonders in der russischsprachigen Literatur kontrovers diskutiertes Problem sind „Unterschiede“ in der Laichmorphologie zwischen di- und polyploiden Wechselkröten in Zentralasien: PISANETS (1987) beschrieb, dass in Laichschnüren tetraploider Wechselkröten aus Danata (Turkmenistan, heute: *Bufo oblongus*) die Eier einreihig angeordnet seien, bei diploiden dagegen in zwei Reihen. PISANETS (2007) wiederholte seine These, unterstützt von einer Abbildung. Während der Streckungszustand der Laichschnur bei diploiden Kröten zweifellos ausschlaggebend für die Ein- oder Zweireihigkeit der Ei-Anordnung ist, sollten im Hinblick auf die verschiedenen polyploiden Arten taxonomische Unterschiede mit molekularen Markern oder Ploidiebestimmungen der schlüpfenden Larven geprüft werden. Diploide *Bufo latastii* aus Kaschmir haben – unabhängig vom Streckungszustand – stets nur einreihige Laichschnüre (STRÖCK, eigene Beobachtung).

Das Gelege von Wechselkröten kann 3.000–5.000, ausnahmsweise bis zu 12.000 Eier umfassen (BANNIKOV et al. 1977, BARUŠ et al. 1992). HEMMER und KADEL (1971a) zählten bei *B. v. viridis* meist zwischen ca. 4.000 und 9.000 Eier (13.600 Maximum), wobei größere Weibchen größere Gelege produzierten. JUSZCZYK (1987) zählte 15.232 Eier bei einem Weibchen (10 cm) in Polen. BOLOGNA und GIACOMA (2006) nennen 4.000 bis 6.000 Eier für italienische Wechselkröten [*B. balearicus* oder *B. v. viridis*?]. ANNAKULIEVA (1974) gibt für Wechselkröten aus Turkmenistan 3.949 bis 8.703, im Mittel 5.360 Eier, an (unklar, welche Art bzw. welcher Ploidiegrad). Bei einem extrem großen Weibchen mit der Körperlänge von 117 mm, das nach diesem Merkmal zu *B. turanensis* gehören sollte, fand sie in den Eileitern die kaum glaubhafte Zahl von 33.550 Eiern.

Larvenentwicklung: Der Schlupf der Larven erfolgt je nach Wasser- und Lufttemperatur zwei bis fünf Tage nach der Eiablage. ROSSI und TRIPEPI (1999) beschreiben die Entwicklungsstadien [*balearicus*] im Detail; bei 25 °C Wassertemperatur geben sie für die Embryonalphase eine Dauer von 102 Std. (4,25 Tage) und für die Larvalphase 25 Tage an. Die frisch geschlüpfte Larve ist etwa 4 mm lang; vgl. OPATRŇY (1974), der für 50 vermessene Larven aus der Tschechischen Republik [*B. v. viridis*] eine Variabilität von 3,7 – (4,23) – 4,6 mm angibt. Aus Turkmenien nennt ANNAKULIEVA (1974) die Maße 6–8 mm (unklar, ob es sich um diploide *B. turanensis* oder tetraploide *B. oblongus* handelt). Nach HEMMER und KADEL (1973) haben die Larven von *Bufo calamita* bei Beginn der Nahrungsaufnahme bereits über $\frac{1}{4}$ ihrer Endlänge erreicht, während Larven von *Bufo v. viridis* erst $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{5}$ ihrer Endlänge erreicht haben und damit einen deutlich höheren Nahrungsbedarf bis zur Metamorphose aufweisen als *Bufo calamita*. Die Autoren geben für die Larvenentwicklungszeit bei einer Mitteltemperatur von 20 °C ca. 67 Tage an, bei 25° – 30 °C 25 Tage, wobei bei über 30 °C bereits Entwicklungsverzögerungen auftreten.

Nach CABELA (1990) entwickeln sich die Kaulquappen in Mitteleuropa [*B. v. viridis*] innerhalb von 1,5–3 Monaten, in 18–25 Tagen bei *B. turanensis* in Kasachstan (ISKAKOVA 1973, ANNAKULIEVA 1974), bei den polyploiden Formen Kazachstans in 30–40 Tagen im Vorgebirge und in 40–70 Tagen im Hochgebirge (ISKAKOVA 1973). ANNAKULIEVA (1974) beschreibt den detaillierten Verlauf des Wachstums der Kaulquappen in Turkmenien (wahrscheinlich *B. turanensis*): der tägliche Zuwachs beträgt 2 mm und die Gewichtszunahme bis zum Erscheinen der Hinterbeine liegt bei 8,1 mg, danach 57,5 mg pro Tag. Die Jungtiere maßen nach der Abschluss der Metamorphose 11–17 mm (Mittelwert 13,5 mm) und besaßen ein Körpergewicht von 160–500 mg (Mittelwert 297,8 mg).

Bei den meist hohen mittleren Wassertemperaturen zwischen 20° und 30 °C schlüpfen die Larven bereits nach 1–2 Tagen. Bei mittleren Wassertemperaturen von 28–29 °C sind die Larven nach 8 Tagen schon 20 mm lang und erreichen die Metamorphose nach drei Wochen mit einer Maximallänge von 33 mm. Ein guter Mittelwert für die Entwicklungszeit sind 2 Monate bei einer Maximallänge der Larven von 40–45 mm. Wechselkrötenlarven werden damit deutlich grösser als Kreuz- und Erdkrötenlarven. Die Larven sind, anders als Erd- und Kreuzkrötenlarven, scheu und eher „einzeltägerisch“.

Die Körperform der Wechselkrötenlarven ist typisch für Bufoniden: Schwanz abgerundet und deutlich vom Körper abgesetzt, d.h. der obere Schwanzsaum beginnt erst im hintersten Rumpfviertel. Die Augen liegen sehr hoch, der Mund ist beinahe unterständig. Entsprechend den neueren molekulartaxonomischen Befunden ist in der Zukunft zu prüfen, inwieweit sich diese auch in Unterschieden der Larvalmorphologie widerspiegeln. Die Larven von Wechselkröten sind meist heller gefärbt und größer als die Larven anderer sympatrisch vorkommender Krötenarten (*B. bufo*, *B. calamita*); der obere Schwanzflossensaum ist nur

gering, der untere fast gar nicht pigmentiert, die Bauchseite hellt früher auf als bei Kreuz- und Erdkröte. Die asiatischen Hochgebirgsformen sind allerdings besonders stark pigmentiert (*B. pewzowi*, *B. pseudoraddei*, *B. latastii*). Die Oberseite ist meist grau oder olivbraun (bis schwarz), die Unterseite in der Vorderhälfte etwas heller, in der hinteren Körperhälfte grauschwarz gefärbt. Die Mundplatte trägt über dem Oberkiefer zwei Reihen Hornzähne, wobei die untere Reihe unterbrochen ist. Unter dem Unterkiefer befinden sich drei weitere Reihen. (BARUŠ et al. 1992). BONACCI et al. (2008) beschrieben die Morphologie und Entwicklung des Mundapparates von Larven süditalienischer Wechselkröten [*B. balearicus*] anhand rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen. Die Morphologie der Nieren von Wechselkrötenlarven aus Dänemark [*variabilis*] wurde mittels histologischer Methoden durch MØBJERG et al. (2000) untersucht.

Nach OPATRŇÝ (1974) erreichen die vorwiegend phytophagen Larven im Stadium des Erscheinens der Vorderbeine eine Länge von 13,4–41 mm (durchschnittlich 20,43 mm; n = 12), vor der Umwandlung eine Länge um 40 mm. Dies sind tiefe Werte, die nicht als Normalfall gelten können.

Selten werden rein weiße oder nahezu albinotische Kaulquappen beobachtet. Aus Mitteleuropa gibt es mehrere solche Befunde: aus der Leipziger Umgebung von SCHMALZ (1909) und BERGER (1977), aus Halle/Saale (GROSSE 1987), aus Tschechien (BARUŠ et al. 1992, KAPLER 1962). Auch von tetraploiden Wechselkrötenlarven ist das Phänomen bekannt (BORKIN 1989). Es handelt sich um weiße oder auffällig helle Individuen mit dunklen Augen, die eine wesentlich größere Masse als die normal pigmentierten Artgenossen erreichten und in der Entwicklung stark retardiert waren. Sie verendeten in der Regel noch vor der Metamorphose und im Einzelfall, in dem sich die Quappe umwandelte, entstand eine Jungkröte, die den Schwanz nicht resorbierte und nach drei Wochen abgemagert starb (BERGER 1977). Es ist offensichtlich, dass die Farbanomalie mit genetischen Problemen gekoppelt ist, die die normale Entwicklung verhindert. Diese Behauptung wird auch durch die Angaben von FLINDT (1985) unterstützt, der in einem Steinbruch in Baden-Württemberg Laich mit unpigmentierten Wechselkröteneiern fand. Unter Laborbedingungen entwickelten sich daraus 120 Eier, aus denen völlig unpigmentierte Larven schlüpften. Bis zur Metamorphose blieben nur zehn Tiere am Leben; alle übrigen starben aufgrund verschiedener Missbildungen. In diesem Fall ist es jedoch möglich, dass eine exogene Ursache für die Anomalien bestand, da in der Umgebung des Steinbruches auch zahlreiche adulte missgebildete Wechselkröten angetroffen wurden.

Jugendentwicklung: Das Wachstum der Jungtiere, allerdings unter Laborbedingungen, wurde ausführlich von JØRGENSEN (1983) beschrieben. Der Autor studierte eine Gruppe Wechselkröten aus Dänemark [*variabilis*] von der Eiablage bis zum Alter von 22 Monaten. Er fand, dass die Jungkröten nach der Metamorphose rasch wachsen (Körperlänge, Körpermasse), das Wachstum kam

aber im Oktober vollkommen zum Stillstand. Im Februar bis März des folgenden Jahres setzte das Wachstum wieder ein, kam aber schon im Juli erneut zum Stillstand und setzte sich danach fast nicht mehr fort; im Frühjahr des dritten Lebensjahres (d.h. im Alter von weniger als zwei Jahren) erreichten die Individuen die Größe adulter Wechselkröten, wie sie typisch für Dänemark ist. Es scheint, dass das Erreichen der Adultmaße ein Ergebnis der außerordentlich guten Laborzuchtbedingungen war, die Tiere wurden *ad libitum* gefüttert, dass jedoch Wachstumsmuster und Wachstumsunterbrechung während der kühlen Monate des Jahres genetisch bedingt und von den Aufzuchtbedingungen unabhängig sind. Das Wachstum der Wechselkröten aus der Dzhungarischen Gobi-Wüste [*B. pewzowi*] in der Mongolei analysierte ausführlich PETERS (1971). Er fand eine große Variation der Körperlänge im zweiten Lebensjahr (47,5–71 mm) und kam zu dem Schluss, dass dortige Wechselkröten die Geschlechtsreife im dritten Lebensjahr erreichen. Diese Befunde wurden von ORLOVA und UTESHEV (1986) durch Untersuchungen in denselben Populationen bestätigt. Allerdings handelt es sich bei diesen Populationen um Tetraploide (BORKIN et al. 1986), und man kann nicht ohne weiteres annehmen, dass sich der Verlauf des Wachstums zwischen dieser tetraploiden Art und den verschiedenen diploiden Wechselkröten gleich verhält, zumal auch die natürlichen Bedingungen der zentralasiatischen Wüsten enorm von den ökologischen Bedingungen des europäischen Areals abweichen.

Die metamorphosierten Kröten gehen im Hochsommer mit einer Länge von 11–14 mm an Land und sind dann hauptsächlich tagaktiv. Bis zur ersten Winterruhe haben sie eine Länge von 27–32 mm erreicht. Der Wachstumsverlauf ist starken Streuungen unterworfen. Sehr schnell wachsende Männchen können bis zur zweiten Winterruhe bereits die Minimalgröße adulter Tiere von 50 mm erreichen, die Mehrzahl ist knapp über 40 mm lang. Ein kleiner Teil der Männchen wird bereits mit zwei Jahren, die Mehrzahl mit drei Jahren geschlechtsreif. Für die Weibchen sind keine verlässlichen Zahlen verfügbar, es darf vermutet werden, dass ein Teil mit drei, andere erst mit vier Jahren erstmals an der Fortpflanzung teilnehmen.

In der Untersuchung von SINSCH et al. (1999) im Raum Koblenz waren alle Jungtiere der Wechselkröten nach der ersten Winterruhe mindestens 25 mm lang (bei *Bufo calamita* 17 mm). Da aber viele Jungkröten noch Anfang Oktober (ca. drei Monate nach der Metamorphose) nur wenig über 10 mm lang waren, lässt dies auf eine hohe Wintermortalität dieser kleinen Jungkröten schließen, da ein Längenzuwachs von 15 mm innerhalb der Wintermonate auszuschließen ist. Im Gegensatz zu *Bufo calamita* verweilten die juvenilen Wechselkröten wesentlich länger in hoher Dichte in unmittelbarer Nähe zu den Laichgewässern, unterlagen dadurch einem starken Konkurrenzdruck und befanden sich bei Beginn der Winterruhe in schlechtem Ernährungszustand. Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass das Habitat nahe der westlichen Verbreitungsgrenze für Wechselkröten offenbar suboptimal ist.

Gefährdung und Schutz. *Gefährdung:* Die Vernichtung und Beeinträchtigung der Lebensräume sind vermutlich die Hauptursachen für den Rückgang der Wechselkröten. Dazu zählen die Zerstörung von Laichgewässern durch Planieren, Schuttablagerung, Bebauung oder tief greifende Entwässerungen in Flussauen und Kanalisierung der Fließgewässer (z.B. Rheinaue, alpine Flüsse). Von Bedeutung sind auch die Beeinträchtigung durch fischereiliche Nutzung (Fischbesatz), Hausen, Dünger und Pestizide (Biozide), die Einleitung von Stallgülle und Haushaltsabwässern sowie die Nutzung als Freizeitgelände (GASSMANN 1984, JEDICKE 1992, NEHRING 1989, BAUER (1987).

Im landwirtschaftlich genutzten Lebensraum handelt es sich vorwiegend um die Beseitigung von Feldrainen, die Intensivierung der Landwirtschaft in besonders fruchtbaren Gebieten (Schwarzerden) wie z.B. den schnelleren Umbruch der Äcker nach der Ernte, Vernichtung von Brachland, erhöhten Biozideinsatz, die Aufforstung bzw. intensive Bepflanzung sowie Veränderungen von Ödland. Straßenbau, zunehmender Straßenverkehr, in siedlungsnaher Lage auch der Wegfang von Tieren, die Vernichtung durch Hunde und Katzen sind weitere Gründe, die zum Rückgang der Art geführt haben (DIERKING-WESTPHAL 1981, JEDICKE 1992, NIEKISCH 1983).

Trotz ihrer Fähigkeit, als Pionierart neue Sekundärlebensräume zu erschließen, haben Wechselkröten in den letzten Jahren stärkere Verluste auch in solchen Gebieten hinnehmen müssen. Das hängt zum einen mit der veränderten Abbautätigkeit (Nassbaggerverfahren, intensiverer Abbau auf der gesamten Fläche), mit den nach dem Abbau vorgenommenen Rekultivierungen und Verfüllungen, aber auch mit der natürlicherweise ablaufenden Sukzession (Beschattung, höhere und dichtere Vegetation) zusammen. Erdaufschlüsse im alten Sinne sind in Mitteleuropa rar geworden. Zusätzlich wurde der in der Vergangenheit großzügig gehandhabte Bodenabbau durch strengere Naturschutzgesetze eingeschränkt.

Insbesondere in den skandinavischen Ländern Schweden und Dänemark hat der Bestand in der Vergangenheit z. T. drastisch abgenommen. So waren beispielsweise in Schweden über 50 Vorkommen bekannt, von denen während der letzten 50 Jahre die meisten Populationen erloschen. In Schweden werden Wechselkröten [*variabilis*] in der Roten Liste in die Kategorie „vom Aussterben bedroht“ eingestuft; trotz intensiver Schutzmaßnahmen im Rahmen eines Artenschutzprogramms wird ihr Überleben als langfristig schwierig eingeschätzt (z.B. SCHLYTER et al. 1991); Artenschutzprogramme wurden inzwischen vorgelegt (ANDRÉN und NILSON 2003, WIRÉN 2006). Auf der Insel Samsø/Dänemark konnten 1989 nur noch an acht der 1978/79 registrierten 22 Gewässer rufende Wechselkröten festgestellt werden (AMTKJÆR 1995).

Im Nordosten bzw. Südwesten Deutschlands sind Wechselkröten noch relativ weit verbreitet. In der Vergangenheit wurde die Bestandssituation jedoch offensichtlich zu positiv eingeschätzt. Zumindest sind in fast allen Regionen örtlich

starke Bestandsrückgänge festzustellen (GRUSCHWITZ 1981, GASSMANN 1984, BAUER 1987, BEUTLER et al. 1992/1994). Eine umfassende Analyse von Gefährdungsursachen für Wechselkröten in Ostdeutschland nehmen ZÖPHEL und STEFFENS (2004) vor.

In der aktuellen Roten Liste Deutschlands sind Wechselkröten wie bereits in früheren Versionen als „stark gefährdet“ eingestuft (BEUTLER et al. 1998).

GŁOWACIŃSKI und RAFIŃSKI (2003) halten Wechselkröten in Polen nicht für bedroht, sie gingen aber lokal infolge Habitatzerstörung, Umweltverschmutzung und wegen starken Straßenverkehrs zurück.

KUZMIN (1999) schätzt Wechselkröten im Gebiet der ehemaligen Sowjetunion (außer in Estland) als nicht gefährdet ein.

In stark schwermetallhaltigen Gewässern der östlichen Ukraine stellten FLYAKS und BORKIN (2004) über fünf Jahre Missbildungsraten bei verschiedenen Amphibienarten, darunter bei Wechselkröten, fest und dokumentierten zugleich den Kontaminierungsgrad mit sieben Schwermetallen, wobei diese Kontamination als wahrscheinliche Ursache der Missbildungen diskutiert wird. Anders als bei im Gebiet anwesenden, stärker aquatischen Arten (z.B. *Rana ridibunda*, *Bombina bombina*), war die Zahl der von Missbildungen betroffenen Individuen unter den terrestrischen Wechselkröten aber deutlich geringer.

ENSABELLA et al. (2003) diskutieren die Gefährdung durch Nitrate und Fischbesatz bei urbanen Laichplätzen italienischer Wechselkröten [*B. balearicus*] in Rom. Für Gesamtitalien schätzen BOLOGNA und GIACOMA (2006), dass die Wechselkröten [*B. balearicus*, *B. v. viridis*] hier nicht gefährdet seien, wenn auch lokal durch Pestizide und Grundwasserabsenkungen bedroht. Allerdings ist der Inselendemit *B. siculus* (STRÖCK et al. 2008) aufgrund seiner geringen Arealausdehnung und der intensiven Landnutzung in Sizilien sicherlich deutlich stärker gefährdet als die Formen auf dem Festland. Noch weit bedrohter ist *B. boulengeri* auf der Insel Lampedusa. Vorläufige Daten weisen darauf hin, dass die Wechselkröten der Insel sich von der afrikanischen Stammform (*B. boulengeri*) morphologisch und genetisch unterscheiden und damit hochinteressante Objekte für die Speziationsforschung auf Inseln bei Amphibien darstellen, was neben ethischen auch wissenschaftliche Gründe für den Schutz nahelegt.

VALAKOS et al. (2008) mutmaßen vage, dass in Griechenland [*B. v. viridis*, *variabilis*] die Zerstörung von Wiesen und Feuchtgebieten, Stadtausbau und Freizeitanlagen zum Rückgang von Wechselkröten beitragen.

Der teils erhebliche Rückgang von Amphibien einschließlich Wechselkröten innerhalb der vergangenen 20 bis 50 Jahre in Teilen Mitteleuropas hat zweifellos multifaktorielle Ursachen, die in der industriellen Landwirtschaft, generellen Landübernutzung inklusive Landschaftsfragmentierung, extremer Straßenverkehrszunahme und xenobiotischen Verschmutzungen etc. zu suchen sind. Es sei jedoch auf eine weitere mögliche Gefährdungsursache verwiesen, bei der gegenwärtig völlige Unkenntnis zur aktuellen Situation herrscht und daher nach Ansicht

der Autoren erheblicher Forschungsbedarf besteht: Eine extrem virulente Amphibienkrankheit hat im Lauf der letzten Jahrzehnte global zu drastischen Rückgängen bei Anuren und Urodelen geführt: eine Pilzinfektion, verursacht durch den parasitischen *Batrachochytrium dendrobatidis* (z.B. LIPS et al. 2008, WAKE und VREDENBURG 2008). Erste Nachweise des Erregers und durch ihn verursachte Bestandsrückgänge sind bei europäischen Bufoniden bereits belegt (BOSCH und MARTÍNEZ-SOLANO 2006). Inwieweit diese Krankheit für Wechselkröten relevant ist, gilt es herauszufinden.

Schutz: Grundsätzlich sind Wechselkröten in den Staaten Westeuropas, durch welche die westliche Arealgrenze verläuft (Schweden, Dänemark, (West-)Deutschland, Frankreich, Spanien, (West-)Österreich) zumeist selten und gelten als „stark gefährdet“ oder „vom Aussterben bedroht“, in einem Fall (Schweiz) als „ausgestorben“. In diesen Ländern laufen auch Artenschutz-Hilfsprogramme. Im Raum der osteuropäisch-westasiatischen Tiefebene und Gebirge sowie im zentralen und östlichen Mittelmeerraum sind Wechselkröten weit verbreitet und zumeist häufig und gelten höchstens als langfristig oder überhaupt nicht gefährdet; entsprechend gibt es hier auch kaum spezifische Schutzprogramme für Wechselkröten (vgl. Global Amphibian Assessment: <http://www.globalamphibians.org/>).

Wechselkröten sind unter der Bezeichnung *Bufo viridis* LAURENTI, 1768 nach Anhang IV der Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie (FFH-RL 1992) der Europäischen Union geschützt. Dieser Anhang enthält streng zu schützende Tier- und Pflanzenarten von gemeinschaftlichem Interesse. Die Berner Konvention (BERNER KONVENTION 1979) ist ein Abkommen über den Schutz europäischer wildlebender Tiere und Pflanzen; Wechselkröten sind dort im Anhang 2 aufgeführt und somit in den gegenwärtig 45 Ratifikationsstaaten geschützt.

In Deutschland werden aufgrund der aus den historischen Daten abzuleitenden starken Arealschrumpfung insbesondere an ihrer nordwestlichen Verbreitungsgrenze Schutzmaßnahmen für Wechselkröten für dringend erforderlich gehalten. Beispielhaft liegt für den Raum München ein Artenhilfsprogramm vor (GRUBER et al. 1994). Weitere aktuelle derartige Untersuchungen und Programme für verschiedene Regionen Deutschlands finden sich z.B. bei ÖKOKART (1992), BREUER und PODLOUCKY (1993), HERRMANN et al. (2003), KÜHNEL und KRONE (2003), PODLOUCKY und MANZKE (2003), VENCES et al. (2003b) sowie ZAHN und NIEDERMEIER (2003).

Einen Überblick über die Schutzaktivitäten für Wechselkröten in Italien (v.a. Umsiedlungen und Neuschaffung von Gewässern) geben FERRI und BRESSI (1999).

Besonders notwendig sind die Erhaltung, Neuanlage und Pflege von vegetationsfreien, sonnenexponierten Laichgewässern und dazugehörigen Landlebensräumen in Abgrabungen sowie Brachflächen der offenen Kulturlandschaft, d.h.,

kein Verfüllen und Rekultivieren mit Gehölzpflanzungen. Ersatzlaichgewässer müssen angelegt werden. Diese sollten flach, vegetationslos bis -arm, unbeschattet und maximal 50 bis 80 cm tief sein und auch in trockenen Jahren nicht vor Mitte Juli austrocknen. Wichtig ist, von Beginn an auf die Fernhaltung von Fischen zu achten.

Ein besonderer Erfolg durch Gewässerneuanlagen wurde in Dänemark dokumentiert: In den Jahren 1989–1993 wurden auf der Insel Samsø 29 neue Gewässer angelegt und sieben Gewässer saniert. Nachdem Wechselkröten [*variabilis*] 1989 insgesamt nur noch an acht Gewässern nachgewiesen werden konnten, wurden sie 1994 wieder in 30 Gewässern festgestellt. Das Beispiel zeigt, dass es möglich ist, eine stark zurückgehende Population erfolgreich zu stabilisieren (AMTKJAER 1995b).

Aufgrund des sonst zu hohen Prädationsdruckes dürfen keinesfalls Fische in die zum Krötenschutz angelegten Gewässer eingebracht werden; wenn erforderlich, sind bereits eingesetzte Fische gezielt zu entfernen. Für Dorfweiher mit starkem Feinddruck durch Enten und Gänse schlägt NEHRING (1989) resigniert vor, „Ruhejahre“ ohne Enten- und Gänsebesatz einzuschalten, um in den durch diese Nutzung bisher erhaltenen Gewässern wenigstens gelegentlich einen Reproduktionserfolg zu gewährleisten; eine Maßnahme, deren anscheinende Inkaufnahme des langfristigen Verlustes der Kröten kaum überzeugen kann. Stattdessen sollten Ersatzlaichgewässer oder Nutzungsaufgabe hier Alternativen sein.

Der Landlebensraum sollte aus einem Mosaik von vegetationslosen Flächen sowie Bereichen mit einer dichteren Gras- und Krautvegetation bestehen. Aufkommendes Gebüsch und Gehölz muss beseitigt werden. Grundsätzlich ist der Schaffung vieler kleinerer geeigneter Lebensräume gegenüber wenigen großen der Vorzug zu geben (BLAB et al. 1991).

Die erforderlichen Habitatbedingungen werden unter natürlichen Bedingungen, z.B. im Überschwemmungsbereich der Talauen, einem der ursprünglichen Lebensräume von Wechselkröten – durch Hochwässer und die Eigendynamik der Fließgewässer geschaffen. Auflagen, die bereits während der Abbauphase die Gestaltung von Lebensräumen für die Wechselkröte beinhalten, sollten künftig mit Bodenabbaugenehmigungen verbunden werden. Ansonsten muss nach Beendigung des Abbaus bei starker Vegetationsentwicklung in regelmäßigen Abständen von drei bis fünf Jahren ein frühes Sukzessionsstadium durch Pflegemaßnahmen, z.B. Abschieben der aufkommenden Vegetation, erhalten werden (BREUER und PODLOUCKY 1993, GLAW und VENCES 1989). ZAHN und NIEDERMEIER (2004) weisen darauf hin, dass ihnen das regelmäßige Austrocknen und die Vegetationsfreihaltung von neu angelegten Gewässern entscheidend für den Reproduktionserfolg von Wechselkröten erscheint, wobei nach diesen Autoren die Beweidung mit Rindern als sinnvolle landwirtschaftliche Nutzung in Frage kommt.

Obwohl Wechselkröten als typische Pionierarten und r-Strategen Umsetzungen und Wiederansiedlungen möglich erscheinen lassen, fehlen offensichtlich sorg-

fältig dokumentierte Wiederansiedlungsprojekte. In den Braunkohletagebauen in der Niederrheinischen Bucht wurden mehrfach Wechselkröten umgesiedelt, über deren Schicksal nichts bekannt ist. GLAW und VENCES (1989) konnten zumindest in verschiedenen überprüften Aussetzungsgebieten die Art einige Jahre später nicht mehr nachweisen.

Besonders wichtig ist die Unterschutzstellung isolierter und vor allem individuenstarker Populationen; es muss aber auch der Biotopverbund gewährleistet werden. Hier besteht in den meisten Vorkommensgebieten großer Nachholbedarf. So lag beispielsweise in Baden-Württemberg von 34 erfassten Laichgewässern keines in einem Naturschutzgebiet, nur 6% waren durch ihre Lage bzw. den Besitzer geschützt (BAUER 1987). Allerdings reicht der Schutz nur größerer Laichgesellschaften (> 10 rufende Männchen) häufig nicht aus, wie das Beispiel aus dem Kr. Neubrandenburg deutlich macht (NEHRING 1989): Danach würden 78,8% der Laichplätze, das entspricht 34,1% der Gesamtpopulation, unberücksichtigt bleiben, da sich der größte Teil der Gesamtpopulation aus kleinen Einzelpopulationen mit nur wenigen Tieren zusammen setzt (s. S. 453/454).

Für ein nachhaltig wirkendes Schutzkonzept fehlen auch heute noch manche Kenntnisse über Lebensraumansprüche (Sommerlebensraum, Winterquartier), Biotopverbund (Metapopulation-Konzept), Überlebensfähigkeit (erforderliche Populationsgröße, Alter), Ausbreitungsfähigkeit und Rückgangsursachen (Prädaionsdruck, genetische Isolation). In diesem Zusammenhang wird auch Forschungsbedarf deutlich. Mehrere Autoren (z.B. HOLMEN und WEDERKINCH 1988, MEYER et al. 2004, ZÖPHEL und STEFFENS 2004) weisen nachdrücklich darauf hin, dass nur durch ein konsequentes Monitoring der Erfolg oder Misserfolg von Schutzmaßnahmen zu ermitteln ist.

Auch wenn die Wechselkröten in weiten Teilen ihres riesigen Verbreitungsgebietes als wenig gefährdet gelten, so sind doch gerade in Mitteleuropa vermehrte Anstrengungen notwendig, wenn das Areal dieser sehr interessanten und „vielgestaltigen“ Artengruppe in seiner Gesamtheit erhalten bleiben soll.

Literatur

- AHLÉN, I., ANDRÉN, C., NILSON, G. (1995): Sveriges grodor, ödlor och ormar. Naturskydds föreningen, Stockholm, 48 p.
- AMOR, N., APREA, G., CHATTI, N., FARJALLAH, S., ODIERNA G., und K. SAID (2007): Karyological analysis of four Tunisian species of *Anura* (Amphibia). *African Zoology*, **42**(2): 268–278.
- AMTKJÆR, J. (1988): Monitoring populations of the Green Toad (*Bufo viridis* Laur.) on the island of Samsø. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, **64**: 129–134.
- (1995a): Increasing populations of the green toad (*Bufo viridis*) due to a pond project on the island of Samsø. *Memoranda Societas pro Fauna et Flora Fennica*. **71**: 77–81.

- BARBADILLO, L.J. (1987): La Guía de Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Madrid, INCAFO, 694 p.
- BARUŠ, V., KRÁL, B., OLIVA, O., OPATRŇÝ, E., REHÁK, I., ROČEK, Z., ROTH, P., ŠPINAR, Z. und L. VOJTKOVÁ (1992): Fauna ČSFR, svazek 26. Obojživelníci. Amphibia (Tschechisch). Academia Praha, 338 S.
- BAST, H.-D. O. G. und I. NERGE (2003): Zur Situation der Wechselkröte in Mecklenburg-Vorpommern. *Mertensiella*, **14**: 25–27.
- BAUMGART, G. (2003): Die Wechselkröte (*Bufo viridis*) in Frankreich: Allgemeine Angaben unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung im Elsass. *Mertensiella*, **14**: 109–122.
- BAYER, F. (1890): Osteologie ropuch (*Bufo* Laur.) 56 S. + 3 Tab., Jubil. fond věd. lit. čes., Praha. [Osteologie der Kröten (Tschechisch)].
- BECCARI, N. (1926): Le nombre des chromosomes dans les cellules génitales de *Bufo viridis*. *CR Assoc. Anat.* **21** (Liège 29–3 1. Ill.).
- BECKMANN, H., SCHNEEWEISS, N. und K. GREULICH (2003): Die Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) in einer intensiv genutzten Agrarlandschaft Brandenburgs. *Mertensiella*, **14**: 218–228.
- BELANSKÝ, P. (2003): Zur Verbreitung und Situation der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) in der Slowakei. *Mertensiella*, **14**: 153–163.
- BĒRZIŅŠ, A. (2008): Zālais krupis (*Bufo viridis* Laurenti 1768) Latvijā: izplatība, apdraudējumi un aizsardzība. [Green toad (*Bufo viridis* Laurenti 1768) in Latvia: distribution, threats and conservation.] Proceedings of the 50th International Scientific Conference of Daugavpils University. Daugavpils. 9 S. (im Druck).
- BERGER, H. (1977): Erneuter Nachweis von weißen Kaulquappen der Wechselkröte, *Bufo viridis*, aus dem Leipziger Raum. *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, **6**: 305–306.
- (2003): Zur Verbreitung und Situation der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) in Sachsen. *Mertensiella*, **14**: 72–76.
- BERGER, L. und J. MICHAŁOWSKI (1963): Klucze do oznaczania kregowców Polski, cz. II, Plazy Amphibia. PWN, Warszawa – Kraków, 75 S.
- , JASKOWSKA, J., MEYNARSKI, M. (1969): Plazy i gady. *Kat. Fauny Polski (Catalogus Faunae Poloniae)* **39**: 1–73.
- BERNINGHAUSEN, F. (2003): Fressen Wechselkrötenlarven Anurenlaich? *Mertensiella*, **14**: 253–263.
- BERNER KONVENTION (1979): Übereinkommen über die Erhaltung der europäischen wildlebenden Pflanzen und Tiere und ihrer natürlichen Lebensräume. Europarat, Strassburg.
- BESHKOV, V. und K. NANEV (2006): Amphibians and reptiles in Bulgaria. Pensoft, Sofia-Moscow, 32 S.
- BEUTLER, A., GEIGER, A., KORNACKER, P.M., KÜHNEL, K.-D., LAUFER, H., PODLOUCKY, R., BOYE, P. und E. DIETRICH (1998): Rote Liste der Kriechtiere (*Reptilia*) und Rote Liste der Lurche (*Amphibia*) [Bearbeitungsstand 1997].– In: Bundesamt für Naturschutz

- (Hrsg.): Rote Listen gefährdeter Tiere Deutschlands. – Schr.R. f. Landschaftspfl. u. Naturschutz **55**: 48–52.
- BIRSTEIN, V. Y. (1981): Osobennosti differencialnikh okirasok khromosom Anura na primere khromosom nekotorykh vidov *Rana* i *Bufo*. Zool. Zhurn. **60**(2): 246–256. (Russisch).
- BITZ, A. und F. THOMAS (1996): Wechselkröte. In: BITZ et al.: Die Amphibien und Reptilien in Rheinland-Pfalz. Verbreitung, Ökologie, Gefährdung und Schutz, **1**: 217–230.
- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Bonn **18**, 3. Auflage.
- , BRÜGGEMANN, P. und H. SAUER (1991): Tierwelt in der Zivilisationslandschaft. Teil II: Raumeinbindung und Biotopnutzung bei Reptilien und Amphibien im Drachenfelder Ländchen. – Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, **34**: 1–94.
- BLAIR, W. F. (Hrsg., 1972): Evolution in the genus *Bufo*. Univ. of Texas Press, Austin and London.
- BLAUSTEIN, L., und J. MARGALIT (1994): Mosquito larvae (*Culiseta longiareolata*) prey upon and compete with toad tadpoles (*Bufo viridis*). Journal of Animal Ecology, **63**: 841–850.
- BOGART, J.P. (1972): Karyotypes, p. 171–232. In: BLAIR, W. F. (Hrsg.): Evolution in the genus *Bufo*. Austin, London, Univ. Texas Press.
- BÖHME, G. (1977): Zur Bestimmung quartärer Amphibien Europas anhand von Skelettelementen. Wiss. Z. Humboldt Univ. Berlin, Math.-Nat. R., **26** (3): 283–300.
- (1991): Continuity and change in Cenozoic herpetofaunas of Central Europe. Mitt. Zool. Mus. Berl., **67**: 85–91.
- (1996): Zur historischen Entwicklung der Herpetofauna Mitteleuropas im Eiszeitalter (Quartär). S. 30–39 in: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Gustav Fischer-Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 825 S.
- BÖHME, M. (2003): The Miocene climatic optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. Palaeogeo. Palaeoclimat. Palaeoecolog., **195**: 389–401.
- BÖTTGER, O. (1880): Neue Krötenvarietät von den Balearen. Zool. Anz. **72**: 642–643.
- BOLOGNA, M. A. und C. GIACOMA (2006): Rospo smeraldino / Green toad (*Bufo viridis* LAURENTI, 1768). p. 306–311. In: SINDACO, R., GIULIANO, D., RAZZETTI, E. und F. BERNINI (Hrsg.): Atlante degli Anfibi e dei Rettili d'Italia [Atlas of Italian Amphibians and Reptiles]. Societas Herpetologica Italica, Edizioni Polistampa, Firenze.
- BONATO, L., FRACASSO, G., POLLO, R., RICHARD, J. und M. SEMENZATO (2007): Atlante degli Anfibi e dei Rettili del Veneto. Nuovadimensione, Portogruaro, 239 S.
- BONACCI, A., BRUNELLI, E., SPERONE E., und S. TRIPEPI (2008): The oral apparatus of tadpoles of *Rana dalmatina*, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, and *Bufo viridis* (Anura). Zoologischer Anzeiger **247**: 47–54
- BONS, J. und P. GENIEZ (1996): Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara occidental compris) – Atlas biogéographique. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- BONFIGLIO, L., MARRA, A.C., und F. MASINI, (2000, [“1999”]): The contribution of Quaternary vertebrates to palaeoenvironmental and palaeoclimatological reconstructions

- in Sicily. *Climates, Past and Present. Series Geolog. Soc. London, Spec. Publ.*, **181**: 171–184.
- (1989): Über den Fund einer albinotischen Kaulquappe der tetraploiden Krötenart *Bufo danatensis* PISANETZ, 1978 (Anura: Bufonidae) aus dem Issyk-Kul See, Kirgisien. *Salamandra* **25**: 122–124.
- (1999): Distribution of amphibians in North Africa, Europe, and the former Soviet Union. In: DUELLMAN, W. E. (Hrsg.), *Patterns of distribution of Amphibians*. John Hopkins University press, Baltimore, London, pp. 329–420.
- , ROZANOV, YU. M., und S. N. LITVINCHUK (2000): Nuclear DNA content in some green toads (*Bufo viridis* complex) of Turkey and Iran. *Russ. J. Herpet.*, **7**: 171–180.
- , EREMCHENKO, V. K., HELFENBERGER, N., PANFILOV, A. M. und J. M. ROSANOV (2001): On the distribution of diploid, triploid and tetraploid toads (*Bufo viridis* complex) in south-eastern Kazakhstan. *Russ. J. Herpetol.*, **8** (1): 45–53. [siehe auch Erratum in vol. **8** (3): 246].
- , ROZANOV, Y. M., TERBISH, K. und N. A. CAUNE (1986): Rasprostranenie, kariologiya, taksonomicheskoe polozhenie i izmenchivost' zhab gruppy *Bufo viridis* v Mongolii. pp. 120–143 in: *Gerpetol. Issledovaniya v Mongolskoi narodnoi respublike*. Moskva. [Verbreitung, Karyologie, taxonomische Position und Variabilität der Kröten der *B. viridis*-Gruppe in der Mongolei (Russisch)].
- , TERBISH, C. und I. A. ZAUNE (1986): [Tetraploid and diploid populations of toads of the *Bufo viridis* group from Mongolia] (russ.): *Doklady Akad. Nauk. SSSR*, **287** (3): 760–764.
- , SHABANOV, D. A., BRANDLER, O. V., KUKUSHKIN, O. V., LITVINCHUK, S. N., GLEB, A., MAZEPA, G. A., und J. M. ROSANOV (2007): A case of natural triploidy in European diploid green toad (*Bufo viridis*), with some distributional records of diploid and tetraploid toads. *Russ. J. Herp.* **14** (2): 121–132.
- BORN, G. (1883): Beiträge zur Bastardisierung zwischen den einheimischen Anurenarten. *Arch. Ges. Phys.*, **32**: 453–518.
- (1888): Biologische Untersuchungen II. Weitere Beiträge zur Bastardisierung zwischen den einheimischen Anuren. *Arch. Mikroskop. Anat.*, **27**: 192–271.
- BOSCH, J. und 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**(1): 84–89.
- BOWLES, F. D. (2001): A short note on the herpetofauna of the Palinuro peninsula, Cilento, Southern Campania, Italy. *Herpetological Bulletin*, **77**: 30–32.
- BRAUER, K. (1991): Kröten. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin, 191 S.
- und P. ROTH (1984): Zur Variabilität des Zeichnungsmusters von *Bufo viridis* LAUR., 1768 (Amphibia, Anura, Bufonidae). *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden*, **39**: 141–158.
- BRESSI, N., BATTISTELLA, S. und G. A. AMIRANTE (2000): Note sull' ibridazione spontanea tra *Bufo bufo spinosus* Daudin, 1803 e *Bufo viridis viridis* Laurenti, 1768 (Amphibia; Bufonidae) e sul ritrovamento in natura di esemplari di origine ibrida. *Atti del I Con-*

- gresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica (Torino, 1996); Mus. reg. Sci. nat. Torino, **2000**: 377–384.
- BREUER, W. und R. PODLOUCKY (1993): Planung und Durchführung einer Ausgleichsmaßnahme am Beispiel eines Wechselkrötenlebensraumes. Inform. Naturschutz Niedersachs., **13** (5): 175–180.
- BRIGGS, L. (2003): Recovery of the green toad *Bufo viridis* Laurenti, 1768 on coastal meadows and small islands in Funen County, Denmark. Mertensiella, **14**: 274–282.
- BRITO, J. C. (2003): Observations of amphibians and reptiles from North and West Africa – Morocco, Mauritania and Senegal. Bol. Asoc. Herpetol. Esp., **14** (1–2): 2–6.
- BROGGI, M. F. (1994): Feldherpetologische Beobachtungen und Bemerkungen zu schützenswerten Biotopen auf griechischen Inseln. Herpetozoa, **7**(1/2): 29–34.
- (1997): Notizen zur Herpetofauna von Kalymnos und Leros (Dodekanes, Griechenland): Herpetozoa, **10** (3/4): 135–138.
- (2001): Bemerkungen zur Herpetofauna der Ägäisinsel Ikaria (Griechenland). Herpetozoa, **14** (1–2): 9–14.
- (2002): Herpetological notes on the Dodecanese Islands of Symi and Sesklia (Greece): Herpetozoa, **15** (3/4): 186–187.
- (2007): Herpetological notes on the island of Amorgos (Cyclades, Greece). Herpetozoa, **20** (1–2): 94–96.
- BRUNO, S. (1973): Gli Anfibi e i Rettili dell'Appennino abruzzese con particolare riferimento alle specie del parco nazionale d'Abruzzo. Lavori Soc. Italiana Biogeografia N.S. **2** (1971): 697–783.
- (1989): Introduction to a study of the herpetofauna of Albania. British Herpet. Soc. Bull. London **29**: 16–41.
- CABELA, A. (1990): Wechselkröte *Bufo viridis* Laurenti, 1768. pp. 73–79 in: TIEDEMANN, F. (Hrsg.): Lurche und Kriechtiere Wiens. J. und V. Edition Wien Verlagsges., Wien.
- und L. GIROLLA (1994): Die Erstbesiedlung des Marchfeldkanals durch Amphibien (Amphibia, Wien, Niederösterreich). Herpetozoa, **7**(3/4): 109–138.
- , H. GRILLITSCH und F. TIEDEMANN (2001): Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich: Auswertung der Herpetofaunistischen Datenbank der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien. Wien (Umweltbundesamt). 880 S.
- CALOI, L., KOTSAKIS, T. und M. R. PALOMBO (1986): La fauna a vertebrati terrestri del Pleistocene delle isole del Mediterraneo. Geol. Romana **25**: 235–256.
- CAMERANO, L. (1884): Monografia degli Anfibi Anuri italiani. Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali, **35**: 187–284.
- CAMPENHOUT, B. VAN (1971): *Bufo viridis* (Laur.) et *Bufo calamita* (Laur.): notules éthologiques. Nat. Belg., **52**: 85–88.
- CAPOLONGO, D. (1984): Note sull herpetofauna pugliese. Att. Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Milano, **125**: 189–200.

- CASTANET, J. und R. GUYÉTANT (Hrsg.) (1989): Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France. Soc. Herp. France, Paris, 191 S.
- CASTELLANO, S., CUCCO, M., und C. GIACOMA (2004): Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). Copeia, **2004**(3): 659–664.
- und C. GIACOMA (1998): Morphological variation of the Green Toad, *Bufo viridis*, in Italy. A test of causation. J. Herp., **32**(4): 540–550.
- und C. GIACOMA (1998): Stabilizing and directional female choice for male calls in the European Green Toad. Anim. Behav., **56**: 275–287.
- , – und T. DUJSEBAYEVA (2000): Morphometric and advertisement call geographic variation in polyploid green toads. Biol. J. Linn. Soc., **70**: 341–360.
- , –, –, ODIERNA, G. und E. BALLETO (1998): Morphometrical and acoustical comparison between diploid and tetraploid green toads. Biol. J. Linn. Soc., **63**: 257–281.
- , –, –, – und – (2000): Diploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex): analysis of morphometrical differences among females. Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica (Torino, 1996); Mus. reg. Sci. nat. Torino, **2000**: 385–390.
- und C. GIACOMA (1998): Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. Animal Behaviour, **56**: 275–287.
- , LAORETTI, F., ROSSO A. und L. TONTINI (1999): Il Comportamento. [*Bufo viridis*]. Rivista di Idrobiologia, Perugia, **38** (1–3): 267–289.
- , ROSSO, A., DOGLIO, S. und C. GIACOMA (1999): Body size and calling variation in the green toad (*Bufo viridis*). Journal of Zoology, **248**: 83–90.
- , – und C. GIACOMA (2004): Active choice, passive attraction and the cognitive machinery of acoustic preferences. Animal Behaviour, **68**, 323–329.
- , –, LAORETTI, F., DOGLIO, S. und C. GIACOMA (2000): Call intensity and female preferences in the European green toad. Ethology, **106**: 1129–1141.
- , TONTINI, L., GIACOMA, C., LATTES, A., und E. BALLETO (2002): The evolution of release and advertisement calls in green toads (*Bufo viridis* complex). Biol. J. Linn. Soc. **77**: 379–391.
- CATTANEO, A. (1998): Gli anfibi e i rettili delle isole greche di Skyros, Skopelos e Aonissos (Sporadi settentrionali): Atti Soc. Ital. Sci. Nat., Mus. Civ. Stor. Nat. Milano, **139**(2): 127–149.
- (2003): Note erpetologiche sulle isole egee di Lesbos, Chios e Samos. Bollettino Museo Civico Storia Naturale Venezia, **54**: 95–116.
- (2005): Nuovo contributo alla conoscenza dell' erpetofauna dell' Isola egea di Kalymnos (Sporadi meridionali). Boll. Mus. Civ. St. Nat. Venezia, **56**: 153–163.
- CAUNE, I. (1991): Amfibii i reptilii Latvii. Tallin. Riga, Talinkoi tipografii, 67 S.
- CEDHAGEN, T., NILSON, G. (1979): Grod – och kräldjur i Norden, 92 S.
- CHIKVADZE, V. M. (1985): Preliminary results of the study of Tertiary amphibians and squamates from Zaisan Basin. In: DAREVSKY, I. S. (Hrsg.): Voprosy Gerpetologii, 6th All-Union Herpetological conference. Nauka, Leningrad. [Russisch], S. 234–235.

- CHRISTALLER, J. (1984): Beobachtungen an Laichplätzen von Wechselkröte und Laubfrosch. Jh. Ges. Naturkde. Württ., **139**: 115–121.
- CLAESSENS, L. (1997): On the Herpetofauna of some Neogene Mediterranean localities and the occurrence of *Palaeobatrachus* and *Bufo* (Amphibia, Anura) of the Lower Miocene of Turkey. J. Vert. Paleont. **17** (3), 39A.
- CLARK, R. (1999): Herpetofauna of Thassos, north Aegean sea, Greece. Brit. Herp. Bull., **66**: 14–16.
- COGĂLNICEANU, D., AIOANEI, F. und M. BOGDAN (2000): Amfibienii din România – Determinator. Editura Ars Docendi. 100 S.
- CORTI, C., LO CASCIO, P., VANNI, S., TURRISI, G. F. und A. VACCARO (1997): Amphibians and reptiles of the circumsicilian islands: new data and some considerations. Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, **15**(1): 179–211.
- DEGANI, G. und H. HAHAMOU (1987): Enzyme (Aldolase) activity in hyperosmotic media (NaCl and UREA) in the terrestrial toad, *Bufo viridis* and frog *Rana ridibunda*. Herpetological Journal, **1**: 177–180.
- DELAUGERRE, M. und M. CHEYLAN (1992): Atlas de répartition des Batraciens et Reptiles de Corse. Parc Natur. Rég. Corse, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Ajaccio, 128 S.
- DELFINO M (2002): Erpetofauna italiana del Neogene e del Quaternario. In: Tesi per il conseguimento del titolo di Dottore di Ricerca Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia. (382 S., 15 Abb., 13 Tab. + 43 tab.)
- DELY, O. G. (1967): Kétéltűek – Amphibia. Fauna Hungariae **83**: 1–80.
- DESSAUER, H. C., NEVO, E. und K. CHUANG (1975): High Genetic Variability in an Ecologically Variable Vertebrate, *Bufo viridis*. Biochem. Genet. **13**: 651–661.
- DIERKING-WESTPHAL, U. (1981): Zur Situation der Amphibien und Reptilien in Schleswig-Holstein. Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein, Kiel, Heft **3**: 1–109.
- DISI, A. M., AMR, Z. S. und H. MARTENS (2004): On a collection of amphibians and reptiles made by J. Klapperich in Jordan. Herpetozoa, **16**(3/4), 141–150.
- DOGLIO, S., CASTELLANO, S. und C. GIACOMA (2000): The role of the advertisement call in the competitive interactions among males of the European green toad, *Bufo viridis*. Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica (Torino, 1996); Mus. reg. Sci. nat. Torino, 2000: 117–121.
- DOLCE, S. (1977): L'Erpetofauna del Friuli, della Venezia Giulia, del Istria e della Dalmazia nella collezione del Museo civico di Storia naturale di Trieste. Catalogo ragionato, Parte I: Amphibia. Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste **30** (2): 209–240.
- DONAT, R. (1981): Gesicherter Nachweis von *Bufo viridis*. Biologische Studien im Kreis Luckau, DDR, **10**: 68.
- DUBOIS, A. und J. MARTENS (1977): Sur les crapauds du groupe de *Bufo viridis* (Amphibiens, Anoures) de l'Himalaya occidentale (Cachmire et Ladakh). Bull. Soc. Zool. France, **102**: 459–465.

- DUDA, M. (2008): First record of a natural male hybrid of *Bufo (Pseudoepidalea) viridis* Laurenti, 1768 and *Bufo (bufo) bufo* Linnaeus, 1758 from Austria. *Herpetozoa*, **20**(3/4): 184–186.
- DÜRIGEN, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg, Creutzsche Verlagsbuchhandlung, 676 S.
- EISELT, J. und J. F. SCHMIDTLER (1971): Vorläufige Mitteilung über zwei neue Subspezies von Amphibia Salientia aus dem Iran. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* **75**: 383–385.
- und – (1973): Froschlurche aus dem Iran unter Berücksichtigung außeriranischer Populationsgruppen. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*. **77**: 181–243.
- ENGELMANN, W. E. und F. J. OBST (1976): Partielle Pigmentlosigkeit bei *Bufo viridis viridis*. *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden*, **34**: 39–41.
- , FRITZSCHE, J., GÜNTHER, R. und F. J. OBST (1985): Lurche und Kriechtiere Europas. Neumann-Verlag, Radebeul, 420 S.
- und K. KABISCH (1973): Das Serumproteinmuster von *Bufo bufo* (L.) und *Bufo viridis* Laurenti im Polyacrylamid-Gel. *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden*, **32**(20): 313–315.
- ENSABELLA, F., LORIGA, S., FORMICCHETTI, P. I. R. und A. SORACE (2003): Breeding site selection of *Bufo viridis* in the city of Rome (Italy): *Amphibia-Reptilia*, **24**: 396–400.
- FAHD, S., BARATA, M., BENÍTEZ, M., BRITO, J. C., CARO, J., CARVALHO, S., CHIROSA, M., FERICHE, M., HERRERA, T., MÁRQUEZ-FERRANDO, R., NESBITT, D., PLEGUEZUELOS, J. M., REQUES, R., RODRÍGUEZ, M. P., SANTOS, X., SICILIA, M. und R. VASCONCELOS (2007): Presencia de la víbora hocicuda *Vipera latastei* en el Atlas Medio (Marruecos) y otras citas herpetológicas para la región. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, **18**, 26–43.
- FEI, L., YUAN, Y. C., ZHAO, H. Y. und C. X. NUAN (1999): Taxonomic studies on *Bufo viridis* from west China (Amphibia: Anura). *Zool. Res.* **20**: 294–300.
- FERRI, V. (1999): Interventi di Conservazione [*Bufo viridis*]. *Rivista di Idrobiologia*, Univ. Perugia, **38** (1–3): 301–310.
- FFH-RL (1992): Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen (Abl. EG Nr. L 206 S. 1, geändert durch Richtlinie 97/62/EG des Rates vom 27. Oktober 1997).
- FISCHER, J. A. (1993): Kritische Anmerkungen zum Vorkommen und zur Lebensweise der Knoblauchkröte (*Pelobates f. fuscus*) und der Wechselkröte (*Bufo B. v. viridis*) im Werratal bei Bad Salzungen und Meiningen (Südthüringen). *Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen*, **7/8**: 103–112.
- FLINDT, R. (1985): Untersuchungen zum Auftreten von mißgebildeten Wechselkröten (*Bufo viridis*) in einem Steinbruch in Vaihingen-Roßwag. *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg*, **140**: 213–233.
- und H. HEMMER (1967a): Ökologische und variationsstatistische Untersuchungen an einer *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Population. *Zool. Jb. Syst.*, **94**: 162–186.
- und – (1967b): Die Parameter für das Einsetzen der Paarungsrufe bei *B. calamita* und *B. viridis*. *Salamandra*, **3**: 98–100.

- und – (1967c): Variation und wahrscheinliche Hybridisation in einer *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Population. Zoologische Beiträge NF, **13**: 149–160.
 - und – (1967d): Nachweis einer natürlichen Bastardisierung von *Bufo calamita* und *Bufo viridis*. Zoologischer Anzeiger, **178**: 419–429.
 - und – (1968a): Circadiane Aktivität von *Bufo viridis* Laur. und *B. calamita* Laur. während der Laichzeit. Verhandlungen Deutsche Zoologische Gesellschaft, **19**: 283–290.
 - und – (1968b): Beobachtungen zur Dynamik einer Population von *Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur. Zoologisches Jahrbuch Systematik, **95**: 469–476.
 - und – (1968c): Über die Merkmalsvariation von Kreuzkröten (*Bufo calamita* Laur.) und Wechselkröten (*Bufo viridis* Laur.) im Rhein-Main-Gebiet. Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **7**: 279–284.
 - und – (1968d): Analyse des akustischen Geschlechtserkennungsmechanismus (Befreiungsrufe) bei Kröten (Genus *Bufo*). Experientia, **24**: 285–286.
 - und – (1969a): Vergleichende Untersuchungen zum Aufbau zweier unterschiedlich zusammengesetzter *Bufo viridis*/*Bufo calamita*-Populationen. Zoologische Beiträge NF, **15**: 219–235.
 - und – (1969c): Wechselkröten (*Bufo viridis*) mit Rückenband aus einer Population im Rhein-Main-Gebiet. Salamandra, **5**: 18–22.
 - und – (1970a): Kreuzungsversuche mit *Bufo calamita*, *Bufo viridis viridis* und *Bufo viridis arabicus* (Amphibia, Bufonidae). Salamandra, **6**: 94–98.
 - und – (1970b): Vergleichende Untersuchungen über das Larval- und Postmetamorphose-Wachstum von *Bufo calamita*, *Bufo viridis* und deren Bastarde. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, **181**: 317–330.
 - und – (1972a): Untersuchungen zur Reaktion von *Bufo calamita* und *Bufo viridis* auf arteigene Rufe. Biologisches Zentralblatt, **91**: 597–600.
 - und – (1973): Die Bedeutung des Serumeiweißbildes zur Diagnose von *Bufo calamita* Laur., *Bufo viridis* Laur. und deren Bastarden (Amphibia, Anura, Bufonidae). Experientia, **29**: 361–364.
 - und – (1974): Vergleichende Untersuchungen über das Larval- und Postmetamorphose-Wachstum von *Bufo calamita* Laur., *Bufo viridis* Laur. und deren Bastarden. Zeitschrift Wissenschaftl. Zoologie, **181**: 317–330.
 - , – und R. SCHIPP (1968): Zur Morphogenese von Mißbildungen bei Bastardlarven *Bufo calamita* x *Bufo viridis*: Störungen in der Ausbildung des Axialskeletts. Zoologisches Jahrbuch Anatomie, **85**: 51–71.
- FLOTTMANN, H.-J. (2006): Die Wechselkröte (*Bufo v. viridis* Laurenti, 1768) – eine Leitart der saarländischen Bergbaufolgelandschaften. Abh. Delattinia (Saarbrücken), **30**: 143–153.
- FLYAKS, N. L. und L. J. BORKIN (2003): Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine. Applied Herpetology, **1**: 229–264.

- FRITZ, U., PICARIELLO, O., GÜNTHER, R. und F. MUTSCHMANN (1993): Zur Herpetofauna Südtaliens. Teil 1: Flussmündungen und Feuchtegebiete in Kalabrien, Lucanien und Südapulien. *Herpetofauna* **15** (84): 6–14.
- FOG, K. (1995): Amphibian conservation in Denmark. *FrogLog*, **13**.
- FOG, K. (2003): Verbreitung, Bestandssituation und Biotopansprüche der Wechselkröte in Dänemark. *Mertensiella*, **14**: 7–17.
- FREISLING, J. (1948): Studien zur Biologie und Psychologie der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.). *Österreichische Zoologische Zeitschrift*, **1**(5): 383–440.
- FRÉTEY, J. (1975): Guide des Reptiles et Batraciens de France. Paris, Hatier, 239 S.
- FROMHAGE, L., BITZ, A., KROPP, M., THIELE, R. und R. TWELBECK (2003): Zur Situation der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) in Rheinland-Pfalz unter besonderer Berücksichtigung der aktuellen Entwicklung in Rheinhessen. *Mertensiella*, **14**: 85–91.
- FROMMHOLD, E. (1960): Als Tiergärtner und Herpetologe in Albanien. *Aquarien und Terrarien*, **7**: 197–182 + 217.
- FROST, D. R. (Hrsg.) (1985): Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. Allen Press and Ass. of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- , GRANT, T., FAIVOVICH, J., BAIN, R. H., HAAS, A., HADDAD, C. F. B., DE SÁ, R. O., CHANNING, A., WILKINSON, M., DONNELLAN, S. C., RAXWORTHY, C. J., CAMPBELL, J. A., BLOTTO, B. L., MOLÉR, P., DREWES, R. C., NUSSBAUM, R. A., LYNCH, J. D., GREEN, D. M. und W. C. WHEELER (2006): The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **297**: 1–370.
- GARANIN, V.I. (2000): The distribution of amphibians in the Volga-Kama-region. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*, **5**: 79–132.
- GARCÍA-PARÍS, M., MONTORI, A. und P. HERRERO (2004) : Fauna Iberica, Vol. **24**: Amphibia, Lissamphibia. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 640 S.
- GASC, J.P., CABELA, A., CRNOBRNJA-ISAILOVIĆ, J., DOLMEN, D., GROSSENBACHER, K., HAFNER, P., LESCURE, J., MARTENS, H., MARTÍNEZ RICA, J.P., MAURIN, H., OLIVEIRA, M.E., SOFIANIDOU T.S., VEITH M. und A. ZUIDERWIJK (Hrsg.) (2002): Atlas of amphibians and reptiles in Europe. *Collection Patrimoines Naturels*, **29**, Paris 1997.
- GASSMANN, F.H. (1984): Lurche und Kriechtiere des Bezirkes Magdeburg. *Naturschutzarbeit in den Bezirken Halle und Magdeburg*, **21** (1): 29–56.
- GEIL, W. (1962): Blüte und Ende einer Population von *Bufo viridis*. *Deutsche Aquarien- und Terrarienzeitung* **15**(8): 254–255.
- GENTILLI, A. und F. BARBIERI (2002): Anfibi e rettili del Parco dell' Adamello e del Parco dell' Alto Garda Bresciano. *La Cittadina*, Brescia, 95 S.
- GERSTNER, J. (2003): Die Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) im Saarland. *Mertensiella*, **14**: 123–129.
- GIACOMA, C. (1999): Struttura di popolazione. *Rivista di Idrobiologia*, Univ. Perugia, **38** (1–3): 251–265.
- , ZUGOLARO, C. und L. BEANI (1997): The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*): variability and role in mate choice. *Herpetologica*, **53** (4): 454–464.

- , – und F. KOZAR (2000): Temporal spacing of breeding activity in the green toad, *Bufo viridis*. Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica (Torino, 1996); Mus. reg. Sci. nat. Torino, 2000: 101–108.
- GIL, N. und U. KATZ (1996): Oxygen-consumption, heart-rate and respiratory movements are maintained almost unchanged in toads (*Bufo viridis*) on soil without access to free water. J. Arid Environ. 33(2): 237–245.
- GISLÉN, T. und H. KAURI (1959): Zoogeography of the Swedish Amphibians and Reptiles with notes on their Growth and Ecology. Acta Vertebratica, Stockholm 1 (3): 196–397.
- GLAW, F. und M. VENCES (1989): Zur Verbreitung von Wechselkröte (*Bufo viridis* LAURENTI, 1768) und Kreuzkröte (*Bufo calamita*, Laurenti, 1768) im nördlichen Rheinland. Jahrbuch für Feldherpetologie, 3: 61–75.
- GŁOWACIŃSKI, Z. und RAFIŃSKI, J. (2003): Atlas płazów i gadów polski. Status – Zozmieszczenie – ochrona. Biblioteka monitoringu Środowiska. Warszawa – Kraków, 156 S.
- GOKHELASHVILI, R. K. und D. N. TARKHNISHVILI (1994): Age structure of six Georgian anuran populations and its dynamics during two consecutive years. Herpetozoa, 7(1/2): 11–18.
- GORDON, M.S. (1962): Osmotic regulation in the green toad (*Bufo viridis*). Experimental Biology, 39: 261–270.
- GRAYBEAL, A. (1993): The phylogenetic utility of cytochrome b: lessons from bufonid frogs. Mol. Phylogenet. Evol. 2: 256–269.
- (1997): Phylogenetic relationships of bufonid frogs and tests of alternate macroevolutionary hypotheses characterizing their radiation. Zool. J. Linn. Soc. 119: 297–338.
- GREDLER, V. (1872): Fauna der Kriechthiere und Lurche Tirol's. 22. Programm des Gymnasiums von Bozen, 1–43.
- GROSSE, W.-R. (1976): Krötenbastarde (Amphibia, Anura, Bufonidae) III. Beitrag zur Herpetofauna des Leipziger Auenwaldes. Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden, 6: 155–161.
- (1987): Eine weisse Kaulquappe der Wechselkröte, *Bufo viridis* (Laur.), bei Halle/S. (Amphibia, Anura, Bufonidae). Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, 15(9): 111.
- (1999): Altersbestimmung bei mitteleuropäischen Amphibien mittels Skeletochronologie am Beispiel der Kreuz-, Erd- und Wechselkröte (Anura, Bufonidae). Elaphe, 7(3): 73–76.
- GROSSENbacher, K. (1988): Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. Documenta Faunistica Helvetiae, (Schweizerischer Bund f. Naturschutz, Basel) 7: 207 S.
- (2003): Die Wechselkröte (*Bufo viridis*) in der Schweiz: Historische und aktuelle Situation. Mertensiella, 14: 147–152.
- GRUBER, H.-J., HECKES, U. und M. FRANZEN (1994): Artenhilfsprogramm für die Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) im Raum München. Mitt. LARS Bayern, 14(1): 51–68.

- GRUSCHWITZ, M. (1981): Verbreitung und Bestandssituation der Amphibien und Reptilien in Rheinland-Pfalz. Naturschutz u. Ornithologie in Rheinland-Pfalz, **2** (2): 298–390.
- GÜNTHER, R. und R. PODLOUCKY (1996): Wechselkröte – *Bufo viridis* Laurenti, 1768. S. 322–343 in: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. Gustav Fischer-Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 825 S.
- HAXHIU, I. (1994): The herpetofauna of Albania. Zool. Jb. Syst., **121**: 321–334.
- HECKES, U. und H.-J. GRUBER (2003): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) in Bayern. Mertensiella, **14**: 130–146.
- HEMMER, H. (1973): Die Bastardisierung von Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und Wechselkröte (*Bufo viridis*). Salamandra, **9**: 118–136.
- (1976): Beobachtungen an mittelasiatischen Wechselkröten (*Bufo viridis*). Salamandra, **12**: 140–158.
- und H. JAKOBS (1974): Funktionelle Korrelate der Körperproportionsunterschiede und Grabverhalten der Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laur.) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.) (Amphibia, Bufonidae). Forma et functio, **7**: 1–5.
- und K. KADEL (1970): Zur Laichplatzwahl der Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laur.) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.). Aqualterra, **7**: 123–127.
- und – (1971): Beobachtungen zum Aktivitätsrhythmus von Kreuzkröten (*Bufo calamita*), Wechselkröten (*Bufo viridis*) und deren Bastarde. Salamandra, **7**: 149–152.
- und – (1971a): Untersuchungen zur Laichgröße nebst Bemerkungen zur Populationsdynamik der Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laurenti) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti). Bonner zoologische Beiträge, **17**: 327–336.
- und – (1973): Beobachtungen zur ökologischen Adaption bei der Ontogenese der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und der Wechselkröte (*Bufo viridis*). Salamandra, **9**: 7–12.
- und W. BÖHME (1974): Nachweis natürlicher Bastardierung der Erdkröte (*Bufo bufo*) mit der Wechselkröte (*Bufo viridis*) im Rheinland. Salamandra, **10**: 126–130.
- , KADEL, B. und K. KADEL (1981): The Balearic toad (*Bufo viridis balearicus* (BÖTTGER, 1881)), human bronze age culture, and Mediterranean biogeography. Amphibia-Reptilia, **2**: 217–230.
- , RICHARTS, M. und G. SCHULER (1977): Zur osteologischen Trennung europäischer Bufoniden (Amphibia, Anura). Zool. Beitr. (N.F.) **23**: 281–300.
- , SCHMIDTLER, J. F. und W. BÖHME (1978): Zur Systematik zentralasiatischer Grünkröten (*Bufo viridis*-Komplex) (Amphibia, Salientia, Bufonidae). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden **34**: 350–384.
- HERRMANN, D., PODLOUCKY, R. und T. WAGNER (2003): Niedersächsisches Artenschutzprogramm „Wechselkröte“: Darstellung eines regionalen Artenschutzkonzeptes. Mertensiella, **14**: 283–298.
- HERRMANN, H.-J. (1989): Die mikromorphologische Differenzierung di- und tetraploider grüner Kröten des *Bufo-viridis*-Komplexes. Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **4**: 15–21.

- HERTER, K. und W.R. HERTER (1954): Die Verbreitung der Kreuzkröte (*Bufo calamita* Laur.) und der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.) in Europa. Zoologische Beiträge NF, **1**: 203–218.
- HERTWIG, G., WEISS, I. und C. ZIEMANN (1959): Unterschiedliche Ergebnisse reziproker Kreuzungen der drei europäischen Krötenarten unter besonderer Berücksichtigung ihrer Kern- und Zellgrößen. Biologisches Zentralblatt, **78**: 675–702.
- HESSSELØE, M. (1997): The green toad (*Bufo viridis*) on Sprogø. Mem. Soc. Fauna Flora Fenn., **73**(3–4): 109–110.
- HEWITT, G. M. (2000): The genetic legacy of the quaternary ice ages. Nature, **405**: 907–913.
- (2004): Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, **359**: 183–195.
- HILL, J. (2003): Bemerkungen zur Herpetofauna von Korfu (Griechenland): ÖGH-Aktuell, **12**: 10–12.
- HILLMANN, B. (2003): Herpetologische Eindrücke aus dem Iran. Elaphe, **11**(4): 61–71.
- HINSCHKE, G. (1928): Kampfreaktionen bei einheimischen Anuren. Biol. Zentralblatt, **48**/10: 577–617.
- HOFFMAN, J. (2006): Interpopulation differences in water-seeking behaviour in the green toad *Bufo viridis*. Herpetological Journal, **16**: 47–53.
- HOFFMANN, J., KATZ, U. und U. EYLATH (1990): Urea accumulation in response to water restriction in burrowing toads (*Bufo viridis*). Comparative Biochemistry and Physiology **97A**: 423–426.
- und – (1999): Elevated plasma osmotic concentration stimulates water absorption response in a toad. Journal of Experimental Zoology, **284**: 168–173.
- HOLMAN, J.A. (1998): Pleistocene amphibians and reptiles of Britain and Europe. Oxford Monographs on Geology and Geophysics **38**: 254 S.
- HOLMEN, M. und E. WEDERKINCH (1988): Monitoring amphibian populations in the Copenhagen region. Soc. Fauna Flora Fennica, **64**: 124–128.
- ILDOS, A. S. und N. ANCONA (1994): Analysis of amphibian habitat preferences in a farmland area (Poplain, northern Italy). Amphibia-Reptilia, **15**: 307–316.
- INGER, R. F. (1972): *Bufo* of Eurasia. S. 102–118 in: BLAIR, W. F. (Hrsg.): Evolution in the genus *Bufo*. Univ. of Texas Press, Austin and London.
- ISKAKOVA, K. (1959): Amfibii Kazachstány [Amphibien Khasachstans (Russisch)]. Izd. AN KazSSR, Alma-Ata.
- (1973): Ekologija zeljonoj zhaby v kulturnom landschafte jugo-vostoka Kazachstana [Ökologie der Wechselkröte in der Kulturlandschaft des südöstlichen Kazachstans. Russisch]. Vopr. gerpetol., Leningrad, **3**: 92–93.
- JEDICKE, E. (1992): Die Amphibien Hessens. Stuttgart (Ulmer), 152 S.
- JÖGER, U. (2003): Reptiles and amphibians of southern Tunisia. Kaupia – Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, **12**: 71–88.
- (2003): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte (*Bufo viridis*) in Hessen. Mertensiella, **14**: 92–98.

- JØRGENSEN, C. B. (1983): Pattern of growth in a temperate zone anuran (*Bufo viridis* Laur.). J. Exp. Zool., **227**: 433–439.
- (1984): Ovarian functional patterns in Baltic and Mediterranean populations of a temperate zone anuran, the toad *Bufo viridis*. Oikos, **43**: 309–321.
- JUSZCZYK, W. (1987): Plazy i gady krajowe. Plazy – Amphibia. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 384 S. und 58 Bildtafeln.
- KABISCH, K. und W.-E. ENGELMANN (1975): Vergleichende elektrophoretische Untersuchung der Alpha-Naphthylacetat-Esterase im Serum mitteleuropäischer Discoglossiden und Bufoniden (Amphibia, Anura): Biologisches Zentralblatt, **94**(2): 211–214.
- KADYROVA, B. K., MAZIK, E. J. und A. T. TOKTOSUNOV (1976): K voprosu o kariotipe zelenoj zhaby *Bufo viridis* Laur. (Salientia, Bufonidae) v Kirgizi. Trudy Kirgiz. Gos. Univ. Frunze, Ser. Biol. Nauk (Zoologia) **15**, II: 63–68. [Zur Frage des Karyotyps der Wechselkröte in Kirgisien (Russisch)].
- KANEP, S. V. (1963): Geograficheskaya i vozrastnaya izmenchivost zelenoy zhaby. Vest. Leningrad. Univ.-Biol. **18**: 161–164. [Geographische- und Wachstumsvariabilität der Wechselkröte (Russisch)].
- KAPLER, O. (1962): Albinismus a neotenie u žab [Albinismus und Neotenie bei Fröschen. (Tschechisch)]. Živa, Praha, **10**: 36.
- KARAKOUSIS, Y. und P. KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1995): Genetic and morphological differentiation among populations of the green toad *Bufo viridis* from Northern Greece. Biochem. Syst. Ecol. **23**: 39–45.
- KATZ, U. und N. GIL (1997): Different temperature relations of two species of toads that coexist at the border of their geographical distributions. Amphibia-Reptilia, **18**: 259–268.
- , HOFFMAN, J. und N. GIL (1997): What is the ecological significance of laboratory temperature selection in anuran amphibia? Alytes, **15**(2): 91–98.
- KAURI, H. (1948): Über die Ausbreitung und die Ausbreitungsumstände der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.) im Ostseegebiet. Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2, **44**: 3–30.
- KAWAMURA, T., NISHIOKA, M. und H. UEDA (1980): Inter- and intraspecific hybrids among Japanese, European and American toads. Sci. Rep. Lab. Amphib. Biol. Hiroshima Univ., **4**: 1–125.
- , SUMIDA, M., und M. RYUZAKI (1982): Viability of hybrids among Japanese, Chinese, Taiwan, European and American toads. Japan. J. Genet. **57**: 677–678 [Japanisch].
- KELTSCH, M. (2000): Larvalentwicklung und Metamorphose in einer syntopen Laichgesellschaft von Kreuz- und Wechselkröten. Unveröff. Staatsexamensarbeit, Universität Koblenz-Landau, 165 S.
- KHALIL, R. M. und N. K. ELFEKY (1986): Observations on the blood cells of *Bufo viridis* (Laurenti), *Bufo regularis* (Reuss) and *Rana mascariensis* (Dumeril & Bibron) (Anuran Amphibia). J. College Sci. King Saud Univ., **17**: 67–85.
- KIRSCHHEY, T. (2003): Ökologie, Habitatsstruktur und Verbreitung von *Bufo v. viridis* Laurenti, 1768 im Nordwestkaukasus. Mertensiella, **14**: 164–178.

- KLEWEN, R. (1981): Wechselkröte – *Bufo viridis* Laurenti, 1768. In: FELDMANN, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Westfalens. Abh. Landesmus. Naturk. Münster, **43** (4): 88–89.
- KOCH, E. (1871): Formen und Wandlungen der ecaudaten Batrachier des Untermain- und Lahnggebietes. Bericht Senckenberg. Naturforsch., Frankfurt/M., 1872–72: 122–183.
- KONDRASHEV, S. L., GNIUBKIN, V. F., DIMENTMAN, A. M. und O. J. ORLOV (1976): [Role of visual stimuli in the breeding behaviour of *Rana temporaria*, *Bufo bufo* and *Bufo viridis*] [Russisch]. Zool.Zh., **55**: 1027–1037.
- KÖNIG, A. und W. R. GROSSE (2005): Morphometrische Daten einer Wechselkröten-Population (*Bufo viridis*) an den Regenrückhaltebecken des Gewerbegebietes Reidpark Halle-Queis (Sachsen-Anhalt). Zeitschrift für Feldherpetologie, **12**, 43–59.
- KORDIKOVA, E. G. (1998): Herpetofaunas of Kazakhstan in the Paleozoic, Mesozoic and Cenozoic. Vestnik KazGU [Kazakhskoi gosudarstvennoi universitet], ser. Biologiceskaya **6**: 61–109.
- KOWALEWSKI, L. (1974): Observations on the phenology and ecology of amphibia in the region of Częstochowa. Acta zool. Cracov. **19**: 391–460.
- KOZAR, F. V. (1986): Polovoye povedenie, mekhanizm ikrometaniya i oplodotvoreniya u zelenoy zhaby (*Bufo viridis*) i ich adaptivnoe znachenie [Sexualverhalten, Mechanismus der Eiablage und Befruchtung bei der Wechselkröte und deren adaptive Bedeutung (Russisch)] Zool. Zh., **65**: 1535–1543.
- KUDRJACEV, B. N., NI, V. V., BORKIN, L. J. und L. V. SOLOVJEVA (1988): Soderzhanie RNK i belka v kletkach diploidnykh i tetraploidnykh zhab gruppy *Bufo viridis*. [RNA- und Proteingehalt in Zellen diploider und tetraploider Kröten der *Bufo viridis* Gruppe (Russisch)] Citologia, **11**: 1324–1331.
- KUHN, W. (2001): Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und Wechselkröte (*Bufo viridis*) – Eine Mischpopulation am südlichen Rand ihres Verbreitungsgebietes in Bayern und ihren Bastarden am Rande ihres Verbreitungsgebietes. Unveröff. Dissertation, TU München, 157 S.
- KÜHNEL, K.-D. und A. KRONE (2003): Bestandssituation, Habitatwahl und Schutz der Wechselkröte (*Bufo viridis*) in Berlin – Grundlagenuntersuchungen für ein Artenhilfsprogramm in der Grossstadt. Mertensiella, **14**: 299–315.
- KUNZ, K. (2000): Amphibien als Nutzniesser des „Urzeitkrebs“-Schutzes. Herpetofauna, **22**(127): 26–28.
- KUZMIN, S. L. (1999): The amphibians of the former Soviet Union. – Pensoft, Sofia. 538 S. [die russische Version erschien als: "Zemnovidnye i presmykayushchiesya byvchego SSSR", Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, Moscow, 298 S., ISBN: 5-87317-070-3].
- (1995): Die Amphibien Russlands und angrenzender Gebiete. Neue Brehm Bücherei Nr. **627**, Magdeburg, Westarp Wissenschaften, 274 S.
- LABES, R. (1983): Zum Stand der Erfassung der Herpetofauna im Bezirk Schwerin. Naturschutzarbeit in Mecklenburg, **26** (1): 13–18.

- LANDMANN, A. und D. FISCHLER (1993): Verbreitung, Bestandssituation und Habitatansprüche von Amphibien im mittleren Tiroler Inntal und angrenzenden Mittelgebirgsterrassen. Unpublizierte Dissertation, Universität Innsbruck.
- LANZA, B. und D. CANESTRELLI (2002): Atypische Färbung bei *Salamandrina terdigitata* (Lacépède, 1788) und *Bufo viridis viridis* Laurenti, 1768. *Salamandra*, **38**(2): 105–108.
- LAORETTI, F., CASTELLANO, S. und C. GIACOMA (2000): Struttura e dinamica stagionale di alcune popolazioni di rospo smeraldino (*Bufo viridis*) del Savonese. In: GIACOMA, C.. (Hrsg.): Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica, Torino (1996): 109–116.
- LAPINI, L., CASSOL, M. und A. DAL FARRA (1998): Osservazioni sulla fauna erpetologica (Amphibia, Reptilia) delle Dolomiti meridionali (Italia nord-orientale, Parco Nazionale Dolomiti Bellunesi e dintorni). p.186–230, in: RAMANZIN, M. und M. APPOLLONIO (Hrsg.): La Fauna. I. Cierre, Verona.
- LAUFER, H. und A. PIEH (2007): Wechselkröte *Bufo viridis* Laurenti, 1768. in LAUFER, H., FRITZ, K. und P. SOWIG (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart, 807 S.
- , SOWIG, P. und K. FRITZ (2003): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte (*Bufo viridis*) in Baden-Württemberg. *Mertensiella*, **14**: 99–108.
- LESKOVAR, C. und U. SINSCH (2000): Hibernation behaviour of radiotracked natterjack toads *Bufo calamita* and green toads *Bufo viridis*. *Zoology – Analysis of Complex Systems* 103, Suppl. III: 110.
- und – (2001a): Hibernation behaviour of radiotracked natterjack toads *Bufo calamita* and green toads *Bufo viridis*. *Biota*, **2** (Supplement): 33–34.
- und – (2001b): Size-assortative winter mortality in juvenile toads *Bufo calamita* and green toads *Bufo viridis*: an effect of temperature? *Biota*, **2** (Supplement): 35.
- und – (2005): Harmonic direction finding: a novel tool to monitor the dispersal of small-sized anurans. *Herpet. Journal*, **15**: 173–180.
- , WAGNER, T. und U. SINSCH (2004): Saisonale Dynamik des Nahrungsspektrums syntoper Kreuz- (*Bufo calamita*) und Wechselkröten-Populationen (*B. viridis*) in einem rheinischen Auskiesungsgebiet. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, **11**: 83–103.
- LIPS, K.R., DIFFENDORFER, J., MENDELSON III, J.R., MICHAEL W. und M.W. SEARS (2008): Riding the Wave: Reconciling the roles of disease and climate change in amphibian declines. *PLOS Biology* **6**(3) e72.
- LIU, W. Z., LATHROP, A., FU, J.Z., YANG, D.T. und R. W. MURPHY (2000): Phylogeny in east Asian bufonids inferred from mitochondrial DNA sequences (Anura: Amphibia). *Mol. Phylogenet. Evol.* **14**(3): 423–435.
- LO CASCIO, P. und M. MASSETI (2004): Distributional records for some herpetofaunal species in the islands of SW Turkey, with notes on the diet of *Laudakia stellio*. *Herpetological Bulletin*, **87**, 25–28.
- LÖDERBUSCH, W. (1987): Die Amphibien im Kreis Tübingen. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.*, Karlsruhe, **41**: 279–311.

- LÖRCHER, K. und H. SCHNEIDER (1973): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Kreuzkröte, *Bufo calamita* (Laur.), und der Wechselkröte, *Bufo B. v. viridis* (Laur.). Zeitschrift für Tierpsychologie, **32**: 506–521.
- LÖTTERS, S. (1996): Untersuchungen der Habitatstrukturen von Kreuz- und Wechselkröte in der südlichen Kölner Bucht an Hand von Feldforschungen, Fernerkundungs- und GIS-Verfahren. Unveröff. Diplomarbeit, Geographisches Institut, Universität Bonn, 85 S.
- , KLAUS, D. und J. KÖHLER (2003): Die Verbreitung von Wechsel- und Kreuzkröte in der Kölner Bucht: Variierende Habitatseigenschaften als Ursache für syntopes und nicht-syntopes Vorkommen? Mertensiella, **14**: 229–240.
- LO VALVO M. und G. GIACALONE (2005): Osservazioni preliminari sulla fenologia riproduttiva della popolazione di rospo smeraldino, *Bufo viridis* Laurenti, 1768, della Riserva Naturale di Monte Pellegrino (Palermo). Ann. Mus. Civ. St. Nat. Ferrara, **6**: 61–65.
- MACK, G. (1975): Vergleichende Untersuchungen des Osmomineralhaushaltes von vier einheimischen Anurenarten (*Rana esculenta*, *Rana temporaria*, *Bufo calamita* und *Bufo viridis*): Unpublizierte Dissertation, Universität Karlsruhe.
- MALTEN, A. (2006): Die Wechselkröte. Natur und Museum, **136**(1–2): 20–21.
- MARTIN, W. F. (1972): Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. p. 279–309 in: BLAIR W. F. (Hrsg.): Evolution in the genus *Bufo*. Univ. Texas Press. Austin, London.
- MAXSON, L. R. (1981): Albumin evolution and its phylogenetic implications of the genus *Bufo*. II. Relationships among Eurasian *Bufo*. Copeia **1981**: 579–583.
- MAZIK, E. J., KADYROVA, B. K. und A. T. TOKTOSUNOV (1976): Osobennosti kariotipa zelyonoy zhaby (*Bufo viridis*) Kirgizii Zool. Zh. **55**: 1740–1741. [Besonderheiten des Karyotyps der Wechselkröte Kirgisiens (Russisch)]
- MAZZOTTI, S., PARISI, V., MAZZOTTI, S., FALCONI, R. und F. ZACCANTI (2002): Prey handling behaviour in toad feeding strategies. Ann. Mus. Civ. St. Nat. Ferrara, **5**: 119–124.
- MEINIG, H. (1995): Beitrag zur Höhenverbreitung der Wechselkröte (*Bufo viridis*). Zeitschr. Feldherpetologie, **2**(1/2): 91–96.
- MERTENS, R. (1957): Die Amphibien und Reptilien Korsikas. Senckenbergiana biol. **38**: 175–192.
- (1967): Die herpetologische Sektion des Natur-Museums und Forschungs-Institutes Senckenberg in Frankfurt a. M. nebst einem Verzeichnis ihrer Typen. Senckenb. Biol. **48A**: 1–106.
- und H. WERMUTH (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. Dritte Liste (nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Frankfurt a. Main, W. Kramer, 264 S.
- MEYER, F. (2003): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte (*Bufo viridis*) in Sachsen-Anhalt. Mertensiella, **14**: 28–37.
- MEYER, F., BUSCHENDORF, J., ZUPPKE, U., BRAUMANN, F., SCHÄDLER, M. und W.-R. GROSSE (Hrsg.) (2004): Die Lurche und Kriechtiere Sachsen-Anhalts. Verbreitung, Ökologie. Zeitschrift für Feldherpetologie, **Suppl. 4**: 240 S.

- MEZHHERIN, S. V. und E. M. PISANETS (1990): Genetic structure and origin of the Asian tetraploid toads *Bufo danatensis* PISANETZ, 1978 (Russisch). Dokl. AN USSR, Ser. B Geol., Khim. Biol. Nauki, **1990**: 71–73.
- und – (1995): Genetic structure and origin of the tetraploid toad *Bufo danatensis* PISANETS, 1978 (Amphibia, Bufonidae) from Central Asia. Differentiation of geographic forms and genetic relationship between diploid and tetraploid species (Russisch). Genetika, **31**: 342–352.
- und – (1991): Geneticheskaya divergentsiya predstavitelej komplekca zelenych zhab *Bufo viridis* komplex fauny SSSR [Genetische Divergenz der Vertreter des *Bufo viridis*-Komplexes der Fauna von USSR (Russisch)]. Doklady AN SSSR **317**: 222–226.
- MEZZENA, R. und S. DOLCE (1978): Anfibi e rettili del Carso. Atti Mus. civ. Storia Naz. Sci., Lettere ed Arti in Napoli, Ser. 4, **30**: 236–240.
- MIENIS, H. K. (1987): Predation on snails by the green toad, *Bufo viridis*, in Kibbutz Netzer Sereni, Israel. Levantina, **67**: 707.
- MIRCEA-DRAGOMIR, A. (2002): Contributions to the knowledge of the herpetofauna of Southern Dobruja (Romania). Travaux Muséum National d'Histoire Naturelle "Gri-goire Antipa", **44**: 357–373.
- MEYNARSKI, M. (1971): Plazy i gady polski. 75 p.
- , BÖHME, G. und H. ULLRICH (1978): Amphibian and reptilian remains from the late Pleistocene cover layer sequence of the Burgtonna travertine in Thuringia. Quartär-paläontologie, **3**: 223–226.
- MØBJERG, N., LARSEN, E. H. und Å. JESPERSEN (2000): Morphology of the kidney in larvae of *Bufo viridis* (Amphibia, Anura, Bufonidae). J. Morphol., **245**: 177–195.
- MOHNEKE, R. (1981): Neurophysiologische Untersuchungen zur Antwortcharakteristik akustischer Mittelhirn-Neuronen von *Alytes obstetricans* und *Bufo viridis* und zur tonotopen Organisation des Torus semicircularis. Dissertation Universität Bonn, 103 S.
- MOLLE, F. (1955): Neues von der Wechselkröte westlich des Rheins. Aquar. Terr. Z. **8**: 222.
- MONTALENTI G. (1933): L'ontogenesi degli ibridi fra *B. vulgaris* e *B. viridis*. Physiolog. Zool., **6**: 329–395.
- MORAVEC, J. (1994): Atlas rozšíření obojživelníků v České republice – Atlas of Czech Amphibians. Národní muzeum Praha, 133 S.
- NEČAS, P., MODRÝ, D. und V. ZAVADIL (1997): Czech recent and fossil amphibians and reptiles. Frankfurt am Main (Edition Chimaira), 94 S.
- NEHRING, H. (1988): Beitrag zur Biologie der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti) während der Laichzeit. Kulturbund der DDR, Feldherpetologie, **1988**: 11–21.
- (1989): Zur Situation der Wechselkröte (*Bufo viridis*) im Kreis Neubrandenburg. Kulturbund der DDR, Feldherpetologie, **1989**: 23–26.
- NEVO, E. (1972). Climatic adaptation in size of the green toad. Israel Journal of Medical Sciences, **1972**: 1010.
- (1976): Adaptive strategies of genetic systems in constant and varying environments. Pop. Genet. Ecol. **1976**: 141–158.

- , DESSAUER, H. C. und K. CHUANG (1975): Genetic variation as a test of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **72**: 2145–2149.
- und H. SCHNEIDER (1976): Mating call pattern of Green toads in Israel and its ecological correlate. *Journal of Zoology (London)* **178**: 133–145.
- NIEKISCH, M. (1983): Wechselkröte – *Bufo viridis* Laurenti 1768. p. 100–103. In: GEIGER, A. und M. NIEKISCH (Hrsg.): Die Lurche und Kriechtiere im nördlichen Rheinland – Vorläufiger Verbreitungsatlas, Neuss.
- NINNI, A.P. (1879) [“1878–79”]: Sulla supposta esistenza del *Bufo calamita*, LAUR. nel Veneto, e sopra una particolare usanza del Rospo smeraldino. *Atti del Regio Istituto Veneto di Scienze Lettere e Arti, Ser V*, **5**: 969–973.
- NÖLLERT, A., NAUMANN, E. und U. SCHEIDT (2003): Verbreitung, Lebensraum und Bestandssituation der Wechselkröte, *Bufo v. viridis* Laurenti, 1768, in Thüringen. *Mertensiella*, **14**: 53–71.
- und C. NÖLLERT (1992): Die Amphibien Europas: Bestimmung, Gefährdung, Schutz. Stuttgart. Franckh (Kosmos Naturführer), 382 S.
- NOVARINI, N. (2006): Anfibi e rettili dell’ Oasi naturalistica di Ca’ Roman (Pellestrina, Venezia) con note sull’ erpetofauna dei Litorali Veneziani. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Venezia*, **2006**, 155–168.
- ODIERNA, G., APREA, G., CAPRIGLIONE, T., CASTELLANO, S. und E. BALLETO (2007): Cytological evidence for population-specific sex chromosome heteromorphism in Palaearctic green toads (Amphibia, Anura). *J. Biosci.* **32**(4): 763–768.
- ÖKOKART (München): (1992): Artenhilfsprogramm für die Wechselkröte im Raum München. München: Ökokart.
- OPATRŇY, E. (1972): Ungewöhnliches Verhalten der Kaulquappen von *Bufo viridis*. *Živa*, **20**(4): 24.
- (1974): Contribution to biometry of the green toad, *Bufo viridis* LAURENTI, 1768 (Amphibia: Bufonidae). *Věst. Čs. spol. zool.* **38**: 271–278.
- (1979): Několik poznámek k potravě biologii ropuchy zelené, *Bufo viridis* Laurenti 1768. *Acta Univ. Palackianae Olomouc. Fac Rer. Nat.* **63**: 231–238.
- ORLOVA, V. F. und V. K. UTESHEV (1986): Tetraploidnaya zhaba gruppy *Bufo viridis* iz Dzhungarskoi Gobi. S. 151–157 in: *Gerpetol. Issledovaniya v Mongolskoi narodnoi respublike*. Moskva. [Tetraploide Kröten der *Bufo viridis*-Gruppe aus der Dzungarischen Gobi (Russisch)].
- ÖZDEMİR, N. und B. KUTRUP (2007): Intraspecific variation of Turkish green toads (*Bufo (Pseudepidalea) viridis* Laurenti, 1768), based on 16S ribosomal RNA sequences. *Herpetozoa*, **20**(1–2): 3–10.
- ÖZETİ, N. und I. YILMAZ (1994): Türkiye Amfibileri. [The amphibians of Turkey (taxonomic list, distribution, key for identification: p.183–194)]. Ege Üniv. Fen Fak. Kitapl. Ser., Bornova-Izmir **151**: 1–221.
- PALLAS, P.S. (1769): Spicilegia zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur cura P. S. PALLAS. Fasciculus septimus [vol. 7]. Berolini, Gottl. August Lange. 42 S.

- PANNACH, D. (2001): Frühfunde von Zauneidechse und Wechselkröte. Jschr. Feldherpetol. u. Ichthyofaunistik Sachsen, **6** : 125.
- PARENT, G. H. (1976): Contribution à la connaissance de la limite occidentale de l'aire du Crapaud vert (*Bufo viridis*). Revue Française d'Aquariologie Herpétologie, **2** : 69–76.
- PAULY, G. B., HILLIS, D. M. und D. C. CANNATELLA (2004): The history of Nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of Nearctic toads (*Bufo*). Evolution **58** (11): 2517–2535.
- PAYSANT, F. (2005): Herpetological notes on the Island of Kastellorizo (South-east Aegean, Greece). Herpetozoa, **18**(1–2): 80–83.
- PETERS, G. (1971): Materialien zur Ökologie und Verbreitung der Amphibien in der Mongolei. Mitt. Zool. Mus. Berlin **47**: 315–348.
- PFLÜGER, E. (1882): Die Bastardierung bei Batrachiern. Arch. Ges. Physiol., **29**: 48–75.
- PIKULIK, M.M. (1985): Zemnovodnye Belorussii [Amphibians of Belorussia]. Minsk, Nauka i Tekhnika, 191 S. (russisch)
- PINYA, S., CUADRADO, E. und M. A. RAMOS (2007): Herpetofauna del Parque Natural de Mondragó en la isla de Mallorca. Boletín de la Asociación Herpetológica Española, **18**: 49–51.
- PIRČOVÁ, E. und Z. VOSTAL (1988): [Zur Ernährungsbiologie der Frösche einiger Lokalitäten der Ostslowakischen Tiefebene] (slowakisch) Acta Mus. Slov. Reg. Orient. Košice, **29**: 175–180.
- PISANETS, E. M. (1977): Materialy k vnutrividovoj strukture zelenoy zhaby (*Bufo viridis*, Amphibia) fauny SSSR [Materialien zur innerartlichen Struktur der Wechselkröte der Fauna der USSR (Russisch)]. In: ANANJEVA, N.B. und L. BORKIN (Hrsg.): Gerpetologicheskij sbornik. Tr. ZIN AN SSSR, **74**: 104–114.
- (1978): Pro novij poliploidnij vid ropuch *Bufo danatensis* PISANETZ, sp. n., z Turkmenii [Über eine neue polyploide Krötenart aus Turkmenien (Ukrainisch). Dopov. Akad. Nauk URSS, Ser. B, **1978**: 277–282.
- (1987): Razlicija v kladke ikry zelenoi i danatinskoi zhab. [Unterschied in der Laichform zwischen Grünkröte und Danatensischer Kröte]. Vestnik Zoologii **6**: 80–81.
- (1991): Novye dannye po kariologii *Bufo viridis*-complex (Amphibia, Bufonidae) i voprosy proischozheniya aziatskich tetraploidnykh zhab [Neue Angaben über die Karyologie des *Bufo viridis*-Komplexes und die Fragen über den Ursprung der asiatischen Wechselkröten (Russisch)]. Gerpetol. issledovaniya. Leningrad **1991**: 41–50.
- (2007): Amfibii Ukrainy (spravochnik-opredelitel' zemnovodnykh Ukrainoi i sopredel'nykh territorii). Kiev, Zoolog. Musei NNPM NAN Ukrainy. 322 S. (ISBN 966-02-4176-3).
- und N. N. SZCZERBAK (1979): Systematika zelenykh zhab (Amphibia, Anura) fauny SSSR [Systematik der Wechselkröten der Fauna der USSR (Russisch)]. Vestnik zoologii (Kiev) **1979**: 11–16.
- PLATH, L. (1981) : Ein Massenüberwinterungsplatz der Wechselkröte (*Bufo viridis*) in einem Industriegelände. Naturschutzarbeit in Mecklenburg, **24** : 97–98.

- PLEGUEZUELOS, J. M., MARQUÉZ, R. und M. LIZANA (2002): Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- PODLOUCKY, R. (2003): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) in Niedersachsen. Mertensiella, **14**: 38–52.
- und U. MANZKE (2003): Verbreitung, Ökologie und Schutz der Wechselkröte (*Bufo viridis*). DGHT Rheinbach, Mertensiella, **14**: 327 S.
- PRAMUK, J. B. (2006): Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. Zool. J. Linn. Soc., **146** : 407–452.
- , ROBERTSON, T., SITES, J.W. JR. und B.P. NOONAN (2008): Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). Glob. Ecol. Biogeogr. **17**(1): 72–93.
- PRAŽÁK, J. P. (1898): Systematische Übersicht der Reptilien und Batrachier Böhmens. Zool. Jahrbuch für Systematik, Jena, **11**: 171–234.
- PUKY, M., SCHAD, P. und G. SZÖVENYI (2005): Magyarorszag herpetologiai atlasza. Herpetological Atlas of Hungary. Varangy Akciocs. Egy./IUCN SSN, 207 S.
- PUPIN, F., SACCHI, R., GENTILLI, A., GALEOTTI, P. und M. FASOLA (2007): Discrimination of toad calls by smooth newts: support for the heterospecific attraction hypothesis. Animal Behaviour, **74**: 1683–1690.
- RAGE, J.-C. und ROČEK, Z. (2003): Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in context to paleoclimate and paleogeography. Amphibia-Reptilia **24**: 133–167.
- RATNIKOV, V. Y. (2001): Osteology of Russian toads and frogs for paleontological researches. Acta Zool. Cracov., **44**(1): 1–23.
- RAVKIN, Y.S., PANOV, V.V., VARATAPETOV, L.G., YUDKIN, V., DOBROTVORSKY, A.K., TOROPOV, K.V., POKROVSKAYA, I.V., ZHUKOV, V.S., SAPOGOV, A.V., TZYBULIN, S.M., BLINOVA, T.K., FOMIN, B.N., GOGOMOLOVA, I.N., SHOR, E.L., STARIKOV, V.P., SHEFTEL, B.I., SOLOVIEV, S.A., ANURFRIEV, V.M., BOBKOV, Y.V., TERTITSKY G.M., LUKIANOVA I. (1996): Characteristics of amphibian distribution in the West Siberian Plain. Adv. Amph. Res. Form. Sov. Union (Sofia, Moscow), **1**: 67–90.
- RESHETNIKOV, A. (1998): Searching for water by the common treefrog (*Hyla arborea*) and the green toad (*Bufo viridis*): the perception of odours or air humidity? Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. **3**: 105–112.
- RICH, I. (1995): A field study of marked populations of the green toad, *Bufo viridis*. Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica, **71**: 188–119.
- RENNER, M. und S. VITZTHUM (2007): Amphibiens et Reptiles de Lorraine. Ed. Serpenoise.
- ROČEK, Z. und RAGE, J. C. (2000): Tertiary anura of Europe, Africa, Asia, North America and Australia. p. 1332–1337. In: HEATWOLE H. und R. L. CARROL (Hrsg.): Amphibian Biology. vol. 4, Palaeontology. Surrey Beatty and Sons, USA.
- ROMANO, A., DE CICCIO, M. und C. UTZERI (2003): *Bufo viridis* Laurenti, 1768 in Monti Simbruini Regional Park: altitude record for Peninsular Italy. Herpetozoa, **16**(1/2): 91–93.

- ROSSI, F. und S. TRIPEPI (1999): Caratteristiche delle ovature, sviluppo embrionale e larvale in *Bufo viridis*. Rivista di Idrobiologia, Univ. Perugia, **38** (1–3): 241–249.
- ROSSO, A., DOGLIO, S., BOVERO, S., CASTELLANO, S. und C. GIACOMA (2000): Struttura di età di tre popolazioni di rospo smeraldino (*Bufo viridis*) in Piemonte. p. 459–466. In: GIACOMA, C. (Hrsg.) (1996): Atti del I Congresso Nazionale della Societas Herpetologica Italica, Torino.
- ROTH, P. (1983): Fund einer ungewöhnlich großen Wechselkröte, *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Salientia: Bufonidae) in der Tschechoslowakei. Salamandra, **19**: 96–97.
- (1986): An overview of the systematics of the *Bufo viridis* group in Middle and Central Asia. In: Roček, Z. (Hrsg.), Studies in Herpetology, Prag: 127–130.
- (1997): *Bufo viridis* LAURENTI, 1768. p. 122–123 in: GASC, J.-P., CABELA, A., CRNOBRNJA-ISAIOVIĆ, J., DOLMEN, D., GROSSENbacher, K., HAFFNER, P., LESCURE, J., MARTENS, H., MARTÍNEZ-RICA, J. P., MAURIN, H., OLIVEIRA, M. E., SOFIANIDOU, T. S., VEITH, M., ZUIDERWIJK, A. (Hrsg.): Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Soc. Eur. Herpetol. und Mus. Nat. d'Hist. Natur. (IEGB/SPN), Paris, 496 S.
- und K. BRAUER (1986): Das Zeichnungsmuster zyprischer Wechselkröten *Bufo viridis* ssp. LAURENTI, 1768 (Salientia: Bufonidae). Salamandra, **22**: 180–189.
- und P. RAB (1986): Karyotype analysis of the *Bufo viridis* group: Systematic Implications. In: Roček, Z. (Hrsg.), Studies in Herpetology, Prag: 131–136.
- RZEPECKI, J. (1965): Nowe niezwykle bogate stanowisko ropuchy paskowki, *Bufo calamita* Laur., w Michalowie (Neue, besonders (individuen-)reiche Lokalität von *B. calamita* in Michalowo). Przegląd Zoologiczny, **9**(1): 46–51.
- SALVADOR, A. (1985): Guía de Campo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. León, Santiago García, 212 S.
- (1996): Amphibians of northwest Africa. Smithsonian Herpet. Info. Serv., **109**: 1–43.
- SANCHIZ, B. (1997): Factores causales de biodiversidad: especiación y migración en la batrachofauna europea. p.185–206 in: AGUIRRE, E., MORALES, J. und D. SORIA (Hrsg.): Registros fosiles e historia de la terra. Complutense, Madrid.
- (1998): Salientia. Teil 4 von WELLNHOFER, P. (Hrsg.): Encyclopedia of Paleoherpetology. München, 276 S.
- SAUER, H. (1988): Autökologische Untersuchungen der Kreuzkröte – *Bufo calamita* (Laurenti) 1768 – und Wechselkröte – *Bufo viridis* (Laurenti) 1768 – als Grundlage für gezielte Schutzmaßnahmen. Unveröff. Diplomarbeit, Institut für Angewandte Zoologie, Universität Bonn, 126 S.
- SAVONA VENTURA, C. (1985): The fossil herpetofauna of the Maltese islands, a review. Naturalista Siciliano, **8**: 93–106.
- SCHENKEL-BRUNNER, H. und H. KOTHBAUER (1976): Immunochemical investigations on toad (*Bufo*) eggs: Comparative studies on three species (*B. bufo*, *B. viridis*, *B. calamita*). Journal of Immunogenetics, **3**: 395–399.
- SCHIEMENZ, H. und R. GÜNTHER (1994): Verbreitungsatlas der Amphibien und Reptilien Ostdeutschlands (Gebiet der ehemaligen DDR). Rangsdorf.
- SCHIÖTZ, A. (1971): Danske Padder. Natur og Museum, Arhus **15**: 3–14.

- SCHLEICH, H. H., KÄSTLE, W. und K. KABISCH (1996): Amphibians and Reptiles of North Africa. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.
- SCHLÜPMANN, M., GEIGER, A. und C. WILLIGALLA (2006): Areal/ Höhenverbreitung und Habitatbindung ausgewählter Amphibien- und Reptilienarten in Nordrhein-Westfalen. Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement, **10**: 127–164.
- SCHLYTER, F., HOEGLUND, J. und G. STRÖMBERG (1991): Hybridization and low numbers in isolated populations of the natterjack, *Bufo calamita*, and the green toad, *B. viridis*, in southern Sweden: possible conservation problems. Amphibia-Reptilia, **12**: 267–282.
- SCHMALZ, P. (1909): Eine weiße Kaulquappe. Blätter Aquar. Terrarienkde. Braunschweig, **1909**: 464 + 806.
- SCHMID, M. (1978): Chromosome banding in Amphibia. I. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions in *Bufo* and *Hyla*. Chromosoma (Berl.) **66**: 361–388.
- SCHMIDT, D. und B. SCHEDLER (1999): Gibt es wirklich Wechselkröten in Nordhessen? Elaphe, **7** (3): 61–64.
- SCHMIDTLER, J. F., PIEH, A. und H. SCHMIDTLER (2006): Der Brennerpass in den Ostalpen, Einfallstor und Grenzscheide für die postglaziale Herpetofauna. Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement, **10**: 61–89.
- SCHNÄBELE, H. (1987): Grundlagen der Altersbestimmung durch Skeletochronologie bei Kreuzkröten (*Bufo calamita*) und Wechselkröten (*Bufo viridis*): Ein Beitrag zum Schutz bedrohter Tierarten. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **41**: 485–497.
- SCHNEIDER, H. (2005) : Bioakustik der Froschlurche, einheimische und verwandte Arten. Supplement der Zeitschrift für Feldherpetologie **6**: 135 S.
- und E. M. EGASARYAN (1995): The mating call of the green toad, *Bufo viridis viridis* (Anura, Amphibia), in Kazakhstan. Russian J. Herpetol. **2**: 1–4.
- SCHREIBER, E. (1912): Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind. Gustav Fischer, Jena, X + 960 S.
- SCHULER, J.-C. (1987): Observations du crapaud vert, *Bufo viridis* Laur., dans le nord-est du département de la Moselle. Ciconia, **11**(1): 29–40.
- SCHWEIGER, M. (2005): Ile of Walls: Herpetologische Beobachtungen auf der Kroatischen Insel Pag. 2. Teil: Amphibien und Schildkröten. ÖGH-Aktuell, **15**: 4–6.
- SICILIA, A. (2006): Fenologia riproduttiva del rospo smeraldino *Bufo viridis* Laurenti, 1768 nella R.N.O. Capo Gallo (Palermo) (Amphibia, Bufonidae). Naturalista sicil., S.IV, **XXX** (1): 43–52.
- , LILLO, F., ZAVA, B. und F. BERNINI (2006): Breeding phenology of *Bufo viridis* Laurenti, 1768 in Sicily. Acta Herpetologica **2**: 107–117.
- SINDACO, R., DORIA, G., RAZZETTI, E. und F. BERNINI (2006): Atlante degli anfibi e dei Rettili d'Italia. Soc. Herpetol. Italica. Firenze (Edizioni Polistampa). 789 S.

- SINSCH, U. und M. KELTSCH (2002): Die Fekundität von Kreuzkröten (*Bufo calamita*) und Wechselkröten (*Bufo viridis*) in einem rheinischen Auskiesungsgebiet. Zeitschrift für Feldherpetologie **9**(1): 1–15.
- , HÖFER, S. und M. KELTSCH (1999): Syntope Habitatnutzung von *Bufo calamita*, *B. viridis* und *B. bufo* in einem rheinischen Auskiesungsgebiet. Z. Feldherpetol., **6**: 43–64.
- , LESKOVAR, C., DROBIG, A., KÖNIG, A. und W.-R. GROSSE (2007): Life-history traits in green toad (*Bufo viridis*) populations: indicators of habitat quality. Can. J. Zool., **85**: 665–673.
- STÖCK, M. (1997): Untersuchungen zur Morphologie und Morphometrie di- und tetraploider Grünkröten (*Bufo viridis*-Komplex) in Mittelasien (Amphibia: Anura: Bufonidae). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden **49**: 193–222.
- (1998a): Mating call differences between diploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Middle Asia. Amphibia-Reptilia, **19**(1): 29–42.
- (1998b): Tetraploid toads (*Bufo viridis* complex) from north-western China and preliminary taxonomic conclusions for *Bufo nouettei* MOCQUARD, 1910. Z. f. Feldherp. (Bochum), **5**: 139–166.
- und W.-R. GROSSE (1997): Erythrocyte size and ploidy determination in green toads (*Bufo viridis* complex) from Middle Asia. Alytes, **15**(2): 72–90.
- und W.-R. GROSSE (2003): Die *Bufo viridis*-Untergruppe in Mittel- und Zentralasien: Eine Übersicht zur Verbreitung, Polyploidie, Paarungsrufen und Taxonomie. Merten-siella **14**: 179–217.
- , FRYNTA, D., GROSSE, W.-R., STEINLEIN, C. und M. SCHMID (2001a): A review of the distribution of diploid, triploid and tetraploid green toads (*Bufo viridis* complex) in Asia including new data from Iran and Pakistan. Asiatic Herp. Res. (Berkeley) **9**: 77–100.
- , GÜNTHER, R. und W. BÖHME (2001b): Progress towards a taxonomic revision of the Asian *Bufo viridis* group: current status of nominal taxa and unsolved problems (Amphibia: Anura: Bufonidae). Zool. Abhandlungen Staatl. Museum für Tierkunde Dresden, **51**(18): 253–319.
- , BRETSCHNEIDER, P. und W.-R. GROSSE (2001c; “2000”): The mating call and male release call of *Bufo raddei* STRAUCH, 1876 with some phylogenetic implications. Russ. J. Herp. **7**(3): 215–226.
- , LAMATSCH, D. K., STEINLEIN, C., EPPLER, J. T., GROSSE, W.-R., HOCK, R., KLAPPERSTÜCK, T., LAMPERT, K. P., SCHEER, U., SCHMID, M. und M. SCHARTL (2002): A bisexually reproducing all-triploid vertebrate. Nature Genetics **30**: 325–328.
- , MORITZ, C., HICKERSON, M., FRYNTA, D., DUJSEBAYEVA, T., EREMCHENKO, V., MACEY, J. R., PAPENFUSS, T. J. und D. B. WAKE (2006): Evolution of mitochondrial relationships and biogeography of Palearctic green toads (*Bufo viridis* subgroup) with insights in their genomic plasticity. Molecular Phylogenetics and Evolution, **41**, 663–689.
- , SCHMID, M., STEINLEIN, C. und W.-R. GROSSE (1999): Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions. Ital. J. Zool. (Modena) **66**(3): 215–232.

- , SICILIA, A., BELFIORE, N. M., BUCKLEY, D., LO BRUTTO, S., LO VALVO, M. und M. ARCULEO (2008): Post-Messinian evolutionary relationships across the Sicilian channel: Mitochondrial and nuclear markers link a new green toad from Sicily to African relatives. *BMC Evolutionary Biology*, **8**: 56, 19 S.
- , STEINLEIN, C., LAMATSCH, D. K., SCHARTL, M. und M. SCHMID (2005): Multiple origins of tetraploid taxa in the Eurasian *Bufo viridis* subgroup. *Genetica*, **124**: 255–272.
- STOHLER, R. (1927): Die Chromosomen der mitteleuropäischen Kröten (*Bufo viridis* Laur., *B. calamita* Laur. und *B. vulgaris* Laur.). *Biologisches Zentralblatt*, **47**(11): 695–702.
- (1928): Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen mitteleuropäischer Kröten (*Bufo viridis*, *Bufo calamita*, *Bufo bufo*). *Z. f. Zellforschung u. mikr. Anatomie* **7**(3): 400–475.
- STRÖMBERG, G. und F. SCHLYTER (1988): Hybridizing populations of natterjacks (*Bufo calamita*) and green toads (*B. viridis*) on the island of Utklippan, Sweden: report from an ongoing study. *Mem. Soc. Fauna Flora Fennica*, **64**: 110–111.
- STRÜBING, H. (1954): Über Vorzugstemperaturen von Anuren. *Z. Morph. Ökol. Tiere* (Berlin), **43**: 357–387.
- SZCZERBAK, N. N. (1966): *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Kryma* (Herpetologia Taurica) [Lurche und Kriechtiere der Krim (Russisch)]. Naukova Dumka, Kiev, 239 S.
- und M.I. SZCZERBAN (1980): *Zemnovodnye i presmykayushchiesya Ukrainskikh Karpat* [Amphibians and reptiles of the Ukrainian Carpathians]. Naukova dumka publ., Kiev, 268 S. (russisch)
- TARASZCZUK, V.I. (1959): *Fauna Ukraini, t.7. Zemnovodni ta plazuni* [Fauna of Ukraine, vol.7. Amphibians and reptiles]. Kiev, Acad. Sci. Ukrainian SSR publ. 246 S. (ukrainisch)
- TIEDEMANN, F. (1978): Herpetologische Aufsammlungen in Nordsardinien. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* **81**: 447–463.
- TIHEN, J. A. (1962): Osteological observations on New World *Bufo*. *Am. Midl. Nat.* **67**: 157–183.
- (1972): The Fossil record. p. 8–13 in: BLAIR W. F. (Hrsg.): *Evolution in the genus Bufo*. Univ. of Texas Press, Austin and London.
- TÖCKNER, K., KLAUS, I., BAUMGARTNER, C. und J. V. WARD (2006): Amphibian diversity and nestedness in a dynamic floodplain river (Tagliamento, NE-Italy). *Hydrobiologia*, **565**: 121–133.
- TOKTOSUNOV, A. T. (1984): *Ecological basis of altitude adaption of the vertebrates of Tian-Shan*. Leningrad. Nauka Publ. House (Russisch).
- TOMOV, V. (1990): [On the food of *Bufo viridis*] (bulgarisch mit engl. Zus.fass.): Univ. Plovdiv “Paissi Hilendarski” *Trav. Sci. Biol.*, **28**(6): 121–129.
- TOTH, T., KRECSAK, L., MADSEN, T. und B. UJVARI (2002): Herpetofaunal locality records on the Greek island of Corfu. *Herpetozoa*, **15**(3/4): 149–169.

- TRIPEPI, S., ROSSI, F., BONACCI, A. und P. SERRONI (1999): Distribuzione ed ecologia di *Bufo viridis*: analisi dei dati raccolti in Calabria. *Revista di Idrobiologia*, Perugia **38** (1/2/3): 291–300.
- UEDA, H. (1990): Offspring of sex-reversed males in *Bufo viridis* LAUR. *Sci. Rep. Lab. Amph. Biology*, Hiroshima Univ., **10**: 155–164.
- ULLERICH, F.H. (1966): Karyotyp und DNS-Gehalt von *Bufo bufo*, *B. viridis*, *B. bufo* x *B. viridis* und *B. calamita* (Amphibia, Anura). *Chromosoma*, **18**: 316–342.
- VALAKOS, E.D., PAFILIS, P., SOTIROPOULOS, K., LYMBERAKIS, P., MARAGOU, P. und H. FOUFOPOULOS (2007): The amphibians and Reptiles of Greece. *Frankfurter Beiträge zur Naturkunde*, **32**. Ed. Chimaira, 396 S.
- VEITH, M. und B. VIERTEL (1993): Veränderungen an den Extremitäten von Larven und Jungtieren der Erdkröte (*Bufo bufo*): Analyse möglicher Ursachen. *Salamandra* **29**(3/4): 57–58.
- VELLANO, C. und D. COLUCCI (1999): Cenni di Anatomia topografica e morfo-funzionale [*Bufo viridis*]. *Rivista di Idrobiologia*, Univ. Perugia, **38**(1–3): 221–240.
- VENCES, M. und T. NIERHOFF (1989): Hydrochemische Untersuchungen an Amphibienlaichgewässern im Raum Köln. *Jb. Feldherpetologie*, Duisburg, **3**: 139–147.
- , BECKER, J., SAUER, H. und F. GLAW (2003a): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte (*Bufo viridis*) in Nordrhein-Westfalen. *Mertensiella*, **14**: 77–84.
- , GLAW, F. und M. FRANZEN (2003b): Perspektiven für den kostengünstigen Erhalt von Lebensräumen in Abgrabungen und ihre Bedeutung für die Wechselkröte (*Bufo viridis*). *Mertensiella*, **14**: 316–327.
- WAKE, D. und V. VREDENBURG (2008): Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **105** (Suppl. 1): 11466–11473.
- WEBER, E. (1978): Distress calls of *Bufo calamita* and *Bufo viridis* (Amphibia, Anura). *Copeia*, **1978**: 354–356.
- WEISS, I. (1960): Umwandlung von Dysnothoi der Bastardkombination *Bufo calamita* x *Bufo viridis* in Eunothoi durch experimentelle Verdoppelung des mütterlichen Genoms. *Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik*, **152**: 552–564.
- und C. ZIEMANN (1959): Erwachsene Bastarde einheimischer Kröten. *Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.* **8**: 795–798.
- WENDLAND, V. (1971): Die Wirbeltiere West-Berlins. *Sber. Ges. Naturf. Freunde (N.F.)*, **11** (1/2): 5–128.
- WERNER, F. (1897): Die Reptilien und Amphibien Österreich-Ungarns und der Occupationsländer. 160 S., Wien.
- WERNER, Y. (1988): Four modes of lightening of coloration in desert populations of the Green Toad, *Bufo viridis*. *Zool. Middle East* **2**: 68–71.
- WILSON, M. J. (2006): Herpetological observations on the Greek islands of Kefallinia and Zakynthos. *Herpetological Bulletin*, **97**: 19–28.

- WINKLER, C. (2005): Wechselkröte – *Bufo viridis* LAURENTI, 1768. p. 84–87. In: Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein (Hrsg.): Atlas der Amphibien und Reptilien Schleswig-Holsteins.
- und U. DIERKING (2003): Verbreitung und Bestandssituation der Wechselkröte in Schleswig-Holstein. *Mertensiella*, **14**: 18–24.
- WIRÉN, M. (2006): Utvärdering av åtgärdsprogram för bevarande av grönfläckig padda (*Bufo viridis*). Natur och Kultur. Malmö stad, på uppdrag av Länsstyrelsen i Skåne Län (2006–10–04), Länsstyrelsen och Naturvårdsverket.
- WRANN, M., SCHENKEL-BRUNNER, H. und H. KOTHBAUER (1978): Blood-group A and H specific structures in toad (*Bufo*) spawn. Comparative studies on three species (*Bufo bufo*, *Bufo viridis*, *Bufo calamita*). *Zeitschrift für Immunologie Forschung*, **154**: 471–473.
- ZAHN, A. und U. NIEDERMEIER (2003): Fressen – Graben – Mähen. Artenhilfsmassnahmen für Wechselkröte, Gelbbauchunke und Laubfrosch im Unteren Inntal. Untersuchung des Bund Naturschutz, Kreisgruppe Mühldorf.
- und – (2004): Zur Reproduktionsbiologie von Wechselkröte (*Bufo viridis*), Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) und Laubfrosch (*Hyla arborea*) im Hinblick auf unterschiedliche Methoden des Habitatmanagements. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, **11**: 41–64.
- ZAVADIL, V. (1993): Vertikale Verbreitung der Amphibien in der Tschechoslowakei. *Salamandra*, Bonn **28** (3/4): 202–222.
- und P. ROTH (1997): Natural hybridization between *Bufo viridis* and *Bufo bufo* in the Doupovské hory hills (northeast Bohemia, Czech Republic) with general comments on hybridization of european green toads and common toads. p. 401–404. In: BÖHME, W., BISCHOFF W. und T. ZIEGLER (Hrsg.): *Herpetologia Bonnensis*, 1997.
- und I. PŘIKRYL (2003): Die Wechselkröte (*Bufo viridis* Laurenti, 1768), eine Lurchart mit dem höchsten Anpassungsgrad an Laichgewässer mit hohen Salinitätswerten in Extrembiotopen von Braunkohletagbaugebieten in Westböhmen bei Sokolov – vorläufige Ergebnisse. *Mertensiella*, **14**: 241–252.
- , VLČEK, P. und P. ROTH (2003): Beobachtungen zur Entwicklung hybrider Exemplare von *Bufo viridis* x *Bufo bufo* im Labor. *Mertensiella*, **14**: 263–269.
- ZHANG, Y.-J., STÖCK, M., ZHANG, P., WANG, X.-L., ZHOU, H. und L.-H. QU (2008): Phylogeography of a widespread terrestrial vertebrate in a barely-studied Palearctic region: green toads (*Bufo viridis* subgroup) indicate glacial refugia in Eastern Central Asia. *Genetica*: DOI 10.1007/s10709-008-9243-0.
- ZHUKOVA, T. I. und B. S. KUBANCEV (1978): Izmenenie sostava krovi beschvostych amfibij vo vremja zimnej spyachki [Die Veränderungen der Zusammensetzung des Blutes von schwanzlosen Lurchen während des Winterschlafes (Russisch)]. *Ekologiya* **1978**: 96–98.
- ZOLOTARENKO, G.S. (1985): [On the record of *Bufo viridis* near Novosibirsk]. In: Problems of Herpetology. Leningrad: 80–81 (Russisch).
- ZÖPHEL U. und R. STEFFENS (2002): Atlas der Amphibien Sachsens. Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie (Stabstelle Öffentlichkeitsarbeit), Materialien zu Naturschutz und Landschaftspflege, Dresden, 136 S.