

Amphibien und Reptilien im anthropogenen Klimawandel: Was wissen wir und was erwarten wir?

DENNIS RÖDDER & ULRICH SCHULTE

Universität Trier, Fachbereich Geographie/Geowissenschaften, Am Wissenschaftspark 25 + 27,
D-54285 Trier, roedder@uni-trier.de, schulte@uni-trier.de

Amphibians and reptiles under anthropogenic climate change: What do we know and what do we expect?

There is growing concern that anthropogenic climate change may particularly affect ectotherm groups such as amphibians and reptiles. Effects of anthropogenic climate change were already observed on different levels, ranging from changes in the phenology of individuals to changes in entire populations, their demography and geographic ranges with losses and range gains. Especially the latter is exacerbated by interactions of climate change with existing risk factors such as the spread of pathogens and invasive species. In extreme cases, species are threatened by extinction, which is most likely in endemic species occupying restricted ranges. In this review, possible future climate change scenarios as well as previous observations and general expectations of climate change induced changes in phenology, demography and biogeography of amphibian and reptile species are presented. Individual case studies on climate change induced changes in demography of the common lizard as well as possible range shifts in the alpine newt are highlighted, with applied methods being discussed regarding different elements of uncertainty.

Keywords: Amphibians, reptiles, anthropogenic climate change, distribution, phenology, demography, distributional shifts, Species Distribution Modelling.

Zusammenfassung

Es wird befürchtet, dass der anthropogene Klimawandel insbesondere auf die ektothermen Gruppen der Amphibien und Reptilien starke Auswirkungen haben könnte. Veränderungen des Klimas können auf unterschiedlichen Ebenen greifen. Mögliche Änderungen umfassen die Phänologie von einzelnen Individuen bis hin zu ganzen Populationen. Des Weiteren sind Änderungen in der Demographie von Populationen und von Arealen von Arten denkbar (Arealverlust vs. Arealgewinn). Gerade bei letzteren kommt erschwerend hinzu, dass sich der Klimawandel auch auf bereits existierende Gefährdungsfaktoren wie Pathogene und invasive Arten auswirken wird. Im Extremfall droht ein Aussterben von Arten, speziell von Endemiten. Wir stellen mögliche zukünftige Klimaszenarien sowie bisherige Beobachtungen und generelle Erwartungen klimawandel bedingter Änderungen der Phänologie, Demographie und Biogeographie von Amphibien- und Reptilienarten vor. Einzelne Fallbeispiele klimawandel bedingter Änderungen in der Demographie der Waldeidechse sowie potenzieller Arealverschiebungen beim Bergmolch werden präsentiert, wobei die angewandten Methoden kritisch diskutiert werden.

Schlüsselbegriffe: Amphibien, Reptilien, anthropogener Klimawandel, Verbreitung, Phänologie, Demographie, Arealverschiebungen, Verbreitungsmodelle.

Klimawandel in Europa

Seit einiger Zeit werden weltweit Veränderungen des Klimas beobachtet, die nicht durch natürliche Prozesse erklärt werden können. Sie umfassen einen Anstieg der globalen Jahresmitteltemperatur sowie Veränderungen in Niederschlagsmustern, die nach Angaben des Weltklimarates auf anthropogene Einflüsse, wie den zunehmenden Ausstoß von Kohlendioxid (CO₂), zurückzuführen sind (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC 2007). Weltweit wurde im Laufe des 20. Jh. ein Anstieg der Jahresmitteltemperatur um 0,6 °C beobachtet, wobei dieser in Europa sogar stärker ausfiel (0,8–1,0 °C; PARRY 2000, IPCC 2007). Gleichzeitig änderten sich die Niederschlagsmuster, wobei der Jahresmittelniederschlag in Nordeuropa um etwa 10–40 % zunahm, während er in Teilen Südeuropas gleichzeitig um bis zu 20 % zurückging (PARRY 2000).

Zukunftsprognosen des IPCC basieren auf verschiedenen möglichen CO₂-Szenarien. Beispielsweise betonte das IPCC Szenario B2a umweltbewusstere, stärker rationalisierte Lösungen für wirtschaftliche, soziale und ökologische Nachhaltigkeit. Im Vergleich mit B2a, setzt Szenario A2a ebenfalls auf rationalisierte Lösungen zur wirtschaftlichen und sozialen Entwicklung, aber die politischen Umsetzungen dieser werden als weniger umweltbewusst angenommen. Prognosen des 3. IPCC Assessments lassen vermuten, dass je nach Szenario und Modell die Jahresmitteltemperatur in Europa stärker als im globalen Mittel ansteigen wird (Abb. 1). Projektionen des 4. IPCC Assessments für Nordeuropa bis zum Jahr 2100 lassen einen Anstieg der Jahresmitteltemperatur um 2,3–5,3 °C und für Südeuropa um 2,2–5,1 °C erwarten. In Nordeuropa werden insbesondere die Wintermonate, in Südeuropa hingegen die Sommermonate wärmer. Die Jahresniederschläge werden sich voraussichtlich in weiten Teilen Nordeuropas erhöhen (0–16 %), jedoch in Südeuropa verringern (-4 bis -27 %) (Abb. 2). In zentralen Bereichen Europas und im Mittelmeerraum kann es zu verstärkten Sommerdürren kommen. Veränderungen in den Niederschlagsmustern im Winter in Kombination mit einer Erwärmung führen vermutlich zu verringerter Schneebedeckung und Schneedeckendicke. Gleichzeitig könnte es bedingt durch geringere Frühjahrs- und Sommerniederschläge in Verbindung mit einer erhöhten Evapotranspiration zu verringerter Bodenfeuchte in Zentraleuropa und im Mittelmeerraum in den Sommermonaten kommen (WANG 2005). Diese Klimaveränderungen werden voraussichtlich einen massiven Einfluss auf die Biodiversität haben (z. B. ARAÚJO et al. 2006).

Was wissen wir...

Der Klimawandel hat bereits weltweit zu Veränderungen in Ökosystemen geführt (WALTHER et al. 2002, PARMESAN & YOHE 2003, WALTHER et al. 2005). Diese umfassen sowohl Änderungen in der Phänologie von Arten als auch in deren Verbreitung. Makroökologische Analysen legen nahe, dass der Artenreichtum europäischer Amphibien maßgeblich durch eine Kombination von einer ausreichenden Wasser-Energie-Bilanz und der Produktivität einer Region bestimmt wird, wohingegen die Diversitätsmuster europäischer Reptilien am besten durch die Verfügbarkeit von

Solarenergie beschrieben werden (RODRÍGUEZ et al. 2005). Diese Beobachtungen spiegeln gut die Lebensweise und Physiologie der Arten wider und lassen vermuten, dass der anthropogene Klimawandel einen starken Einfluss auf die Phänologie, Demographie und Verbreitung von Amphibien und Reptilien haben wird. Aufgrund der begrenzten Mobilität beider Gruppen, wird vermutet, dass sie besonders empfindlich auf Habitatveränderungen in Folge des Klimawandels reagieren (z. B. GIBBON et al. 2000, ARAÚJO et al. 2006). Generell wurden Amphibien und insbesondere Reptilien bislang im Gegensatz zu anderen Tiergruppen (Vögel, Wirbellose) in der Klimawirkungsforschung trotz ihrer hohen Schutzpriorität stark vernachlässigt (vgl. GIBBON et al. 2000, LEUSCHNER & SCHIPKA 2004, STUART ET AL. 2004).

...auf Art/Populationsebene

Änderungen in der Phänologie

Im Gegensatz zu endothermen Organismen sind ektotherme Taxa wie Amphibien und Reptilien in einem besonderen Maße von ihrer Umgebungstemperatur abhängig (vgl. BÖHME & RÖDDER 2008). Diese beeinflusst maßgeblich ihre physiologische Leistungsfähigkeit und damit ihre tages- und jahreszeitlichen Aktivitätsphasen. Die meisten mitteleuropäischen Amphibien und Reptilien überwintern/übersommern während einiger Monate im Jahr und vermeiden damit für sie zu kaltes oder zu heißes Klima. Da die Dauer des Winter- oder Sommerschlafs durch die Länge von Kälte und/oder Trockenperioden bestimmt wird, ist anzunehmen, dass der anthropogene Klimawandel nachweisbare Auswirkungen auf die Ruhephasen und den Stoffwechsel von Arten hat. Derartige Effekte (wie zum Beispiel eine Reduktion der Fitness), die auf höheren Temperaturen während der Wintermonate basieren, konnten bereits an Erdkröten (*Bufo bufo*) in England nachgewiesen werden. Die Reduktion der Fitness war auf einen erhöhten Energieverbrauch der Tiere in den wärmeren Winterquartieren zurückzuführen, der zu einer deutlichen Abnahme der Reproduktionsleistung der Weibchen führte (READING 2007).

Solch energetisches Ungleichgewicht könnte auch die Morphologie von Arten beeinflussen. TRYJANOWSKI et al. (2006) beobachteten, dass zwischen 1963 und 2003 in Westpolen vermessene männliche *Pelophylax ridibundus* und *Pelophylax lessonae* im Schnitt um 6–10 % größer waren, wobei kein solcher Trend bei männlichen *P. esculentus* nachweisbar war, jedoch weibliche *P. esculentus* um bis zu 10 % kleiner waren. Die Ursachen hierfür könnten in der größeren Verfügbarkeit von Beutetieren nach einem milderem Winter (TRYJANOWSKI et al. 2006) und/oder einer veränderten Energiebilanz während der Hibernation liegen, falls weibliche *P. esculentus* mehr Energie in die Laichproduktion als in ihr Wachstum investieren.

Laichzeiten vieler Amphibien werden durch eine Erwärmung im Frühjahr und/oder einsetzende Niederschläge bestimmt. Hier konnten bereits vielerorts durch den Klimawandel bedingte Veränderungen festgestellt werden, wobei viele Taxa früher im Jahr laichten (BEEBEE 1995, BLAUSTEIN et al. 2001). In Langzeitbeobachtungen über 12 Jahre an Grasfröschen (*Rana temporaria*) in verschiedenen Gewässern in England konnte für die Art eine deutlich frühere Anwanderung (durchschnittlich 17,3 Tage), ein früheres Laichen (durchschnittlich 9,6 Tage) sowie ein früherer Schlupf (durchschnitt-

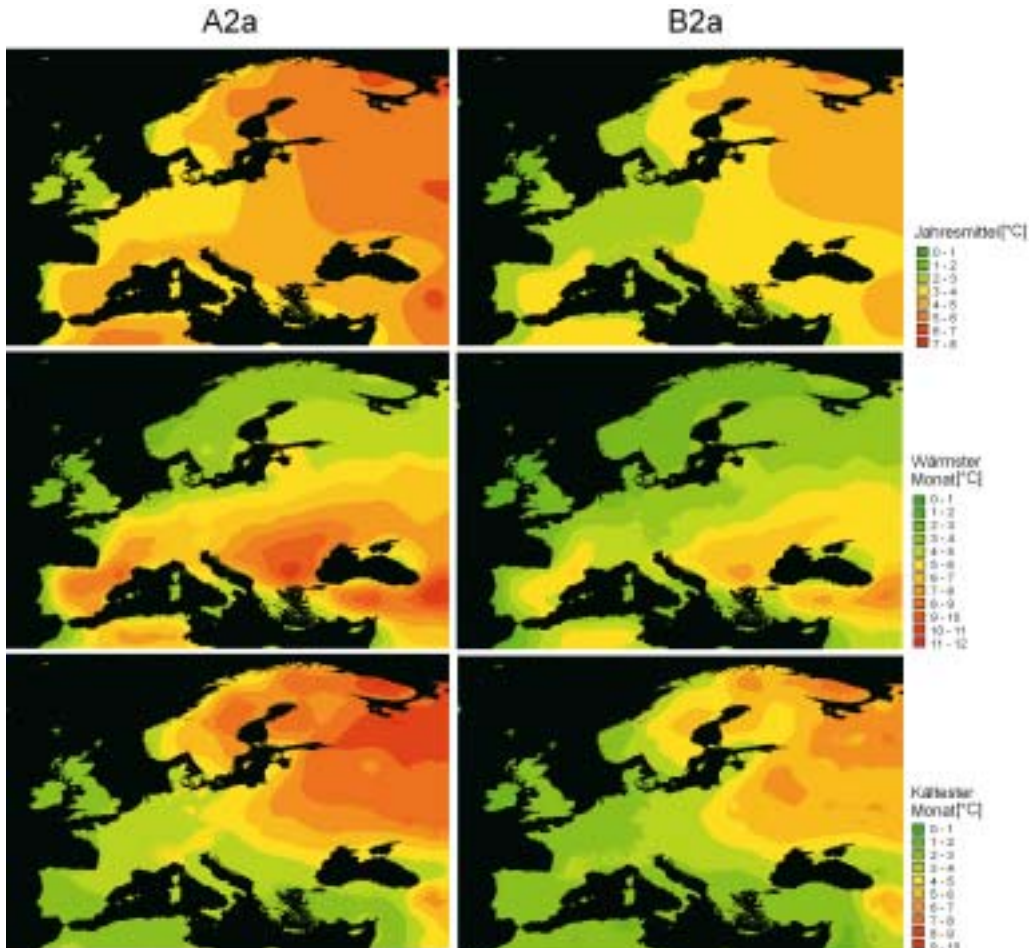


Abb. 1: Erwartete Änderungen in der Jahresmitteltemperatur, der maximalen Temperatur des wärmsten Monats und der minimalen Temperatur des kältesten Monats bis zum Jahr 2080, relativ zu den mittleren Bedingungen zwischen 1950 und 2000, gemäß IPCC-Prognosen der Annahmen A2a und B2a (siehe Abschnitt »Klimawandel in Europa«). Zur Berechnung der Änderungsraten wurden Mittelwerte der CCCMA, CSIRO und HADCM3 Szenarien bereitgestellt durch HIJMANS et al. (2005; abrufbar unter www.worldclim.org) abgeleitet.

Expected changes in the annual mean temperature, the maximum temperature of the warmest month and the minimum temperature of the coldest month in 2080 relative to current conditions as suggested by IPCC A2a and B2a scenarios (see section »Klimawandel in Europa«). Average changes were derived from CCCMA, CSIRO und HADCM3 scenarios available through Worldclim (HIJMANS et al. 2005; www.worldclim.org).

lich 7 Tage) nachgewiesen werden (SCOTT et al. 2008). Dabei ist zu beachten, dass eine früher einsetzende Laichzeit eine erhöhte Spätfrost-Exposition zur Folge haben und damit den Reproduktionserfolg der Art negativ beeinflussen könnte. Vermutlich handelt es sich bei dem in der Untersuchung von SCOTT et al. (2008) vom Grasfrosch gezeigten Verhalten um eine Anpassung auf Populationsebene der Art auf die ansteigenden mittleren Wintertemperaturen in England. Da in der genannten Untersuchung eine Vielzahl an Gewässern über einen langen Zeitraum betrachtet wurde, ist

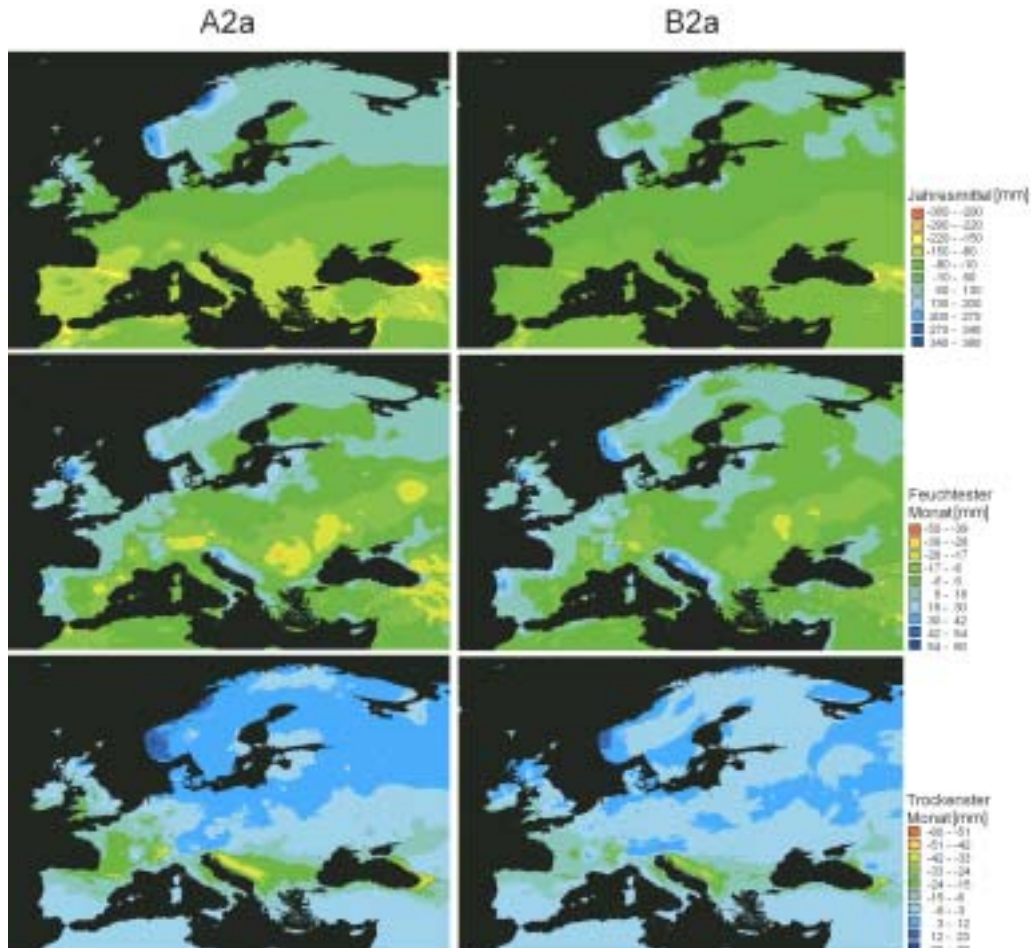


Abb. 2: Erwartete Änderungen im Jahresmittelniederschlag, des maximalen Niederschlags im feuchtesten Monat und dem minimalen Niederschlag des trockensten Monats bis zum Jahr 2080, relativ zu den mittleren Bedingungen zwischen 1950 und 2000, gemäß IPCC-Prognosen der Annahmen A2a und B2a (siehe Abschnitt »Klimawandel in Europa«). Zur Berechnung der Änderungsraten wurden Mittelwerte der CCCMA, CSIRO und HADCM3 Szenarien bereitgestellt durch HIJMANS et al. (2005; abrufbar unter www.worldclim.org) abgeleitet.

Expected changes in the annual mean precipitation, the maximum precipitation of the wettest month and the minimum precipitation of the driest month in 2080 relative to current conditions as suggested by IPCC A2a and B2a scenarios (see section »Klimawandel in Europa«). Average changes were derived from CCCMA, CSIRO und HADCM3 szenarien available through Worldclim (HIJMANS et al. 2005; www.worldclim.org).

es sehr unwahrscheinlich, dass es sich um eine stereotype Reaktion weniger Individuen auf die Temperaturveränderung handelt. Andererseits konnten bei einer Reihe von Arten aus Nord-Amerika und Europa keine Veränderung in der Reproduktionsphänologie beobachtet werden (BEEBEE 1995).

Krankheitserreger

Da die Physiologie von Amphibien und Reptilien in besonderem Maße von der Umgebungstemperatur abhängig ist, beeinflusst diese sowohl ihren Energiehaushalt als auch ihr Immunsystem. READING (2007) vermutete, dass durch wärmere Winter geschwächte englische Erdkröten anfälliger für Krankheiten seien. Tatsächlich wurden Zusammenhänge zwischen der Ausbreitung und dem Ausbruch von Krankheiten wie dem Amphibien Pilz *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) und veränderten Umweltfaktoren wie dem Klima beobachtet (HARVELL et al. 2002, BOSCH et al. 2007, RÖDDER et al. 2008, RIBAS et al. 2009, KIELGAST et al. 2010). Ob Infektionskrankheiten ausbrechen oder nicht, hängt dabei sowohl von der Widerstandsfähigkeit des Wirtes unter bestimmten Umweltbedingungen als auch von der Aggressivität der Pathogene ab (RÖDDER et al. 2008, RIBAS et al. 2009).

Um solche Abhängigkeiten besser zu verstehen, analysierten RIBAS et al. (2009) die Dynamik und Muster der Genexpression in mit Bd infizierten Krallenfröschen (*Silurana* (*Xenopus*) *tropicalis*). Mathematische Modellierungen der Dynamik der Infektion wiesen auf die Existenz einer temperaturabhängigen, den Wirt schützende Reaktion hin. Diese war weitestgehend der Wachstumsrate des Pathogens unabhängig. Die Autoren konnten zeigen, dass der Befall mit Bd bei einer für den Wirt optimalen Temperatur nicht mit einer eindeutig, adaptiven Immunantwort verbunden ist, sondern mit der Induktion von Komponenten der angeborenen Immunantwort. Eine adaptive Immunität scheint bei für den Wirt optimalen Temperaturen zu fehlen. Dies deutet darauf hin, dass Bd weder eine Immunantwort stimuliert noch unterdrückt. Unter für den Wirt suboptimalen, kalten Temperaturen, verliert *S. tropicalis* die Fähigkeit zur angeborenen Immunantwort und infizierte Individuen zeigen stattdessen eine stärkere Entzündungsreaktion. Diese Studie macht deutlich, dass eine Temperaturabhängigkeit der Amphibien Antwort auf eine Infektion mit Bd gibt, auf die der anthropogene Klimawandel Auswirkungen haben könnte. Diese Beobachtungen decken sich sehr gut mit den Ergebnissen von Freilanduntersuchungen (vgl. KIELGAST et al. 2010, KRIEGER et al. 2008). Es wird Gegenstand zukünftiger Forschung sein, die relativen Einflüsse des Klimawandels auf das Immunsystem der Tiere und andererseits auf die Etablierungsrate von Pathogenen weiter zu entschlüsseln.

Änderungen in der Demographie

Ovipare Reptilien, bei denen das Geschlecht der Nachkommen über die Inkubationstemperatur während eines kurzen Zeitfensters der Embryogenese bestimmt wird, reagieren vermutlich sehr sensibel auf eine globale Erwärmung. Hervorgerufen durch eine temperaturinduzierte erhöhte Aktivität des Enzyms Aromatase, welches für die Ausprägung des Geschlechts verantwortlich ist, wird angenommen, dass sich die Geschlechtsverhältnisse lokal verschieben könnten (JANZEN 1994, MORJAN 2003, HULIN et al. 2009). Generell unterscheidet man 3 Muster der temperaturabhängigen Geschlechtsdetermination (temperature dependent sex determination; TSD) bei Reptilien: (1) niedrige Temperaturen produzieren Männchen, hohe Temperaturen Weibchen (nachgewiesen für zahlreiche Schildkrötenarten), (2) den umgekehrten Fall (nachgewiesen für einige Echsen) und (3) niedrige und hohe Temperaturen bringen

weibliche Tiere hervor, wohingegen sich männliche Tiere nur in einem dazwischen liegendem Bereich entwickeln (z. B. zu finden bei Krokodilen sowie einigen Schildkröten und Echsen). Unter den mitteleuropäischen Eidechsen der Gattungen *Lacerta* sowie *Podarcis* konnte bislang nur bei *Podarcis pityusensis* eine temperaturabhängige Geschlechtsdetermination festgestellt werden (VIETS et al. 1994, HARLOW 2004). Bei den südeuropäischen Agamen *Laudakia caucasia* und *L. stellio* sowie dem Mauergecko (*Tarentola mauritanica*) tritt ebenfalls eine temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung auf.

Die Notwendigkeit eines ausgeglichenen Geschlechtsverhältnisses zur Aufrechterhaltung von Populationen kann bei einigen Taxa als maßgeblicher Faktor für die Ausprägung des Gesamtareals bestimmend sein (RÖDDER et al. 2009b). Die Gefahr einer klimawandel bedingten deutlichen Verschiebung des Geschlechterverhältnisses ist insbesondere für Arten gegeben, die nur einen schmalen Temperaturübergangsbereich besitzen, in dem beide Geschlechter ausgeprägt werden. Eine mitteleuropäische Reptilienart, die zwar geographisch weit verbreitet ist, aber einen schmalen Temperaturübergangsbereich besitzt, ist die Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*), für die eine Vielzahl von Daten zur Reproduktion vorliegt (z. B. SCHNEEWEIß 2003). Bei dieser Art entwickeln sich unter Laborbedingungen bei Inkubationstemperaturen unter 28 °C überwiegend Männchen und bei Temperaturen oberhalb von 29,5 °C überwiegend Weibchen. Nur in einem schmalen Bereich zwischen 28,0 und 29,5 °C ist ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis der Schlüpflinge gewährleistet. Ein Anstieg der Temperatur während der sensiblen Phase der Inkubation (bei der Art für Brandenburg: 14. Mai bis 5. Juli; SCHNEEWEIß 2003), könnte eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses hin zu einer Reduzierung männlicher Phänotypen zur Folge haben. Andererseits geht SCHNEEWEIß (2003) davon aus, dass die Temperaturen selbst in den oberen Bereichen der Nester in den nördlichen Arealrand-Populationen in der Regel nicht für die Ausbildung von Weibchen ausreichen dürften und spekuliert, dass eine fakultative genetische Geschlechtsdetermination in den Brandenburger-Populationen existieren könnte. Ein Indiz hierfür könnte sein, dass über mehrere Jahre hinweg ein höherer Anteil adulter Weibchen beobachtet wurde. Mögliche Erklärungsansätze hierfür wären geschlechtsspezifisch unterschiedliche Mortalitätsraten, Emigrationen sowie die oben genannte mögliche fakultative genotypische Geschlechtsbestimmung.

Arten, die hingegen einen breiteren Temperaturübergangsbereich besitzen, in dem beide Geschlechter schlüpfen, sind vermutlich weniger anfällig für klimatische Veränderungen (HULIN et al. 2009). Erschwerend kommt hinzu, dass jede Art ihre eigene spezifische optimale Inkubationstemperatur und phänotypische Plastizität hat. So ist der Temperaturbereich, der ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis der Nachkommen erlaubt, innerhalb des nordamerikanischen Areals der Schmuckschildkröte *Trachemys scripta* relativ konstant (RÖDDER et al. 2009b), bei Schnappschildkröten (*Chelydra serpentina*) hingegen wurden entlang eines Nord-Süd-Gradienten Unterschiede festgestellt (EWERT et al. 2005). Inwieweit Reptilien negative Einflüsse von Temperaturveränderungen auf das Geschlechtsverhältnis ihrer Nachkommen durch eine veränderte Mikrohabitatwahl des Gelegeplatzes oder aber durch mikroevolutive Anpassungen kompensieren können, ist unbekannt.

Die Waldeidechse (*Zootoca vivipara*) als Fallbeispiel für komplexe Interaktionen

Eine umfassende Untersuchung möglicher Effekte der Klimaerwärmung auf die Fitness und Ausbreitung eines ektothermen terrestrischen Wirbeltiers stammt von einer Pariser Arbeitsgruppe um MANUEL MASSOT (Global Changes and Adaptive Processes Team = CGPA). An vier räumlich voneinander getrennten Montan-Populationen der Waldeidechse (*Zootoca vivipara*) im französischen Zentralmassiv (Mont Lozère, 1430 m NN) konnte ein Anstieg der Körpergröße sowie des Reproduktionserfolges der Weibchen nachgewiesen werden (CHAMAILLÉ-JAMMES et al. 2006). Dieser war mit einem Anstieg der Sommertemperaturen zwischen Mai und August um etwa 3,7 °C seit 1976 korreliert. Zudem dokumentierten die Autoren über 18 Jahre hinweg (1984–2001) einen kontinuierlichen Anstieg der Körpergröße innerhalb aller Altersklassen der verschiedenen Populationen. Der Anstieg war bei einjährigen Eidechsen am stärksten mit einem Temperaturanstieg des Schlupfmonats August des Vorjahres korreliert: Während die maximale Tagestemperatur dieses Zeitraumes um 2,2 °C anstieg, stieg die Kopf-Rumpf-Länge der Jährlinge um 28 % an.

Darüber hinaus konnte eine geschlechtsunabhängige abnehmende Bereitschaft juveniler Individuen zur Abwanderung festgestellt werden, die während der Embryogenese mit steigenden pränatalen Frühsommertemperaturen im Juni einherging (MASSOT et al. 2008). Eine Abwanderungshemmung zeigte sich am deutlichsten im Jahr 2003 als Europa von einer Hitzewelle erfasst wurde. Unter höheren postnatalen Augusttemperaturen hingegen wanderten vermehrt juvenile Individuen ab. Über eine experimentelle Manipulation des Ernährungszustandes trächtiger Weibchen zur Simulation schwankender Nahrungsverfügbarkeit konnten die Autoren zeigen, dass die abnehmende Bereitschaft der Juvenilen zur Abwanderung während der Junitemperaturen nicht durch den Ernährungszustand des Muttertiers beeinflusst ist. Die Bereitschaft zur Abwanderung von Schlüpflingen, die aus Gelegen von gut ernährten Weibchen entstammen, war unter steigenden Augusttemperaturen größer als die von Nachkommen aus Gelegen von Weibchen mit schlechtem Ernährungszustand. Da die Fruchtbarkeit der Weibchen von deren Körpergröße abhängt, konnte in Folge der Größenzunahme ein Anstieg der Gelegegröße sowie des gesamten Reproduktionsertrags nachgewiesen werden. Für den Monat Mai wurde während der Untersuchung ein mit dem Anstieg der Temperaturen korrelierter Anstieg der Überlebensrate adulter Waldeidechsen registriert, der vermutlich durch die zeitlich verlängerte Periode des Beuteerwerbs vor der Hibernation (CHAMAILLÉ-JAMMES et al. 2006) oder durch eine generell bessere Nahrungsverfügbarkeit begünstigt wird. Weitere Erklärungsmöglichkeiten für die gesteigerten Überlebensraten sehen die Autoren in den durch die ansteigenden Temperaturen potenziell verkürzten Phasen des exponierten Sonnenbadens zur Thermoregulation oder gesteigertem temperaturbedingtem effektivem Fluchtverhalten vor Prädatoren.

Klimaveränderungen können ebenfalls die Morphologie von *Z. vivipara* beeinflussen. So konnte eine Änderung in der Häufigkeit des Auftretens von Rückenzeichnungsmustern innerhalb von zwei Populationen beobachtet werden (LEPETZ et al. 2009). Die Autoren registrierten innerhalb von 11 Jahren (1989–1999) ein häufigeres Auftreten des retikulierten Morphotyps (Anstieg Männchen: 13 %, Weibchen: 32 %), gegenüber des längsgestreiften Morphotyps innerhalb aller Altersklassen. Diese Veränderungen



Abb. 3: Schwach retikulierte adulte Waldeidechse (*Zootoca vivipara*) und zwei Jungtiere beim Sonnenbaden Anfang Oktober bei Bielefeld. Foto: B. THIESMEIER.

Weak reticulated adult viviparous lizard (*Zootoca vivipara*) and two juveniles/subadults during sun basking in early October near Bielefeld.

waren signifikant mit steigenden Frühjahrstemperaturen korreliert. LEPETZ et al. (2009) gehen davon aus, dass die morphologischen Änderungen, indirekt klimaabhängig sind und auf einer geringeren Einwanderung von Individuen der längsgestreiften Morphe bei gleichzeitig größerer Fruchtbarkeit von Weibchen der retikulierten Morphe innerhalb der Population beruhen.

Auf Habitatebene wird für die Waldeidechse, die eine gewisse Bodenfeuchte benötigt, jedoch langfristig eher ein Lebensraumverlust in Folge größerer Trockenheit am südlichen Arealrand prognostiziert (s. auch ARAÚJO et al. 2006). Solch ein lokaler Populationsrückgang wurde teilweise bereits beobachtet (pers. Beobachtungen SINERVO & CLOBERT in CHAMAILLÉ-JAMMES et al. 2006). Die von MASSOT et al. (2008) mit steigenden Temperaturen verknüpfte und bereits beobachtete Abwanderungshemmung

würde als eine Art »evolutionäre Falle« das Aussterberisiko der Art in den Pyrenäen sowie Südfrankreich zusätzlich verschärfen. Ein Überleben der Populationen des Zentral-Massivs wird auf lange Sicht davon abhängen, ob sich geeignete Lebensräume in entsprechender Höhenstufe befinden und ob diese erreichbar sind.

Am Beispiel der Waldeidechse wird deutlich, dass Vorhersagen individuenbasierter oder populationsbasierter Modelle von Vorhersagen lebensraumbasierter Modelle abweichen können. Je nach zeitlichem Betrachtungsmaßstab kann sich eine positive oder negative Vorhersage ergeben. Wichtig ist es dabei zu beachten, dass zeitliche Verzögerungen biologischer Reaktionen auf Klimaveränderungen auftreten können.

...auf kontinentaler Ebene

Arealverschiebungen

Im großen Maßstab betrachtet können die zuvor beschriebenen Reaktionen zu Veränderungen der Arealgestalt von Arten führen. Das Areal der meisten Arten wird auf der Makroskala (> 1 km²) maßgeblich durch nicht konsumierbare (scenopoetische) Faktoren wie dem Makroklima und Ausbreitungsbarrieren beeinflusst, da der Einfluss biotischer Interaktionen und die Verfügbarkeit von geeigneten Mikrohabitaten ab einer gewissen Skalengröße oft vernachlässigbar werden (SOBERÓN 2007). Eine Grundannahme hierbei ist, dass mit steigender Skala mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit immer geeignete Habitate zu finden sind. Allerdings gibt es hier auch Ausnahmen wie Arten, die in obligaten Symbiosen leben wie zum Beispiel Schmetterlinge, deren Larven auf bestimmte Futterpflanzen angewiesen sind.

Auf anthropogenen Klimawandel zurückzuführende Arealverschiebungen zu den Polen oder in größere Höhenlagen wurden bereits bei einem breiten Artenspektrum beobachtet (PARMESAN & YOHE 2003, ROOT et al. 2003, KARBAN & STRAUSS 2004). Jedoch liegen für Amphibien und Reptilien in Deutschland bislang so gut wie keine empirischen Beweise für die vermuteten Arealveränderungen vor (KINZELBACH 2007), da für die meisten Arten Langzeitdaten fehlen, um gesicherte Aussagen zu treffen (TINGLEY & BEISSINGER 2009). Arealveränderungen hat es in historischer Zeit vielfach gegeben und sind daher nichts Neues. Historische Daten und moderne genetische Analysen belegen, dass Arealverschiebungen zum Beispiel während der Eiszeiten entsprechend der Verfügbarkeit eines geeigneten Klimas stattfanden (z. B. HEWITT 2004). Angesichts der Geschwindigkeit der prognostizierten Klimaveränderungen wird jedoch befürchtet, dass die Migrationsfähigkeit viele Taxa eventuell nicht ausreichen könnte (BROOKER et al. 2006, MASSOT et al. 2008). Besonders erschwert wird diese zudem noch in vielen Bereichen durch eine starke Habitatfragmentierung, die die Permeabilität der Landschaft für viele Arten herabsetzt (TRAVIS 2003, D'AMEN & BOMBI 2009).

In wenigen Fällen wurde bereits beobachtet, dass Amphibien bedingt durch den Klimawandel ausstarben. Prominentestes Beispiel ist die Costa Rica Golden Toad (*Incilius periglenes*), die 1987 verschwand. Auslöser waren vermutlich durch El Niño bedingte Veränderungen in Niederschlagsregimen innerhalb des relativ kleinen Areals der Kröte (POUNDS et al. 1999, POUNDS & PUSCHENDORF 2004). Generell gelten

spezialisierte Taxa mit kleinen Arealen als besonders bedroht (siehe unten) (OHLEMULLER et al. 2008).

Was erwarten wir?

Prognosen zur Demographie

Generell ist es schwierig, zuverlässige Prognosen für die demographische Entwicklung einzelner Populationen zu treffen. Dennoch lassen sich Erwartungen formulieren. So könnte die Gelegefrequenz mitteleuropäischer Lacertiden aufgrund eines länger andauernden Sommers mit günstigen Inkubationstemperaturen am Nordrand ihres Areals ansteigen und sich der Frequenz innerhalb des südlichen Verbreitungsgebietes angleichen. Bei letzteren könnten sehr hohe Inkubationstemperaturen während der Anfangsphase der Ontogenie eine erhöhte Mutationsrate hervorrufen (VAN DAMME et al. 1992). Ebenfalls ist zu erwarten, dass sich die Inkubationsphasen aufgrund höherer Temperaturen verkürzen, wobei ein früher Schlupf generell die Chancen von Reptilienschlüpflingen, genügend Reserven anzulegen um erfolgreich zu überwintern, steigert. Darüber hinaus sind Wachstumsraten juveniler Amphibien und Reptilien temperaturabhängig.

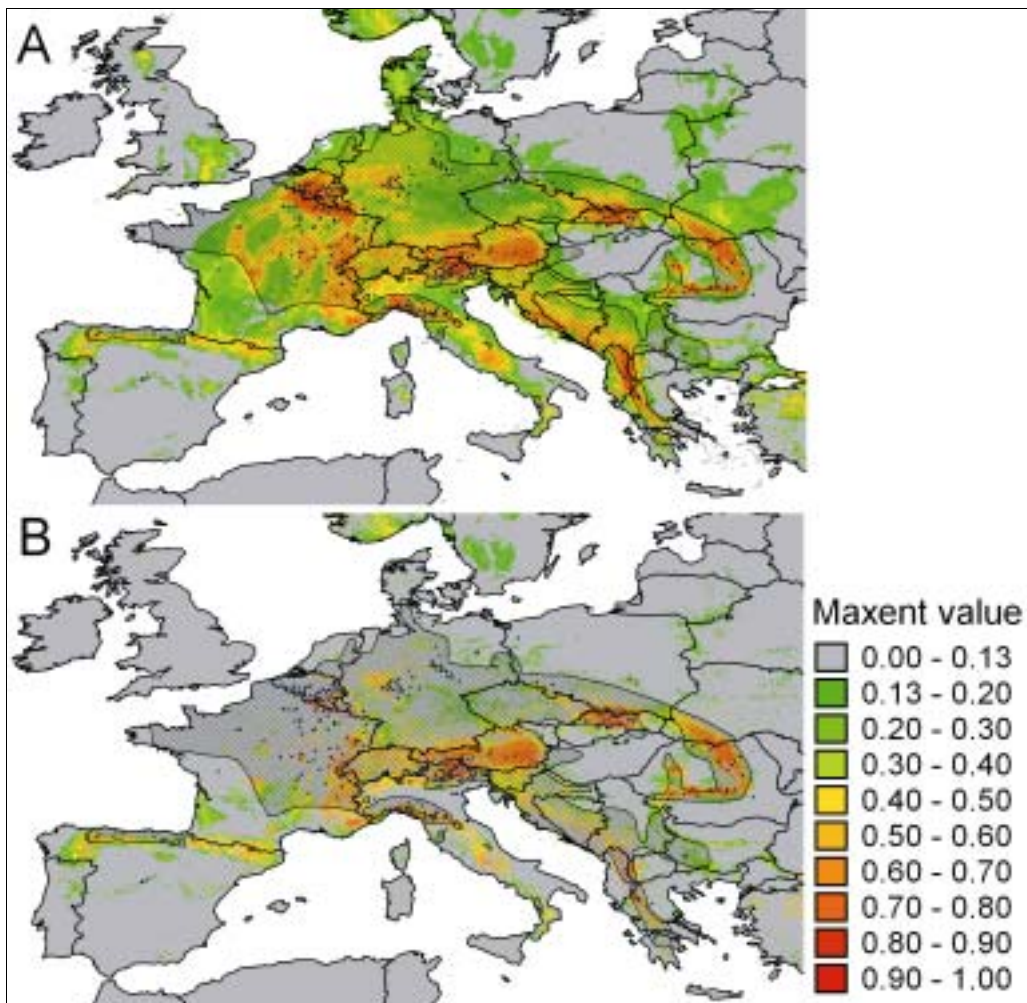
In einer Langzeitstudie in Michigan konnte ein positiver Effekt von El Niño auf die Verbreitung und Individuendichte von Chorfröschen der Gattung *Pseudacris* festgestellt werden (WERNER et al. 2009). Der recht seltene und engräumig verbreitete Chorfrosch (*Pseudacris triseriata*) vergrößerte sein Areal und seine Populationsdichten in Folge von Trockenperioden, die zu einer Häufung ephemerer Gewässer führte. Die temporären Gewässer waren aufgrund der größeren Austrocknungsgefahr häufiger prädatorenfrei. Auch wenn zahlreiche Amphibien-Populationen von fischfreien Gewässern profitieren würden, werden ausgedehnte Trockenperioden insbesondere im Frühjahr zu starken Populationsrückgängen und geringen Emergenzraten führen, die kaum kompensiert werden dürften. In Europa konnten in einer aktuellen Studie in Italien starke Populationsrückgänge der Arten *Discoglossus pictus*, *Ichthyosaura alpestris* und *Hyla intermedia* auf überwiegend klimatische Gründe (räumlicher und zeitlicher Wassermangel und Temperaturanstieg) zurückgeführt werden (D'AMEN & BOMBI 2009). Generell ist davon auszugehen, dass Arten mit einer ausgedehnten Larvalphase am stärksten betroffen sein werden.

Wichtig, aber auch schwierig wäre es, direkte Effekte wie Einflüsse auf die Thermoregulationsmöglichkeiten und/oder den Metabolismus sowie ressourcenbezogene Effekte wie die Nahrungsverfügbarkeit, zu entflechten.

Prognosen für Arealreaktionen

Nimmt man an, dass sich die Areale der Mehrzahl der europäischen Amphibien und Reptilien als Reaktion auf den Klimawandel innerhalb der nächsten Jahrzehnte verschieben, könnten heute eingerichtete Schutzgebiete unwirksam werden (ARAÚJO et al. 2004). Räumlich explizite Vorhersagen stellen daher ein wichtiges Planungswerkzeug dar (MOILANEN et al. 2009). Aktuelle Algorithmen zur Berechnung von Verbrei-

tungsmodellen erlauben es, die Klimanische einer Art zu quantifizieren und in den geographischen Raum zu projizieren. Prinzipiell gibt es hierzu zwei verschiedene Ansätze. Entweder kann ein mechanistisches Modell erstellt werden, das aus physiologischen Daten die Nische ableitet (KEARNEY & PORTER 2004, KEARNEY et al. 2008, MITCHELL et al. 2008), oder es kann ein statistisches Modell genutzt werden (GUISAN & ZIMMERMANN 2000, JESCHKE & STRAYER 2008). Letzteres leitet die Nische einer Art aus Umweltbedingungen ab, die an Fundpunkten der Art beobachtet wurden. Hierzu gibt es sowohl Algorithmen, die mit reinen Positiv-Funden auskommen, als auch solche, die zusätzlich Fundorte, an denen die Art nicht vorkommt, benötigen. Mechanistische Modelle sind prinzipiell besser geeignet, um Zukunftsprognosen zu erstellen, da sie kausale Zusammenhänge besser erfassen können. Leider werden fundierte Grundlagendaten benötigt, die für die meisten Taxa nicht verfügbar sind und deren Erstellung extrem zeitaufwändig ist. Statistische Modelle lassen sich sehr viel ökonomischer erstellen, und es ist möglich, durch eine gezielte Auswahl von Parametern, die für die



Zielart biologisch relevante Umweltbedingungen reflektieren, ihre Qualität mit einem vertretbaren Arbeitsaufwand signifikant zu verbessern (RÖDDER et al. 2009c). Heute finden statistische Modelle daher weite Anwendungsbereiche in der Naturschutzplanung wie der Auswahl von geeigneten Schutzgebietsflächen (KREMEN et al. 2008), möglichen Ausbreitungskorridoren von Pathogenen (LEVINE et al. 2007, RÖDDER et al. 2009a) und invasiven Arten (PETERSON & VIEGLAIS 2001, PETERSON et al. 2008), sowie möglichen klimawandelbedingten Arealveränderungen (ARAÚJO et al. 2004, THOMAS et al. 2004).

Fallbeispiel: Mögliche Arealveränderungen beim Bergmolch (*Ichthyosaura alpestris*)

Die Vor- und Nachteile statistischer Modelle sollen an dieser Stelle anhand eines Maxent-Modells des Bergmolches erläutert werden. Abbildung 4A zeigt seine aktuelle Verbreitung nach IUCN et al. (2009) als schraffierte Fläche. Die zur Modellberechnung benötigten punktuellen Verbreitungsdaten wurden aus der Natura-2000-Datenbank der europäischen FFH-Gebiete extrahiert, wobei insgesamt 557 Fundpunkte verfügbar waren. Klimadaten mit einer räumlichen Auflösung von 30 s wurden über www.worldclim.org bezogen, was einer Kantenlänge der Gridzellen von etwa 900 m in Europa entspricht. Die verwendeten Klimadaten repräsentieren Mittelwerte für den Zeitraum zwischen 1950 und 2000 (HIJMANS et al. 2005). Zur Berechnung von Verbreitungsmodellen werden häufig sogenannte Bioclim-Variablen benutzt (siehe Tab. 1). Mit Bioclim-Variablen lassen sich jahreszeitliche Klimaschwankungen zwischen verschiedenen Regionen vergleichen (BUSBY 1991). Sie haben sich in einer Vielzahl von Studien bewährt (BEAUMONT et al. 2005). Die Auswahl geeigneter Variablen ist ein zentraler Schritt, der die Zuverlässigkeit des Modells maßgeblich beeinflussen kann (BEAUMONT et al. 2005, PETERSON & NAKAZAWA 2008, RÖDDER et al. 2009c). So kann zum Beispiel die Verwendung von miteinander zu stark korrelierten Variablen zu

Abb. 4, links: (A) Heutige bekannte Verbreitung von *Ichthyosaura alpestris* nach IUCN et al. (2009) (schraffiert) und potenzielle Verbreitung (farbig) unter alleiniger Berücksichtigung klimatischer Parameter. Berücksichtigt man die Verfügbarkeit geeigneter bewaldeter Lebensräume schränkt sich die potenzielle Verbreitung deutlich ein (B). Alle farbigen Regionen sind prinzipiell klimatisch für *I. alpestris* geeignet, wobei wärmere Farben eine höhere Eignung andeuten. Das Modell wurde anhand klimatischer Gegebenheiten in FFH-Gebieten, in denen *I. alpestris* gefunden wurde (blaue Punkte), erstellt und hat nach der Klassifikation von SWETS (1988) eine exzellente Vorhersagekraft (10-faches Datensplitting mit je 70 % Training/20 % Test; AUC = 0,921). Den größten Erklärungsanteil hatten dabei Bio12 (29,7 %), Bio6 (13,7 %), Bio7 (12,7 %), Bio3 (8,8 %), Bio9 (6,4 %), Bio15 (6,4 %), Bio13 (5,7 %) Zur Definition der Variablen siehe Tab. 1. Die restlichen Variablen erklärten weniger als 5 %. Landnutzungsdaten für das Jahr 2000 wurden über die Global Land Cover Facility bezogen (GLC2000; abrufbar unter www.landcover.org).

Left: (A) Current known range of *Ichthyosaura alpestris* according to IUCN et al. (2009) (hatched area) and its potential distribution (colored area) considering climatic parameters only. Combination of the model with the availability of suitable forested microhabitats per grid cell largely reduces its potential distribution (B). All colored areas are principally climatically suitable for *I. alpestris*. Warmer colors indicate a higher suitability, however. The distribution model was derived from climate characteristics obtained from records of *I. alpestris* within European Natura 2000 sites (blue dots). Its prediction ability is according to SWETS (1988) »excellent« (10-fold data splitting in 70 % training/20 % test records; AUC = 0.921). Among the variables applied, Bio12 had the highest explanative power (29.7 %), followed by Bio6 (13.7 %), Bio7 (12.7 %), Bio3 (8.8 %), Bio9 (6.4 %), Bio15 (6.4 %), and Bio13 (5.7 %) (for abbreviations see tab. 1). The remaining variables explained less than 5 %. Land cover data were obtained from the Global Land Cover Facility (GLC2000; www.landcover.org).

Tab. 1: Häufig zur Erstellung von Verbreitungsmodellen verwendete bioklimatische Parameter nach BUSBY (1991). Bioclim parameters according to BUSBY (1991), which are frequently used for the computation of species distribution models.

Bioclim-Parameter	Abkürzung
Jahresmitteltemperatur	Bio1
Mittlere monatliche Temperaturspanne	Bio2
Isothermalität	Bio3
Temperatur Saisonalität	Bio4
Maximum Temperatur des wärmsten Monats	Bio5
Minimum Temperatur des kältesten Monats	Bio6
Temperaturspanne im Jahresverlauf	Bio7
Mittlere Temperatur des feuchtesten Quartals	Bio8
Mittlere Temperatur des trockensten Quartals	Bio9
Mittlere Temperatur des wärmsten Quartals	Bio10
Mittlere Temperatur des kältesten Quartals	Bio11
Jahresmittelniederschlag	Bio12
Niederschlag des feuchtesten Monats	Bio13
Niederschlag des trockensten Monats	Bio14
Niederschlagssaisonalität	Bio15
Niederschlag des feuchtesten Quartals	Bio16
Niederschlag des trockensten Quartals	Bio17
Niederschlag des wärmsten Quartals	Bio18
Niederschlag des kältesten Quartals	Bio19

erheblichen Fehlern führen, wenn das Modell aus der Region, für die es berechnet wurde, in andere Gebiete oder durch die Zeit projiziert wird (HEIKKINEN et al. 2006). Eine Möglichkeit, solche Probleme zu minimieren, besteht darin, nur Variablen mit einer Korrelation von weniger als $R^2 = 0,75$ zu verwenden, wobei die Anzahl an Variablen möglichst so gewählt wird, dass der Erklärungsgehalt der Modelle unter Verwendung der Modelle unter Verwendung möglichst weniger Variablen maximiert wird. Für das Bergmolch-Modell wurden daher nur die Variablen Bio2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 14, 15, 18, und 19 aus Tabelle 1 verwendet.

Ein weiterer wichtiger Punkt ist die Auswahl geeigneter Fundpunkte, die idealerweise den gesamten für die Art geeigneten ökologischen Raum erfassen

sollten (THULLER et al. 2004, HEIKKINEN et al. 2006, PEARSON et al. 2006, RÖDDER et al. im Druck). Um in unserem Modell durch räumliche Autokorrelation bedingte negative Effekte zu minimieren, wurden die 557 Fundpunkte von *I. alpestris* räumlich gefiltert und nur ein Fundpunkt pro 10 arc min Rasterzelle verwendet. Wie bei den meisten Verbreitungsdaten (SOBERÓN & PETERSON 2004), ist das Areal von *I. alpestris* nicht gleichmäßig erfasst worden, und es lassen sich lokale Anhäufungen von Fundpunkten ausmachen. Um dieses Ungleichgewicht auszugleichen, wurde eine Stichprobe mit einem identischen Ungleichgewicht zur Charakterisierung des verfügbaren Klimaraumes, wie von PHILLIPS et al. (2009) vorgeschlagen, verwendet, nämlich die Gesamtheit aller europäischen FFH-Gebiete. Diese wurden ebenso wie die Fundpunkte von *I. alpestris* zunächst räumlich gefiltert.

Das Ergebnis des Maxent-Modells ist eine Karte, die die relative Eignung jeder Gridzelle für den Bergmolch mit Werten zwischen 0 und 1 zeigt (Abb. 4A). Um aus kontinuierlichen Werten eine Präsenz-Absenz-Karte zu erstellen, wurden diverse Schwellenwerte vorgeschlagen (LIU et al. 2005). Für das Bergmolch-Modell wurde ein Schwellenwert gewählt, der einen Kompromiss zwischen den vom Modell falsch vorhergesagten Fundpunkten und der Fläche der potenziellen Verbreitung darstellt. Alle Regionen mit Maxent-Werten über diesem Schwellenwert gelten generell als für die Art geeignet (hier 0,13). Vergleicht man diese potenzielle Verbreitung mit der bekannten Verbreitung nach IUCN et al. (2009), fällt zunächst auf, dass beide recht ähnlich sind. Selbst die vorhergesagten potenziellen Verbreitungsgebiete auf dem

Balkan reflektieren die bekannte Verbreitung von *I. alpestris* gut, obwohl aus dieser Region keine Fundpunkte in die Berechnung des Modells eingingen. In einigen Regionen, aus denen keine Bergmolchfunde bekannt sind, wird die Art jedoch vom Modell vorhergesagt. Mögliche Gründe hierfür könnten ein Ungleichgewicht seiner realisierten Verbreitung mit dem Makroklima (ARAÚJO & PEARSON 2005), Ausschluss der Art aus bestimmten Gebieten durch biotische Interaktionen oder eine limitierte Ausbreitungsmöglichkeit sein (SOBERÓN & PETERSON 2005, BROOKER et al. 2006, SOBERÓN 2007). Da in das Modell bislang nur Klimadaten eingegangen sind, könnten in diesen Regionen auch geeignete Mikrohabitate (z. B. Wälder) fehlen. Diese lassen sich durch eine Verschneidung des Modells mit Landnutzungskarten abschätzen (MARTÍNEZ-FREIRÍA et al. 2008, WEINSHEIMER et al. 2010). Tatsächlich fallen dabei die meisten, der für die silvicole Art vorhergesagten Regionen außerhalb des bekannten Verbreitungsgebietes weg (Abb. 4B).

Projiziert man das unter heutigen Bedingungen entwickelte Modell auf die Zukunftsszenarien A2a und B2a des Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC; dargestellt in den Abbildung 1 und 2) für das Jahr 2080, zeigt sich, dass die potenzielle Verbreitung von *I. alpestris* tendenziell abnimmt und sich nach Nordosten verschiebt. Auch wenn der Bergmolch in seinem südlichen Areal eindeutig die Gebirge bevorzugt (THIESMEIER & SCHULTE 2010), ist für die eher kaltstenotheurme Art im südlichen Areal ein Arealverlust anzunehmen. In beiden Zukunftsszenarien wird zudem ein Arealverlust im französischen Tiefland angenommen. Generell werden die vom Bergmolch als Laichhabitate genutzten sich schnell erwärmenden oftmals temporären Kleinstgewässer zukünftig einer erhöhten Austrocknungsgefahr ausgesetzt sein. Die Folge könnten sehr geringe Emergenzraten von Populationen sein. Insbesondere unter Berücksichtigung einer Temperaturerhöhung und Niederschlagsabnahme werden für langfristig stabile Vorkommen intakte Waldgebiete essentiell sein. Inwieweit eine Arealverschiebung in nordöstliche Richtung stattfinden kann, bleibt unklar, zu groß sind die Unsicherheiten der Faktoren begrenzte Mobilität und Landnutzung.

Bei weiterer Betrachtung der Zukunftsszenarien werden einige Unterschiede deutlich, z. B. ist der zu erwartende Arealverlust unter A2a Annahmen deutlich stärker als unter B2a Annahmen. Diese lassen sich auf die unterschiedlichen Grundannahmen der Klimaszenarien zurückführen. Um solche Unsicherheiten zu berücksichtigen, wird zumeist ein Ensemble an Vorhersagen verglichen (ARAÚJO & NEW 2007, BEAUMONT et al. 2008). Zum Beispiel sind für die Zukunftsprognosen in Abbildung 5 Mittelwerte aus Modellprojektionen auf je 3 Klimamodelle (CCCMA, HADCM3 und CSIRO; verfügbar über www.worldclim.org) verwendet worden. Eine Implementierung von Landnutzungsdaten in Zukunftsprognosen ist prinzipiell möglich (z. B. JETZ et al. 2007), ist jedoch insbesondere bei einer hohen Auflösung neben den Variationen der Klimawandelszenarien ein weiterer, großer Unsicherheitsfaktor. Aus diesem Grunde wurde an dieser Stelle auf eine solche Implementierung verzichtet.

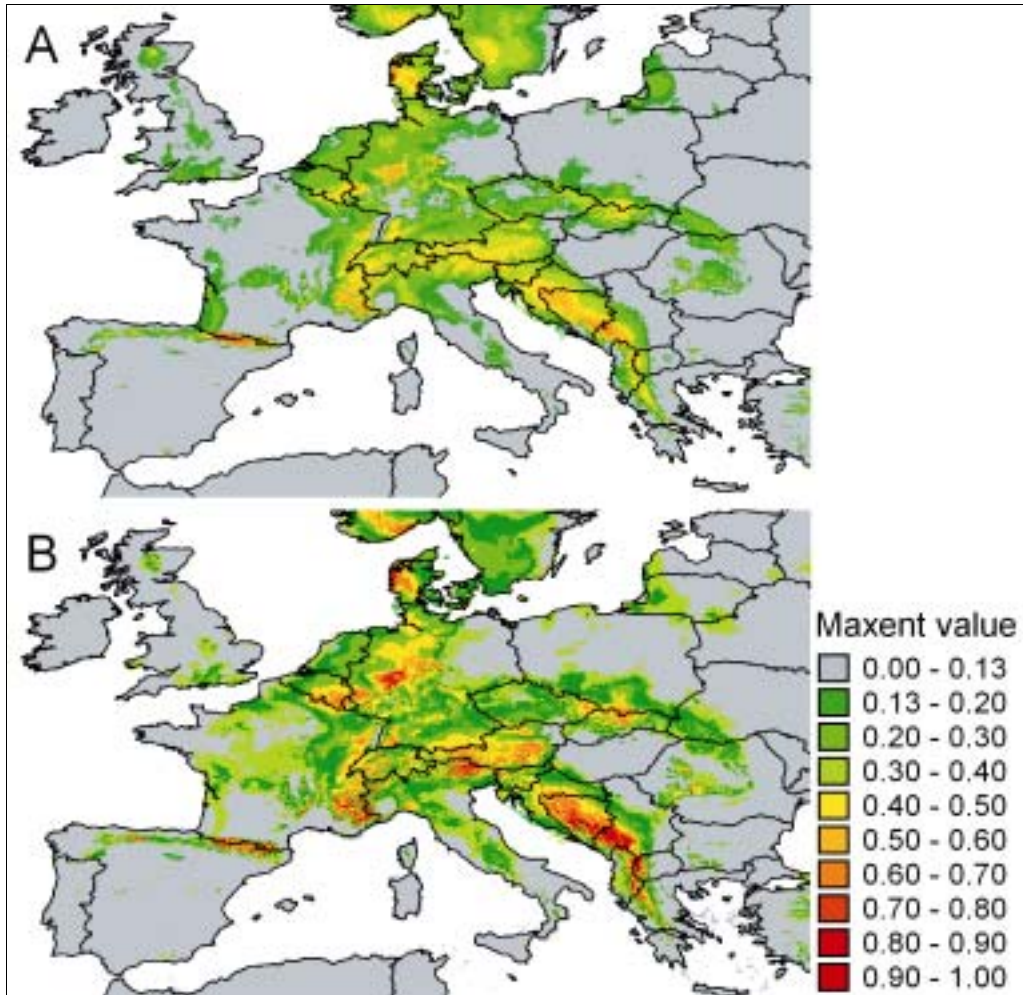


Abb. 5: Erwartete Veränderungen in der potenziellen Verbreitung von *Ichthyosaura alpestris* bis zum Jahre 2080 nach A2a (A) und B2a (B) Annahmen.
Expected changes in *Ichthyosaura alpestris*' potential distribution in 2080 according to A2a (A) and B2a (B) assumptions.

Generelle Trends

Insbesondere für Wärme liebende mediterran geprägte Reptilienarten (für Deutschland: Mauereidechse, *Podarcis muralis*, Westliche Smaragdeidechse, *Lacerta bilineata*, Östliche Smaragdeidechse, *Lacerta viridis*, Würfelnatter, *Natrix tessellata*, Äskulapnatter, *Zamenis longissimus*, Schlingnatter, *Coronella austriaca* und Aspispiper, *Vipera aspis*), deren Verbreitung in Mitteleuropa maßgeblich durch klimatische Ereignisse beeinflusst wird (STEINICKE et al. 2002), wäre durch den nachgewiesenen Temperaturanstieg im Frühjahr sowie Sommer eine gewisse Ausbreitung denkbar (KINZELBACH 2007). Generell muss bei diesen Annahmen berücksichtigt werden, dass die Expansi-

onsfähigkeit der Arten auch stark von ausreichenden Vernetzungsstrukturen, edaphischen Faktoren (geologische Formation, Bodentyp) sowie der Vegetation abhängt.

Eine weitere Ausbreitung sowie vermehrte Reproduktion kann auch für invasive Taxa angenommen werden (WALTHER et al. 2009). Unter den Reptilien- und Amphibienarten in Mitteleuropa könnte dies insbesondere *Podarcis muralis*, *Hemidactylus turcicus*, *Trachemys scripta* ssp., und *Lithobates catesbeiana* betreffen (FICETOLA et al. 2007, KARK et al. 2008). Für ein zukünftiges Management nativer und invasiver Arten in der Naturschutzpraxis wird es nötig sein, Interaktionen zwischen dem Klimawandel und biologischen Invasionen in neue methodische Ansätze (prognostische Modelle) stärker zu integrieren (HELLMANN et al. 2008). Auch gibt es erste Ansätze, Verbreitungsmodelle mit Populationsmodellen zu koppeln (KEITH et al. 2008, BROOK et al. 2009), wobei diese jedoch erst am Anfang stehen.

In einer groß angelegten Studie modellierten ARAÚJO et al. (2006) die zukünftige potenzielle Verbreitung von 42 Amphibien- und 66 Reptilienarten unter 5 verschiedenen Klimawandel-Szenarien für das Jahr 2050 für Europa. Da es bislang nur schwer möglich ist, das Ausbreitungspotenzial einer Art in SDMs zu berücksichtigen, wurden in der Studie einerseits ein unbegrenztes Ausbreitungspotenzial und andererseits keine Ausbreitung über die bekannten Areale hinaus angenommen. Unter ersterer Annahme könnte ein großer Teil der europäischen Amphibien und Reptilien innerhalb der nächsten Jahrzehnte ihre Areale vergrößern, da bislang zu kühle nördliche Regionen potenziell besiedelbar werden. Nimmt man jedoch an, dass Ausbreitungen über die heutigen Arealgrenzen nicht möglich sind, würden nach den Modellen die meisten Taxa starke Arealverluste erleiden. Dies würde aufgrund stark verminderter Niederschläge vornehmlich Arten im Südwesten Europas, insbesondere die Endemiten der Iberischen Halbinsel und Balearen (*Algyroides marchi*, *Lacerta schreiberi*, *Iberolacerta aranica*, *I. aurelioi*, *I. cyreni*, *Podarcis carbonelli*, *P. lilfordi*) sowie der Kanarischen Inseln (*Gallotia avaritae*, *G. bravoana*, *G. intermedia*, *G. simonyi*, *Chalcides simonyi*) betreffen. Einer erhöhten Gefahr des Arealverlustes in Europa könnten weiterhin auch endemische Arten der griechischen Inseln (*Podarcis cretensis*, *Macrovipera schweizeri*) und Zyperns (*Acanthodactylus schreiberi*, *Hierophis cypriensis*) ausgesetzt sein (ARAÚJO et al. 2006), die ohnehin bereits in der Roten Liste der IUCN als gefährdet oder stark gefährdet geführt werden (COX & TEMPLE 2009). Eine Temperaturerhöhung scheint nach den Modellen von ARAÚJO et al. (2006) keine so starken negative Effekte wie befürchtet zu haben.

Danksagung

Wir danken der Forschungsinitiative Rheinland-Pfalz zum Thema »Die Folgen des Global Change für Bioressourcen, Gesetzgebung und Standardsetzung« des Ministeriums für Bildung, Forschung, Jugend und Kultur des Landes Rheinland Pfalz sowie der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU) für finanzielle Unterstützung. Herrn KLAUS HENLE und Herrn BURKHARD THIESMEIER danken wir für hilfreiche Anmerkungen zum Manuskript.

Literatur

- ARAÚJO, M. B., M. CABEZA, W. THULLIER, L. HANNAH & P. H. WILLIAMS (2004): Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. – *Global Change Biology* 10: 1618–1626.
- ARAUJO, M. B. & M. NEW (2007): Ensemble forecasting of species distributions. – *Trends in Ecology and Evolution* 22: 42–47.
- ARAÚJO, M. B. & R. G. PEARSON (2005): Equilibrium of species' distribution with climate. – *Ecography* 28: 693–695.
- ARAÚJO, M. B., W. THULLIER & R. G. PEARSON (2006): Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. – *Journal of Biogeography* 33: 1712–1728.
- BEAUMONT, L. J., L. HUGHES & A. J. PITMAN (2008): Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? – *Ecology Letters* 11: 1135–1146.
- BEAUMONT, L. J., L. HUGHES & M. POULSEN (2005): Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. – *Ecological Modelling* 186: 250–269.
- BEEBEE, T. J. C. (1995): Amphibian breeding and climate. – *Nature* 374: 219–220.
- BLAUSTEIN, A. R., L. K. BELDEN, D. H. OLSON, D. E. GREEN, T. L. ROOT & J. M. KEISECKER (2001): Amphibian breeding and climate change. – *Conservation Biology* 15: 1804–1809.
- BÖHME, W. & D. RÖDDER (2008): Amphibien und Reptilien: Verbreitungs- und Verhaltensänderungen aufgrund der Erderwärmung. In: LOZÁN, J. L., H. GRAB, G. JENDRITZKY, L. KARBE & K. REISE (Hrsg.): Warnsignal Klima: Erderwärmung: 77–81. – Hamburg (Wissenschaftliche Auswertungen).
- BOSCH, J., L. M. CARRASCAL, L. DURAN, S. WALKER & M. C. FISHER (2007): Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of Central Spain; is there a link? – *Proceedings Biological Science* 274: 253–260.
- BROOK, B. W., H. R. AKCAKAYA, D. A. KEITH, G. M. MACE, R. G. PEARSON & M. B. ARAUJO (2009): Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. – *Biology Letters* 5: 723–725.
- BROOKER, R. W., J. M. J. TRAVIS, E. J. CLARK & C. DYTHAM (2006): Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. – *Journal of Theoretical Biology* 245: 59–65.
- BUSBY, J. R. (1991): BIOCLIM – a bioclimatic analysis and prediction system. In: MARGULES, C. R. & M. P. AUSTIN (eds.): *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*: 64–68. – Melbourne (CSIRO).
- CHAMAILLÉ-JAMMES, S., M. MASSOT, P. ARAGÓN & J. COLBERT (2006): Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. – *Global Change Biology* 12: 392–402.
- COX, N. A. & H. J. TEMPLE (2009): European Red List of Reptiles. – Luxembourg (Office for official publications of the European Community).
- D'AMEN, M & P. BOMBI (2009): Global warming and biodiversity: Evidence of climate-linked amphibian declines in Italy. – *Biological Conservation* 142: 3060–3067.
- EWERT, M. A., J. W. LANG & C. E. NELSON (2005): Geographic variation in the pattern of temperature-dependent sex determination in the American snapping turtle (*Chelydra serpentina*). – *Journal of Zoology* 265: 81–95.
- FICETOLA, G. F., W. THULLIER & C. MIAUD (2007): Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien species – the American bullfrog. – *Diversity and Distributions* 13: 476–485.
- GIBBON, J. W., D. E. SCOTT & T. J. E. A. RYAN (2000): The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. – *BioScience* 50: 653–666.
- GUISAN, A. & N. ZIMMERMANN (2000): Predictive habitat distribution models in ecology. – *Ecological Modelling* 135: 147–186.

- HARLOW, P. S. (2004): Temperature-dependent sex determination in lizards. In: VALENZUELA, N. & V. LANCE (eds.): Temperature-dependent Sex Determination in Vertebrate: 42–52. – Washington D. C. (Smithsonian Books).
- HARVELL, C. D., C. E. MITCHELL, J. R. WARD, S. ALTIZER, A. P. DOBSON, R. S. OSTFELD & M. D. SAMUEL (2002): Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. – *Science* 296: 2158–2162.
- HEIKKINEN, R. K., M. LUOTO, M. B. ARAÚJO, R. VIRKKALA, W. THUILLER & M. T. SYKES (2006): Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modeling under climate change. – *Progress in Physical Geography* 30: 751–777.
- HELLMANN, J. J., J. E. BYERS, B. G. BIERWAGEN & J. S. DYKES (2008): Five potential consequences of climate change for invasive species. – *Conservation Biology* 22: 534–543.
- HEWITT, G. M. (2004): Genetic consequences of the climatic oscillations in the Quaternary. – *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359: 183–195.
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES & A. JARVIS (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. – *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- HULIN, V., V. DELMAS, M. GRINDOT, M. H. GODFREY & J.-M. GULLON (2009): Temperature-dependent sex determination and global change: are some species at greater risk? – *Oecologia* 160: 493–506.
- IPCC (2007): Summary for Policymakers. In: SOLOMON, S., D. QUIN, M. MANNING, Z. CHEN, M. MARQUIS, K. B. AVERYT, M. TIGNOR & H. L. MILLER (eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. – Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental panel on climate change: 1–18. Cambridge (University Press).
- IUCN (2009): Conservation International, and NatureServe. – *Global Amphibian Assessment*.
- JANZEN, F. J. (1994): Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. – *Proceedings of the National Academy of Science* 91: 7487–7490.
- JESCHKE, J. M. & D. L. STRAYER (2008): Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. – *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 1–24.
- JETZ, W., D. S. WILCOVE & A. P. DOBSON (2007): Projected impacts of climate change and land-use change on the global diversity of birds. – *PLoS Biol* e157.
- KARBAN, R. & S. Y. STRAUSS (2004): Physiological tolerance, climate change, and a northward range shift in the spittlebug, *Philaenus spumarius*. – *Ecological Entomology* 29: 251–254.
- KARK, S., W. SOLAREZ, F. CHIRON, P. CLERGEAU & S. SHIRLEY (2008): Alien birds, amphibians and reptiles of Europe. In: DASIE (ed.): *Handbook of Alien Species in Europe*: 105–118. – Dordrecht (Springer Netherlands).
- KEARNEY, M., B. L. PHILLIPS, C. R. TRACY, K. A. CHRISTIAN, G. BETTS & W. P. PORTER (2008): Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. – *Ecography* 31: 423–434.
- KEARNEY, M. & W. P. PORTER (2004): Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. – *Ecology* 85: 3119–3131.
- KEITH, D. A., H. R. AKCAKAYA, W. THUILLER, G. F. MIDGLEY, R. G. PEARSON, S. J. PHILLIPS, H. M. REGAN, M. B. ARAUJO & T. G. REBELO (2008): Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. – *Biology Letters* 4: 560–563.
- KIELGAST, J., D. RÖDDER, M. VEITH & S. LÖTTTERS (2010): Widespread occurrence of the amphibian chytrid fungus in Kenya. – *Animal Conservation* doi:10.1111/j.1469-1795.2009.00297.x.
- KINZELBACH, R. (2007): Der Treibhauseffekt und die Folgen für die Tierwelt. Klimawandel – ein Feigenblatt? – *Biologie Unserer Zeit* 4: 250–259.
- KREMEN, C., A. CAMERON, A. MOILANEN, S. J. PHILLIPS, C. D. THOMAS, H. BEENTJE, J. DRANSFIELD, B. L. FISHER, F. GLAW, T. C. GOOD, G. J. HARPER, R. J. HIJMANS, D. C. LEES, E. LOUIS, R. A. NUSSBAUM, C. J. RAXWORTHY, A. RAZAFIMPAHANANA, G. E. SCHATZ, M. VENCES, D. R. VIEITES, P. C. WRIGHT & M. L. ZHRA (2008): Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. – *Science* 320: 222–226.

- KRIEGER, K. M., F. PEREGOLOU & J.-M. HERO (2007): Latitudinal variation in the prevalence and intensity of chytrid (*Batrachochytridium dendrobatidis*) infections in Eastern Australia. – *Conservation Biology* 21: 1280–1290.
- LEPETZ, V., M. MASSOT, A. S. CHAINE & J. CLOBERT (2009): Climate warming and the evolution of morphotypes in a reptile. – *Global Change Biology* 15: 454–466.
- LEUSCHNER, C. & F. SCHIPKA (2004): Klimawandel und Naturschutz. Vorstudie. – BfN-Skripten 115.
- LEVINE, R. S., A. T. PETERSON, K. L. YORITA, D. CARROLL, I. K. DAMON & M. G. REYNOLDS (2007): Ecological niche and geographic distribution of Human Monkeypox in Africa. – *PLoS one* e176: 1–7.
- LIU, C., P. M. BERRY, T. P. DAWSON & R. G. PEARSON (2005): Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. – *Ecography* 28: 385–393.
- MARTÍNEZ-FREIRÍA, F., N. SILLERO, M. LIZANA & J. C. BRITO (2008): GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. – *Diversity and Distributions* 14: 452–461.
- MASSOT, M., J. CLOBERT & R. FERRIERE (2008): Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. – *Global Change Biology* 14: 461–469.
- MITCHELL, N. J., M. R. KEARNEY, N. J. NELSON & W. P. PORTER (2008): Predicting the fate of a living fossil: how will global warming affect sex determination and hatching phenology in tuatara? – *Proceedings of the Royal Society B* 275: 2185–2193.
- MOILANEN, A., K. A. WILSON & H. POSSINGHAM (2009): *Spatial Conservation Prioritization – Quantitative Methods and Computational Tools*. – Oxford (Oxford University Press).
- MORJAN, C. L. (2003): How rapidly can maternal behavior affecting primary sex ratios evolve in a reptile with environmental sex determination. – *American Naturalist* 162: 205–219.
- OHLEMULLER, R., B. J. ANDERSON, M. B. ARAUJO, S. H. BUTCHART, O. KUDRNA, R. S. RIDGELY & C. D. THOMAS (2008): The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. – *Biology Letters* 4: 568–572.
- PARMESAN, C. & G. YOHE (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature* 421: 37–42.
- PARRY, M. L. (2000): *Assessment of Potential Effects and Adaptations for Climate Change in Europe: The Europe ACACIA Project*. – Norwich (Jackson Environment Institute, University of East Anglia).
- PEARSON, R. G., W. THULLIER, M. B. ARAUJO, E. MARTÍNEZ-MEYER, L. BROTONS, C. MCCLEAN, L. MILES, P. SEGURADO, T. P. DAWSON & D. C. LEES (2006): Model-based uncertainty in species range prediction. – *Journal of Biogeography* Special issue: 1–8.
- PETERSON, A. T. & Y. NAKAZAWA (2008): Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. – *Global Ecology and Biogeography* 17: 135–144.
- PETERSON, A. T., A. STEWART, K. I. MOHAMED & M. B. ARAUJO (2008): Shifting global invasive potential of European plants with climate change. – *PLoS one* 3: e2441.
- PETERSON, A. T. & D. A. VIEGLAIS (2001): Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. – *BioScience* 51: 363–371.
- PHILLIPS, S. J., M. DUDÍK, J. ELITH, C. H. GRAHAM, A. LEHMANN, J. LEATHWICK & S. FERRIER (2009): Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. – *Ecological Applications* 19: 181–197.
- POUNDS, J. A., M. P. FOGDEN & A. CAMPBELL (1999): Biological response to climate change on a tropical mountain. – *Nature* 398: 611–615.
- POUNDS, J. A. & R. PUSCHENDORF (2004): Clouded futures. – *Nature* 427: 107–109.
- READING, C. J. (2007): Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. – *Oecologia* 151: 125–131.
- RIBAS, L., M.-S. LI, B. J. DODDINGTON, J. ROBERT, J. A. SEIDEL, J. S. KROLL, L. B. ZIMMERMAN, N. C. GRASSLY, T. W. J. GARNER & M. C. FISHER (2009) Expression profiling the temperature-dependent amphibian response to infection by *Batrachochytrium dendrobatidis*. – *PLoS one* 4: e8408.

- RÖDDER, D., J. KIELGAST, J. BIELBY, S. SCHMIDTLEIN, J. BOSCH, T. W. J. GARNER, M. VEITH, S. WALKER, M. C. FISHER & S. LÖTTERS (2009a): Global amphibian extinction risk assessment for the panzootic chytrid fungus. – *Diversity* 1: 52–66.
- RÖDDER, D., A. KWET & S. LÖTTERS (2009b): Translating natural history into geographic space: a macroecological perspective on the North American Slider, *Trachemys scripta* (Reptilia, Cryptodira, Emydidae). – *Journal of Natural History* 43: 2525–2536.
- RÖDDER, D., S. SCHMIDTLEIN, S. SCHICK & S. LÖTTERS (im Druck): Climate Envelope Models in systematics and evolutionary research: theory and practice. In: HODKINSON, T., M. JONES, J. PARNELL & S. WALDREN (eds.): *Systematics and Climate Change*. – Cambridge (University Press).
- RÖDDER, D., S. SCHMIDTLEIN, M. VEITH & S. LÖTTERS (2009c): Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: A matter of niche shift or of predictors studied? – *PLoS one* 4: e7843.
- RÖDDER, D., M. VEITH & S. LÖTTERS (2008): Environmental gradients explaining prevalence and intensity of infection with the amphibian chytrid fungus: the host's perspective. – *Animal Conservation* 11: 513–517.
- RODRÍGUEZ, M. Á., J. A. BELMONTES & B. A. HAWKINS (2005): Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. – *Acta Oecologica* 28: 65–70.
- ROOT, T. L., J. T. PRICE, K. R. HALL, S. H. SCHNEIDER, C. ROSENZWEIG & J. A. POUNDS (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – *Nature* 421: 57–60.
- SCHNEEWEIF, N. (2003): Demographische und ökologische Situation der Arealrand-Populationen der Europäischen Sumpfschildkröte in Brandenburg. – *Studien und Tagungsberichte Band 46, Landesumweltamt Brandenburg*.
- SCOTT, W. A., D. PITHART & J. K. ADAMSON (2008): Long-term United Kingdom trends in the breeding phenology of the common frog, *Rana temporaria*. – *Journal of Herpetology* 42: 89–96.
- SOBERÓN, J. (2007): Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. – *Ecology Letters* 10: 1115–1123.
- SOBERÓN, J. & A. T. PETERSON (2004): Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. – *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359: 689–698.
- SOBERÓN, J. & A. T. PETERSON (2005): Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. – *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- STEINICKE, H., K. HENLE & H. GRUTTKE (2002): *Bewertung der Verantwortlichkeit Deutschlands für die Erhaltung von Amphibien und Reptilienarten*. – Bundesamt für Naturschutz, Bonn - Bad Godesberg.
- STUART, S., J. S. CHANSON, N. A. COX, B. E. YOUNG, A. S. L. RODRIGUES, D. L. FISCHMAN & R. W. WALLER (2004): Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. – *Science* 306: 1783–1786.
- THIESMEIER, B. & U. SCHULTE (2010): *Der Bergmolch*. – Bielefeld (Laurenti).
- THOMAS, C. D., A. CAMERON, R. E. GREEN, M. BAKKENES, L. J. BEAUMONT, Y. C. COLLINGHAM, B. F. N. ERASMUS, M. F. SIQUEIRA, A. GRAINGER, L. HANNAH, L. HUGHES, B. HUNTLEY, A. S. VAN JAARSVELD, G. F. MIDGLEY, L. MILES, M. A. ORTEGA-HUERTA, A. T. PETERSON, O. L. PHILLIPS & S. E. WILLIAMS (2004): Extinction risk from climate change. – *Nature* 427: 145–148.
- THULLER, W., M. B. ARAUJO, R. G. PEARSON, R. J. WHITTAKER, L. BROTONS & S. LAVOREL (2004): Biodiversity conservation: uncertainty in predictions of extinction risk. – *Nature* 430: 1 p following 33; discussion following 33.
- TINGLEY, M. W. & S. R. BEISSINGER (2009): Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. – *Trends in Ecology and Evolution* 24: 625–633.
- TRAVIS, J. M. J. (2003): Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. – *Proceedings of the Royal Society B* 270: 467–473.
- TRYJANOWSKI, P., T. SPARKS, M. RYBACKI & L. BERGER (2006): Is body size of the water frog *Rana esculenta* complex responding to climate change? – *Naturwissenschaften* 93: 110–113.
- VAN DAMME, R., D. BAUWENS, F. BRAÑA & R. F. VERHEYEN (1992): Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. – *Herpetologica* 48: 220–228.

- VIETS, B. E., M. A. EWERT, G. TALENT & C. E. NELSON (1994): Sex-determining mechanisms in squamate reptiles. – *Journal of Experimental Zoology* 270: 45–56.
- WALTHER, G. R., S. BERGER & M. T. SYKES (2005): An ecological »footprint« of climate change. – *Proceedings Biological Science* 272: 1427–1432.
- WALTHER, G. R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T. J. BEEBEE, J. M. FROMENTIN, O. HOEGH-GULDBERG & F. BAIRLEIN (2002): Ecological responses to recent climate change. – *Nature* 416: 389–395.
- WALTHER, G. R., A. ROQUES, P. E. HULME, M. T. SYKES, P. PYSEK, I. KUHN, M. ZOBEL, S. BACHER, Z. BOTTA-DUKAT, H. BUGMANN, B. CZUCZ, J. DAUBER, T. HICKLER, V. JAROSIK, M. KENIS, S. KLOTZ, D. MINCHIN, M. MOORA, W. NENTWIG, J. OTT, V. E. PANOV, B. REINEKING, C. ROBINET, V. SEMENCHENKO, W. SOLARZ, W. THUILLER, M. VILA, K. VOHLAND & J. SETTELE (2009): Alien species in a warmer world: risks and opportunities. – *Trends in Ecology and Evolution* 24: 686–693.
- WANG, G. (2005): Agricultural drought in a future climate: results from 15 global climate models participating in the IPCC 4th assessment. – *Climate Dynamics* 25: 739–753.
- WEINSHEIMER, F., A. A. MENGISTU & D. RÖDDER (2010): Potential distribution of threatened *Leptopelis* spp. (Anura, Arthroleptidae) in Ethiopia derived from climate and land-cover data. – *Endangered Species Research* 9: 117–124.
- WERNER, E. E., R. A. RELYEA, K. L. YUREWICZ, D. K. SKELLY & C. J. DAVIS (2009): Comparative landscape dynamics of two anuran species: climate-driven interaction of local and regional processes. – *Ecological Monographs* 79: 503–521.

Eingangsdatum: 3.12.2009