

## Zu einigen Merkmalen der Wasserfrösche (*Rana* synkl. *esculenta*) des Donau-Deltas

RAINER GÜNTHER, JÖRG PLÖTNER & IMMO TETZLAFF

Mit 8 Abbildungen

### Abstract

Three forms of the *Rana* kl. *esculenta* Synklepton live in the Danube Delta: the lake frog *Rana ridibunda*, the little water or pool frog *Rana lessonae* and their hybrid, the edible frog *Rana* kl. *esculenta*. *R. ridibunda* is distributed in the whole delta in partly high population densities. *R. lessonae* was found only sporadically near the southern border of the delta and on Caraorman island, living there syntopically with *R. ridibunda*; both species even formed mixed calling communities in a flooded area near mile 52 of the Sfintu-Gheorge-stream.

13,6% of the 22 investigated *R. lessonae* individuals differed morphologically from those inhabiting Central Europe. Four of seven *R. kl. esculenta* exhibited similar tendencies. The enzymological, bioacoustic and cytomorphological data however are in good agreement with those found in Central Europe.

Whilst numerous *R. ridibunda* and *R. lessonae* live together in the same habitats only few *R. esculenta*, all males, were found there; the latter ones had extreme disturbances in their fertility. These facts lead to two assumptions: (1) in the Danube Delta *R. kl. esculenta* individuals mainly originate from primary crosses between *R. lessonae* males and *R. ridibunda* females, and (2) the reproductive isolation between *R. lessonae* and *R. ridibunda* is more effective than in Central Europe. The degree of reproductive isolation may be due to a longer time of sympatry in this region than in Central Europe.

Key words: Anura: Ranidae: *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, *Rana* kl. *esculenta*; morphology; chemosystematics; mating calls; erythrocyte size; Danube Delta.

### Problem

Bisher liegen nur wenige Befunde zur Artzugehörigkeit der im Donau-Delta lebenden Wasserfrösche vor. Die von kompetenter Seite vertretene Meinung (MERTENS 1957, FUHN 1960) besagt, daß der Seefrosch, *Rana ridibunda*, und der Teichfrosch *R. kl. esculenta* hier sympatrisch vorkommen. Schlüssige Nachweise des Kleinen Wasserfrosches *Rana lessonae* fehlen in der Literatur (vgl. aber GÜNTHER 1990). Um den Artstatus der im Donau-Delta lebenden Wasserfrösche zu überprüfen, sammelten wir während einer Exkursion durch den südlichen Teil dieses Gebietes von Ende Mai bis Anfang Juni 1987 sowohl Tiere für morpholo-

gische, zytomorphologische und enzymologische Untersuchungen als auch ökologische und bioakustische Daten.

## 1. Elektrophoretische Befunde

Seit den Arbeiten von UZZELL & BERGER (1975), GÜNTHER & HÄHNEL (1976), VOGEL & CHEN (1976, 1977), GRAF et al. (1977) sowie einer Reihe anderer Autoren ist bekannt, daß sich die europäischen Wasserfroschformen deutlich in der elektrophoretischen Mobilität bestimmter Enzyme unterscheiden. Die Analyse dieser Enzyme gestattet in den meisten Fällen eine sichere Artbestimmung auch dann, wenn morphologische Merkmale versagen. Aus diesem Grund sollen die enzymologischen Befunde zuerst vorgestellt werden, die wir bei 26 Individuen (5 *R. ridibunda*, 18 *R. lessonae* und 3 *Rana* kl. *esculenta*) ermittelten.

Die Isolation der Enzyme erfolgte aus der Oberschenkelmuskulatur. Zu diesem Zweck wurden kleine Muskelstücke mit zwei Tropfen Aqua dest. versetzt und mittels eines Glasstabes zermörsert. Dann konnten die im Wasser gelösten Enzyme mit Filterpapierblättchen (FN 14, 5×6 mm) aufgesaugt und in vorgefertigte Schlitze in das Trägergel eingebracht werden.

Die Trennung der Enzyme geschah in 12%igen Stärkegelen (Elektrostarch/Connaught 1:1) in einer horizontalen Elektrophoreseapparatur (Eigenbau) bei 2-4 °C. Die Laufzeit betrug in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit der einzelnen Enzyme 5-7 h. Als Elektrodenpuffer dienten Tris-Citrat-Puffer (134 mM Tris + 43 mM Citrat, pH 7,0 nach SHAW & PRASAD 1970; 220 mM Tris + 90 mM Citrat, pH 6,0 nach HOTZ 1983). Die gleichen Puffer fanden nach entsprechender Verdünnung auch als Gelpuffer Verwendung (pH 7,0: 9 mM Tris + 2,8 mM Citrat, pH 6,0: 7,7 mM Tris + 3 mM Citrat). Nach Abschluß des Trennvorganges wurden von allen Individuen folgende Enzyme dargestellt: Aspartat-Aminotransferase (AAT, EC 2.6.1.1.),  $\alpha$ -Glycerophosphat-Dehydrogenase ( $\alpha$ -GDH, EC 1.1.1.8), Glucosephosphat-Isomerase (GPI, EC 5.3.1.9), Lactat-Dehydrogenase (LDH, EC 1.1.1.27) und Phosphoglucomutase (PGM, EC 2.7.5.1). Bei einigen Individuen analysierten wir außerdem die Isocitrat-Dehydrogenase (IDH-1 u. IDH-2, EC 1.1.1.42) und die Malat-Dehydrogenase (MDH, EC 1.1.1.37). Die Enzyme wurden nach Standardmethoden identifiziert (vgl. SHAW & PRASAD 1970, HARRIS & HOPKINSON 1976, ALLENDORF et al. 1977).

Die gefundenen Allele wurden mit kleinen Buchstaben bezeichnet, wobei das am weitesten in Richtung Anode wandernde Allelprodukt den Buchstaben a erhielt (vgl. HOTZ & UZZELL 1982). Ähnlich wurde auch bei der Benennung der einzelnen Loci verfahren. Derjenige Locus, der das am weitesten in Richtung Anode wandernde Allelprodukt ausbildete, erhielt die Ziffer 1.

### AAT

Zwei Loci (AAT-1 und AAT-2) konnten nachgewiesen werden. Da die Allelprodukte des AAT-1-Locus eine wesentlich höhere Aktivität aufwiesen und sich bestimmte AAT-1-Banden mit den Banden der AAT-2 in den Zymogrammen

überlappten, wurden nur die AAT-1-Elektromorphen bei der Auswertung berücksichtigt.

Am AAT-1-Locus traten zwei Allele auf (a und b), die im homozygoten Zustand (a/a bzw. b/b) jeweils durch eine intensiv gefärbte Bande charakterisiert waren. Im heterozygoten Zustand (a/b) bildet die katodisch wandernde AAT-1 ein Drei-Banden-Muster aus, was durch die Dimerstruktur dieses Enzyms bedingt ist (Abb. 1 a). Die mittlere Bande ist in der Regel am intensivsten gefärbt. Die Zymogramme von Individuen mit zwei a-Allelen zeigten häufig noch eine weitere Bande, die an der gleichen Position wie die b/b-Bande liegt. Diese Bande ist jedoch wesentlich schwächer gefärbt und stellt mit hoher Wahrscheinlichkeit ein Allelprodukt des AAT-2-Locus dar. Da eine intermediär wandernde Bande, wie sie bei a/b-heterozygoten Individuen vorkommt, fehlt, muß angenommen werden, daß zwischen der AAT-1 und der AAT-2 keine oder nur sehr wenige Heterodimere ausgebildet werden.

*R. ridibunda* besaß am AAT-1-Locus ausschließlich das a-, *R. lessonae* nur das b-Allel. Alle untersuchten Teichfrösche waren heterozygot (a/b).

#### AAT-1:

Synonyme für das Allel a: S (UZZELL & BERGER 1975), 100 (GRAF et al. 1977), e (HOTZ 1983)

Synonyme für das Allel b: F (UZZELL & BERGER 1975), 26 (GRAF et al. 1977), 24 (TUNNER 1980), g (HOTZ 1983)

#### $\alpha$ -GDH

Für dieses anodisch wandernde Enzym wurden drei verschiedene Muster nachgewiesen, die auf zwei Allele (a und b) eines Locus zurückgeführt werden können. Im homozygoten Zustand sind sowohl die Elektromorphen des a- als auch des b-Allels durch eine intensiv gefärbte Hauptbande und 1-2 weiter anodisch liegende Subbanden charakterisiert. Bei den Subbanden handelt es sich um Enzym-Puffer-Komplexe, die stets in anodischer Richtung vor dem eigentlichen Allelprodukt liegen (MAYR, mdl. Mitt.). Die heterozygoten a/b-Muster bestanden in der Regel aus vier Banden, wobei die konzentriertesten im Bereich der a/a-Hauptbande sowie zwischen der a/a- und der b/b-Hauptbande lagen (Abb. 1 b). Während alle Seefrösche ausschließlich a-Allele aufwiesen, konnten die untersuchten Kleinen Wasserfrösche an beiden Loci durch den Besitz der langsamer wandernden b-Allele charakterisiert werden. Die heterozygote Kombination a/b trat nur bei *R. kl. esculenta* auf.

#### $\alpha$ -GDH:

Synonyme für das Allel a: F (UZZELL & BERGER 1975), 100 (TUNNER 1980), evtl. 105 (NEVO & FILIPPUCCI 1988)

Synonyme für das Allel b: S (UZZELL & BERGER 1975), 94 (TUNNER 1980), 96 (TUNNER & HEPPICH 1982), 39 (HOTZ & UZZELL 1982), evtl. 100 (NEVO & FILIPPUCCI 1988)

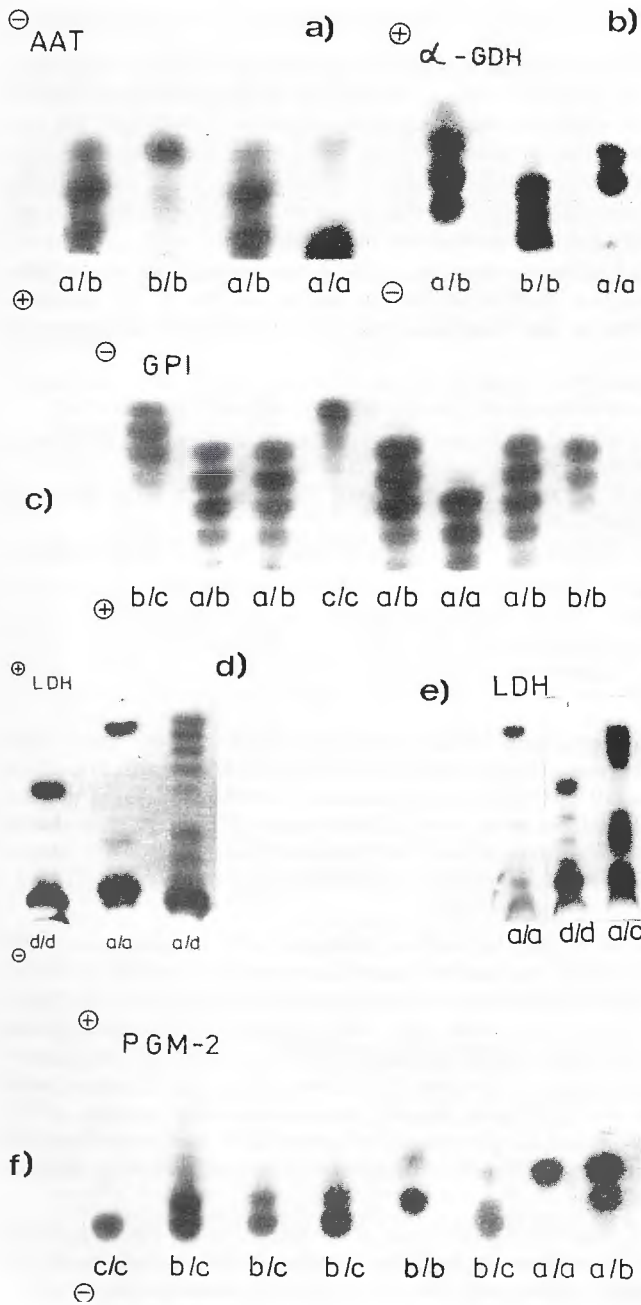


Abb. 1. Zymogramme der untersuchten Enzyme. a) Aspartat-Aminotransferase (AAT). Die Bezeichnungen der Allele beziehen sich auf den AAT-1-Locus; b)  $\alpha$ -Glycerophosphat-Dehydrogenase ( $\alpha$ -GDH); c) Glucosephosphat-Isomerase (GPI); d) und e) Lactat-Dehydrogenase (LDH). Die Bezeichnungen der Allele beziehen sich auf den LDH-1-Locus; f) Phosphoglucomutase (PGM). Die Bezeichnungen der Allele beziehen sich auf den PGM-2-Locus.  
 Zymograms of the analyzed enzymes. a) aspartate aminotransferase (AAT). The designations of the alleles refer to the AAT-1-Locus; b)  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase ( $\alpha$ -GDH); c) glucosephosphate isomerase (GPI); d) and e) lactate dehydrogenase (LDH). The designations of the alleles refer to the LDH-1-Locus; f) phosphoglucomutase (PGM). The designations of the alleles refer to the PGM-2-Locus.

## GPI

Die gefundenen Elektromorphen sprechen für die Existenz von drei Allelen (a, b und c). Homozygote a/a und b/b-Muster bestehen in der Regel aus einer intensiv gefärbten Hauptbande und 1-2 weiter anodisch liegenden Subbanden. Bei der homozygoten Kombination c/c konnten keine Subbanden beobachtet werden. Insgesamt traten drei verschiedene heterozygote Muster auf (a/b, a/c und b/c), die entsprechend der Dimerstruktur der GPI durch drei intensiv gefärbte Banden und 1-2 schwächer gefärbte Subbanden charakterisiert waren (Abb. 1 c).

Während das a-Allel *ridibunda*- und das c-Allel *lessonae*-spezifisch waren, kam das intermediär wandernde b-Allel bei beiden Species vor. Bei *R. kl. esculenta* konnten alle drei Allele in den Kombinationen a/c, b/c und b/b nachgewiesen werden.

### GPI:

Synonyme für das Allel a: S (UZZELL & BERGER 1975), -44 (GRAF & MÜLLER 1979), 96 (TUNNER 1980), 93 (TUNNER & HEPPICH 1982), -48 (HOTZ & UZZELL 1982)

Synonyme für das Allel b: F (UZZELL & BERGER 1975), -100 (GRAF & MÜLLER 1979), 100 (TUNNER 1980), d (HOTZ & UZZELL 1982)

Synonyme für das Allel c: 102 (TUNNER 1980), f (HOTZ & UZZELL 1982), -137 (HOTZ & UZZELL 1982)

## LDH

Wie die Untersuchungen von UZZELL & BERGER (1975), VOGEL & CHEN (1976, 1977), GÜNTHER & HÄHNEL (1976), GRAF et al. (1977), KAWAMURA & NISHIOKA (1979) sowie TUNNER (1979, 1980) zeigten, kommen in der Muskulatur von Wasserfröschen zwei LDH-Isoenzyme vor (LDH-1 und LDH-2). Während der LDH-2-Locus sowohl im intra- als auch im interspezifischen Vergleich monomorph ist und folglich keinen diagnostischen Wert besitzt, wurden für den LDH-1-Locus bisher fünf Allele beschrieben.

Bei den von uns untersuchten Individuen traten am LDH-1-Locus vier Allele auf: a, b, c und d. Insgesamt wurden bei diesem Enzym sechs verschiedene Elektromorphen nachgewiesen, wovon zwei homozygot (a/a und d/d) und vier heterozygot (a/c, a/d, b/d und c/d) waren (vgl. Abb. 1 d und e). Die homozygoten Muster wiesen einzelne intensiv gefärbte Banden im Bereich der Homotetramerzone auf. Bei den heterozygoten Mustern a/c, b/d und a/d konnten entsprechend der Tetramerstruktur der LDH in der Regel 5 Banden beobachtet werden, wobei die langsamste und schnellste die geringsten Farbtintensitäten aufwiesen. Dagegen war bei dem heterozygoten c/d-Muster in dieser Zone eine relativ breite, intensiv gefärbte Bande ausgebildet.

Die Allele a und c sind für *R. ridibunda*, die Allele b und d für *R. lessonae* charakteristisch. Mit Ausnahme des b-Allels konnten alle Allele auch bei *R. kl. esculenta* nachgewiesen werden, und zwar in den Kombinationen a/d und c/d.

#### LDH-1:

Synonyme für das Allel a: R<sub>f</sub>, F<sub>r</sub> (UZZELL & BERGER 1975), LDB<sup>c</sup> (VOGEL & CHEN 1976), LDB<sup>d</sup> (VOGEL & CHEN 1977), 100 (GRAF et al. 1977), B<sup>E</sup> (KAWAMURA & NISHIOKA 1979), 101 (TUNNER 1980), 105 (NEVO & FILIPPUCCI 1988)

Synonyme für das Allel b: L<sub>f</sub>, F<sub>l</sub> (UZZELL & BERGER 1975), LDB<sup>c</sup> (VOGEL & CHEN 1976, 1977), 91 (GRAF et al. 1977), 100 (TUNNER 1980)

Synonyme für das Allel c: R<sub>s</sub>, S<sub>r</sub> (UZZELL & BERGER 1975), LDB<sup>b</sup> (VOGEL & CHEN 1976), 86 (GRAF et al. 1977), B<sup>C</sup> (KAWAMURA & NISHIOKA 1979), 97 (TUNNER & HEPPICH 1982), evtl. 100 (NEVO & FILIPPUCCI 1988)

Synonyme für das Allel d: L<sub>i</sub>, I<sub>l</sub> (UZZELL & BERGER 1975), LDB<sup>a</sup> (VOGEL & CHEN 1976), 75 (GRAF et al. 1977), B<sup>B</sup> (KAWAMURA & NISHIOKA 1979), 95 (TUNNER 1980), e (HOTZ 1983)..

#### PGM

Nach HOTZ (1983) besitzen Wasserfrösche mindestens zwei PGM-Isoenzyme (PGM-1 und PGM-2). Bei der von uns aus der Skelettmuskulatur extrahierten PGM handelt es sich jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit nur um die Allozyme des PGM-2-Locus. Elektromorphen des PGM-1-Locus konnten nicht beobachtet werden.

Drei Allele (a, b, c) der anodisch wandernden monomeren PGM-2 wurden nachgewiesen, wobei drei homozygote (a/a, b/b und c/c) sowie zwei heterozygote (a/c und b/c) Allelkombinationen auftraten. Die homozygoten Muster waren durch eine intensiv gefärbte, relativ breite Hauptbande sowie eine schwächer gefärbte, weiter anodisch liegende Subbande charakterisiert. Bei einigen b/b- und c/c-Zymogrammen traten bis zu drei Subbanden auf. Weiterhin konnten bei nahezu allen c/c- sowie einigen b/b-Zymogrammen eine in bezug zur Hauptbande weiter katodisch liegende Subbande beobachtet werden (Abb. 1 f). Da sich bei den heterozygoten a/c-Mustern die a/a-Hauptbande mit der anodischen Subbande der c/c-Elektromorphen überlappt, ist die a/a-Bande in der Regel intensiver gefärbt als die c/c-Bande.

Während das a- und das c-Allel für *R. ridibunda* kennzeichnend sind, ist das b-Allel für *R. lessonae* spezifisch. Alle untersuchten *R. kl. esculenta*-Individuen besaßen das b- und das c-Allel in der heterozygoten Kombination b/c.

#### PGM-2:

Synonyme für das Allel a: F (UZZELL & BERGER 1975), evtl. I (TUNNER 1980), 100 (TUNNER & HEPPICH 1982), b (HOTZ & UZZELL 1982)

Synonyme für das Allel b: I (UZZELL & BERGER 1975), 100 (TUNNER 1980), c (HOTZ 1983)

Synonyme für das Allel c: S (UZZELL & BERGER 1975), 97 (TUNNER 1980), d (HOTZ & UZZELL 1982), 80 (HOTZ & UZZELL 1982), evtl. 96 (NEVO & FILIPPUCCI 1988).

In Tabelle 1 sind die ermittelten Allelfrequenzen der polymorphen Enzyme dargestellt. Im Gegensatz zu den oben aufgeführten Enzymen waren bei der IDH-1, IDH-2 und MDH keine artspezifischen Differenzen in der elektrophoretischen Mobilität zu verzeichnen, sie besitzen folglich auch keinen diagnostischen Wert.

Species/Klepton	n	AAT-1 Allele		$\alpha$ -GDH Allele		GPI Allele		
		a	b	a	b	a	b	c
<i>Rana ridibunda</i>	5	1,0	—	1,0	—	0,5	0,5	—
<i>Rana lessonae</i>	18	—	1,0	—	1,0	—	0,74	0,26
<i>Rana kl. esculenta</i>	3	0,5	0,5	0,5	0,5	0,33	0,5	0,17

Species/Klepton	n	LDH-1 Allele				PGM-2 Allele		
		a	b	c	d	a	b	c
<i>Rana ridibunda</i>	5	0,6	—	0,4	—	0,6	—	0,4
<i>Rana lessonae</i>	18	—	0,19	—	0,81	—	1,0	—
<i>Rana kl. esculenta</i>	3	0,33	—	0,17	0,5	—	0,5	0,5

Tab. 1. Allelfrequenzen der untersuchten Loci von *R. ridibunda*, *R. lessonae* und *R. kl. esculenta*.

Allele frequencies of the investigated loci of *R. ridibunda*, *R. lessonae* and *R. kl. esculenta*.

## 2. Morphologische Befunde

Von den 36 in 75%igem Ethanol konservierten Individuen wurden folgende morphologische Parameter ermittelt:

- Form des Fersenhöckers,
- Kopf-Rumpf-Länge (KRL),
- Länge des Unterschenkels (Tibia-Länge, UL),
- Länge der 1. Zehe (Digitus primus-Länge, ZL)
- Länge des Fersenhöckers (Callus internus-Länge, HL).

Neben der Form des Fersenhöckers (Abb. 2) erfolgte die Bestimmung des morphologischen Phänotyps vor allem an Hand der Quotienten ZL/HL und UL/HL. Weiterhin wurden der Quotient KRL/UL, die Färbung sowie die absolute Kopf-Rumpf-Länge als diagnostische Merkmale herangezogen.

Während sowohl die Fersenhöckerform als auch die berechneten Quotienten der untersuchten Seefrösche gut mit den bisher vorliegenden Angaben für diese Art übereinstimmten ( $KRL/UL < 2,0$ ;  $UL/HL > 8,5$ ;  $ZL/HL > 2,4$ ; vgl. BERGER 1968, GÜNTHER 1969 a, BLANKENHORN et al. 1971, HEMMER 1977 u. a.), traten unter den 22 untersuchten *R. lessonae* drei Individuen (= 13,6%) auf, deren morphologische Parameter deutlich von den für mitteleuropäische Kleine Wasserfrösche bekannten Werten abwichen. Bei diesen, nach den elektrophoretischen Daten eindeutig als *R. lessonae* determinierten Tieren (Nr. 15, 16 und 34) sind die Quotienten ZL/HL generell größer als 2,2 und UL/HL größer als 8,0 und liegen damit im *esculenta*-spezifischen Bereich (vgl. Tab. 2 sowie Abb. 2a und 3). Besonders

Abb. 2. Fersenhöckerformen von *R. lessonae*, *R. ridibunda* und *R. kl. esculenta* aus dem Donau-Delta.

a: Fersenhöcker einer *R. lessonae*. Der Fersenhöcker zeigt die typische *lessonae*-Form, das Verhältnis ZL/HL liegt auf Grund der relativ langen 1. Zehe im *esculenta*-spezifischen Bereich.

b: Typischer Fersenhöcker einer *R. ridibunda*.

c: *Ridibunda*-ähnlicher Fersenhöcker einer *R. kl. esculenta* (Nr. 4).

d: Typischer Fersenhöcker einer *R. kl. esculenta*.

e: Abnorm gestalteter Fersenhöcker einer *R. lessonae* (Nr. 34).

Forms of the metatarsal tubercle of *R. lessonae*, *R. ridibunda* and *R. kl. esculenta*.

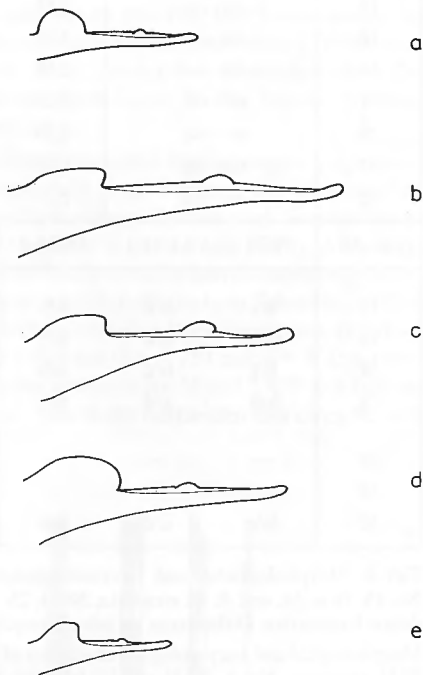
a: Metatarsal tubercle of a *R. lessonae* individual. The shape of the tubercle is typical for *R. lessonae*. Due to the relative size of the first toe the relation ZL/HL has a value characteristic for *R. kl. esculenta*.

b: Typical metatarsal tubercle of *R. ridibunda*.

c: Metatarsal tubercle of a *R. kl. esculenta* individual (No. 4) whose shape is similar to that of *R. ridibunda*.

d: Typical metatarsal tubercle of a *R. kl. esculenta*.

e: Metatarsal tubercle of a *R. lessonae* individual with an abnormal shape (No. 34).



starke Differenzen traten bei Tier Nr. 34 auf, dessen Fersenhöcker extrem klein und darüber hinaus für *R. lessonae* völlig untypisch geformt war (Abb. 2 e).

Die Unterscheidung zwischen den im Donau-Delta lebenden Teich- und Seefröschen wurde dadurch erschwert, daß

1. einige Seefrösche eine grüne Oberseite aufwiesen, die der von *R. lessonae* und *R. kl. esculenta* stark ähnelte und
2. die Körperproportionen einzelner Teichfrösche in dem für *R. ridibunda* typischen Bereich lagen (vgl. Tab. 2).

So war der Quotient UL/HL bei vier Tieren (Nr. 4, 25, 31 und 32) größer als 8,5. Bei zwei Individuen (Nr. 4 und 31) lag der Quotient ZL/HL über 2,5, bei den Tieren Nr. 25 und 31 war der Quotient KRL/UL kleiner als 2,0. Der Fersenhöcker von Tier Nr. 4 zeigte darüber hinaus eine „*ridibunda*-ähnliche“ Form (Abb. 2 c).



Tier-Nr.	Phänotyp	KRL/UL	ZL/HL	UL/HL	AAT-1	$\alpha$ -GDH
15	<i>les.-esc.</i>	2,17	2,22	8,05	b/b	b/b
16	<i>les.-esc.</i>	2,11	2,40	8,12	b/b	b/b
34	<i>les.-esc.</i>	2,18	2,37	8,31	b/b	b/b
4	<i>esc.-rid.</i>	2,01	2,78	8,92	a/b	a/b
25	<i>esc.-rid.</i>	1,99	2,44	9,15	—	—
31	<i>esc.-rid.</i>	1,95	2,73	9,19	—	—
32	<i>esc.-rid.</i>	2,0	2,38	9,29	a/b	a/b

Tier-Nr.	GPI	LDH-1	PGM-2	Bemerkungen
15	b/c	d/d	b/b	—
16	b/b	d/d	b/b	—
34	b/c	b/d	b/b	—
4	b/b	a/d	b/c	kleine gelappte Hoden
25	—	—	—	Hoden ungleichmäßig entwickelt, linker Hoden größer
32	—	—	—	Hoden degeneriert, keine fertilen Spermien
32	b/c	c/d	b/c	sehr kleine Hoden

Tab. 2. Morphologische und enzymologische Merkmale von Wasserfröschen (*R. lessonae*, Nr. 15, 16 u. 34, und *R. kl. esculenta*, Nr. 4, 25, 31 u. 32) aus dem Donau-Delta, die in verschiedenen Parametern Differenzen zu mitteleuropäischen Individuen zeigen.

Morphological and enzymological characters of water frogs (*R. lessonae*, No. 15, 16 and 34, and *R. kl. esculenta*, No. 4, 25, 31 and 32) from the Danube Delta which differ in several parameters from Central European individuals.

Da nicht von allen Teichfröschen elektrophoretische Daten gewonnen werden konnten, *R. kl. esculenta* aber häufig Fertilitätsstörungen aufweist (GÜNTHER 1969 a, 1970, 1973, 1975 a, KAWAMURA & NISHIOKA 1986), erfolgte die Determination des Phänotyps zusätzlich nach Fertilitätskriterien (Form und Größe der Hoden, Vorhandensein lebender Spermien). Im Gegensatz zu *R. lessonae* und *R. ridibunda*, deren Hoden in der Regel gleichmäßig strukturiert und annähernd gleich groß sind sowie zahlreiche Spermien enthalten (Abb. 4), sind bei *R. kl. esculenta* häufig ein oder beide Hoden atrophiert sowie rundlich oder ungleichmäßig geformt (Abb. 5). Oftmals enthalten solche Hoden nur wenige lebensfähige Spermien. Diese Verhältnisse trafen auch für die drei Wasserfroschformen aus dem Donau-Delta zu.

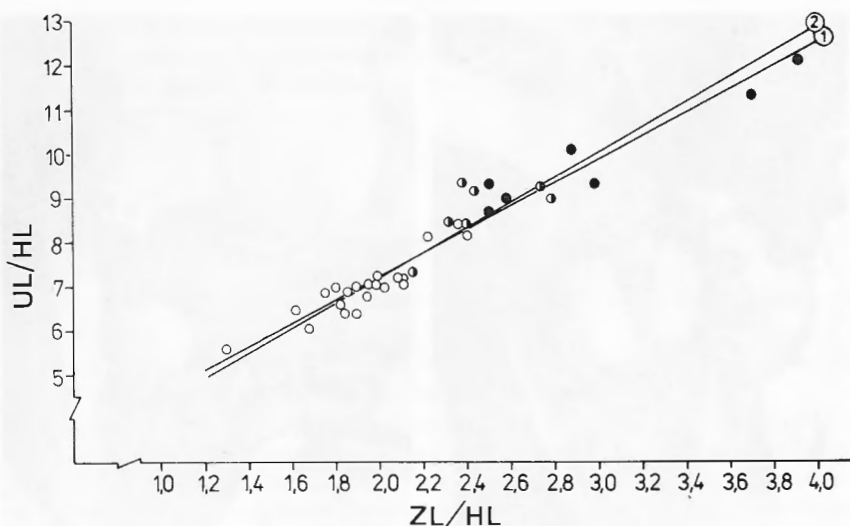


Abb. 3. Beziehung zwischen den Quotienten UL/HL und ZL/HL bei Wasserfröschen aus dem Donau-Delta.

● — *R. ridibunda*, ● — *R. kl. esculenta*, ○ — *R. lessonae*.

Relation between the parameters UL/HL and ZL/HL in water frogs from the Danube Delta.

### 3. Erythrozytengröße

Nach den Ergebnissen einer Reihe von Autoren (u. a. UZZELL & BERGER 1975, GÜNTHER 1970, 1975b, 1983, HEMMER 1977, GÜNTHER & HÄHNEL 1976, GÜNTHER et al. 1979, EIKHORST 1984, REGNIER & NEVEU 1986) ist ein beträchtlicher Teil der Teichfrösche in verschiedenen Gebieten Mitteleuropas triploid, d. h. ihre somatischen Zellen enthalten drei Chromosomensätze ( $3n=39$ ). Triploide Seefrösche und triploide Kleine Wasserfrösche wurden dagegen in der Natur noch nicht nachgewiesen.

Um den Ploidiegrad der Wasserfrösche des Donau-Deltas zu prüfen, wurden von allen Tieren Erythrozyten vermessen, da zwischen den Erythrozytengrößen (Länge und Fläche) diploider und triploider Individuen signifikante Unterschiede bestehen (vgl. UZZELL & BERGER 1975, GÜNTHER 1977). Zu diesem Zweck wurde jedem Individuum ein Tropfen Blut aus der Vena abdominalis entnommen, auf einem Objektträger ein Ausstrich angefertigt und dieser an der Luft getrocknet. Pro Ausstrich wurden die Länge (L) und Breite (B) von 30 reifen, ellipsenförmigen Erythrozyten unter 1 600facher Vergrößerung mit einem Meßokular gemessen und deren Fläche (A) nach der Formel

$$A = L \cdot B \cdot \pi / 4 \quad \text{berechnet.}$$

Tabelle 3 enthält eine Übersicht über die Variationsbreiten und die arithmetischen Mittel der mittleren Erythrozytenlängen, -breiten und -flächen von 6 See-



Abb. 4. Geöffnetes *R. lessonae*-Männchen. Beide Hoden (Pfeile) sind oval geformt und gleichmäßig strukturiert.

*R. lessonae* male opened. Both testicles (arrows) are ovally shaped and have a uniform structure.



Abb. 5. *R. kl. esculenta*-Männchen, eröffnet von der Bauchseite. Der rechte Hoden ist atrophiert, der linke normal (Pfeile).

*R. kl. esculenta* male opened through belly. The right testicle is atrophic, the left normal (arrows).

Species/Klepton	n	$\bar{x}_L$ ( $\mu\text{m}$ )	$\bar{x}_B$ ( $\mu\text{m}$ )	$\bar{x}_A$ ( $\mu\text{m}^2$ )
<i>Rana ridibunda</i>	6	20,6—22,7 (21,93)	13,3—14,1 (13,63)	213,8—251,0 (235,24)
<i>Rana lessonae</i>	22	19,8—23,2 (20,99)	12,3—15,9 (13,74)	206,6—289,5 (227,08)
<i>Rana kl. esculenta</i>	7	19,8—21,8 (20,92)	12,9—13,9 (13,49)	207,2—237,8 (222,27)

Tab. 3. Variationsbreiten und arithmetische Mittel (in Klammern) der mittleren Erythrozytenlängen ( $\bar{x}_L$ ), -breiten ( $\bar{x}_B$ ) und -flächen ( $\bar{x}_A$ ) der untersuchten Wasserfroschformen.

Variation ranges and mean of means (in brackets) of erythrocyte length ( $\bar{x}_L$ ), -width ( $\bar{x}_B$ ) and -area ( $\bar{x}_A$ ) of the investigated water frog forms.

fröschen, 22 Kleinen Wasserfröschen und 7 Teichfröschen. In den Parametern mittlere Erythrozytenlänge, -breite und -fläche konnten zwischen den einzelnen Formen keine statistisch signifikanten Differenzen nachgewiesen werden. Alle Individuen waren diploid.

#### 4. Bioakustische Befunde

Neben morphologischen, serologischen und enzymologischen Merkmalen erwiesen sich die Rufe, insbesondere die Paarungsrufe, der europäischen Wasserfrösche als taxonomisch relevant (vgl. GÜNTHER 1969 b, WAHL 1969, SCHNEIDER 1973 u. a.).

Der „keckernde“ Paarungsruf von *R. ridibunda* ist völlig anders strukturiert als die „schnarrenden“ Rufe von *R. lessonae* und *R. kl. esculenta*.

In Tabelle 4 sind Werte für einige Parameter von 45 am 27. 5. 1987 in der Nähe des Sfintu-Gheorghe-Stromes bei Meile 52 mit einem Tonbandgerät UHER Report 4200 IC (Bandgeschwindigkeit 19 cm/s) bei 18 °C Wassertemperatur aufgenommenen Paarungsrufen von *Rana ridibunda* aufgeführt. Der Vergleich dieser Paarungsrufe mit denen von Seefröschen aus verschiedenen anderen Teilen des Areals dieser Art (Tab. 5) zeigt, daß die Zahl der Impulsgruppen pro Ruf im Mittel größer als bei nordgriechischen und südjugoslawischen und geringer als bei israel-

Parameter	n	$x_{\min}$	$\bar{x} \pm s$	$x_{\max}$
Rufdauer (ms)	45	300	626,0 $\pm$ 21,71	1 140
Rufdauer bei 3 Impulsgruppen (ms)	5	300	350,0 $\pm$ 33,16	390
Rufdauer bei 4 Impulsgruppen (ms)	25	360	526,8 $\pm$ 60,19	580
Rufdauer bei 5 Impulsgruppen (ms)	7	650	732,8 $\pm$ 46,08	780
Rufdauer bei 8 Impulsgruppen (ms)	4	1 000	1 055,0 $\pm$ 59,72	1 140
Impulsgruppen/Ruf	45	3	4,84 $\pm$ 1,858	11
Impulsgruppendauer (ms)	235	30	71,4 $\pm$ 17,16	120
Dauer der Impulsgruppenperiode (ms)	186	70	143,7 $\pm$ 27,58	200
Abstand zwischen 2 Rufen (ms)	45	480	1 736,7 $\pm$ 521,71	2 660

Tab. 4. Verschiedene Parameter der Rufe eines *R.-ridibunda*-Männchens aus dem Donau-Delta (Sfintu-Gheorghe-Strom, Meile 52). n: Anzahl der Meßwerte;  $x_{\min}$ : Minimum,  $\bar{x}$ : arithmetisches Mittel, s: Standardabweichung,  $x_{\max}$ : Maximum.

Different parameters of the calls of one *R. ridibunda* male from the Danube Delta (Sfintu-Gheorghe-stream, mile 52). n: number of measurements,  $x_{\min}$ : minimum,  $\bar{x}$ : arithmetical mean, s: standard deviation,  $x_{\max}$ : maximum.

lischen und westtürkischen Fröschen ist. Dabei muß jedoch berücksichtigt werden, daß die diesbezüglichen Werte für die Individuen aus dem Donau-Delta und Nord-Griechenland als arithmetische Mittel berechnet wurden, während die Berechnungen der Werte für die israelischen und westtürkischen Seefrösche an Hand von Regressionsgleichungen erfolgten (vgl. NEVO & SCHNEIDER 1983, KUHN & SCHNEIDER 1984, SCHNEIDER & SOFIANIDOU 1985, SCHNEIDER & JOERMANN 1988, JOERMANN et al. 1988).

Die hohe Variabilität des Parameters Rufdauer erschwert einen direkten Vergleich zwischen den Rufen von Individuen verschiedener Populationen. Bei den rumänischen Fröschen war die Dauer der aus drei oder vier Impulsgruppen bestehenden Rufe im Mittel geringer als bei nordgriechischen und südjugoslawischen Individuen. Bei Rufen, die aus fünf Impulsgruppen bestanden, war dagegen eine gute Übereinstimmung in diesem Parameter zu verzeichnen. In den Parametern Impulsgruppendauer und Dauer der Impulsgruppenperiode wiesen die Seefrösche aus dem Donau-Delta signifikant größere Werte auf als die israelischen und westtürkischen. Im Vergleich zu nordgriechischen und südjugoslawischen Individuen sind etwas geringere Werte zu verzeichnen.

Abbildung 6 zeigt ein Sonagramm eines typischen Paarungsrufes einer *R. ridibunda* aus dem Donau-Delta. Im Frequenzbereich von 0,08-8 kHz treten fünf Energiemaxima auf, das erste Maximum liegt zwischen 250 und 375 Hz, das zwei-

Parameter	Nord-Griechenland	Süd-Jugoslawien	Israel	West-Türkei
Impulsgruppen/Ruf	4,05 ± 0,64	3,55 ± 0,48	9	8,1
Rufdauer (ms)	616,45	640,0	—	609,3 ± 101,4
Rufdauer bei 3 Impulsgruppen (ms)	450,0	455,17	—	—
Rufdauer bei 4 Impulsgruppen (ms)	611,2	612,56	—	—
Rufdauer bei 5 Impulsgruppen (ms)	769,8	711,62	—	—
Rufdauer bei 8 Impulsgruppen (ms)	—	937,7	—	—
Impulsgruppendauer (ms)	88,49	99,12 79,21	41,04	42,36
Dauer der Impulsgruppenperiode (ms)	174,12	157,98	65,39	81,78

Tab. 5: Parameter von *ridibunda*-Rufen bei 18 °C Wassertemperatur aus verschiedenen Teilen des Areals. Angaben nach NEVO & SCHNEIDER (1983), KUHN & SCHNEIDER (1984), SCHNEIDER & SOFIANIDOU (1985), SCHNEIDER & JOERMANN (1988) und JOERMANN et al. (1988).

Parameters of *ridibunda* calls from different parts of the species area (water temperature 18 °C). Data according to: see german text.

te zwischen 1 900 und 1 950 Hz, das dritte zwischen 3 500 und 4 000 Hz, das vierte zwischen 5 500 und 5 700 Hz und das fünfte Maximum zwischen 7 300 und 7 700 Hz. Weitere Energiemaxima liegen zwischen 9 000 und 9 500 Hz, zwischen 11 000 und 11 500 Hz, bei ca. 13 000 Hz und bei 15 000 Hz. Die Bestimmung der Energiemaxima erfolgte an Hand von Amplitudenspektrogrammen (TEMBROCK, unveröffentlicht). Nach SCHNEIDER (mdl. Mitt.) endet bei Wasserfröschen der Hörbereich bei circa 6 000 Hz, so daß die oberhalb dieses Wertes liegenden Maxima biologisch nicht relevant sein dürften.

Die ebenfalls bei Meile 52 unter den oben genannten Bedingungen aufgenommenen Paarungsrufe von *R. lessonae* stimmen in ihrer Struktur im wesentlichen mit den Paarungsrufen mitteleuropäischer Individuen überein (vgl. SCHNEIDER et al. 1979, RADWAN & SCHNEIDER 1988, SCHNEIDER & JOERMANN 1988). Allerdings wurde mit den uns zur Verfügung stehenden Analysetechniken (computergestützte Analyse mittels Sound-Sampler, Analyse mittels technischem Schnellschreiber TSS-101) keine klare Unterteilung der Rufe in einzelne Impulsgruppen sichtbar. Die Rufdauer variierte zwischen 300 und 1 660 ms ( $\bar{x} = 1\,251$  ms,  $s = \pm 255,1$  ms,  $n = 66$ ), die Pausen zwischen den Einzelrufen betragen im Mittel  $2\,479 \pm 1\,004$  ms ( $n = 59$ ,  $x_{\min} = 1\,040$  ms,  $x_{\max} = 5\,680$  ms). Die Rufe bestanden aus circa 90-140 Einzelimpulsen.

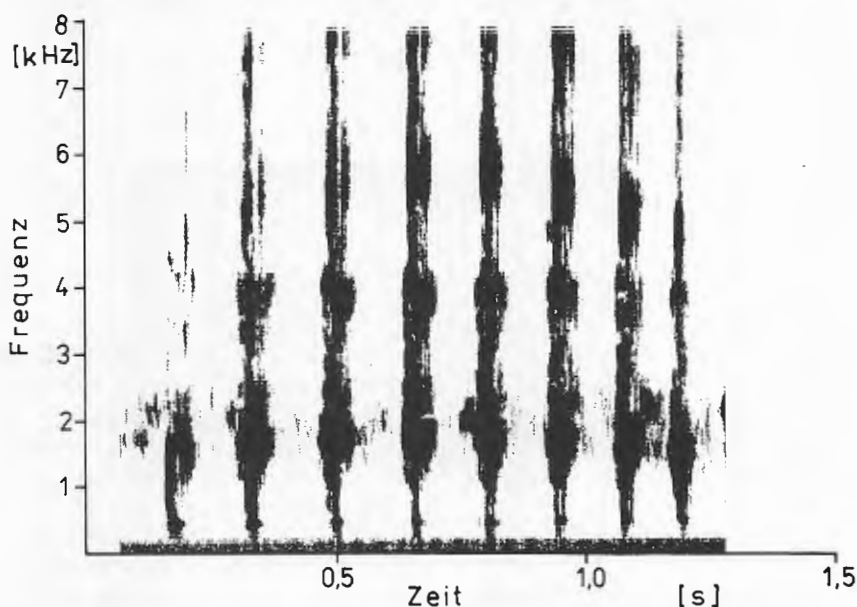


Abb. 6. Sonagramm eines Paarungsrufes von *R. ridibunda*, aufgenommen im Donau-Delta bei einer Wassertemperatur von 18 °C.

Sonagram of a mating call of *R. ridibunda*, recorded in the Danube Delta at a water temperature of 18 °C.

Das Frequenz-Spektrum der Schallenergie weist ein Maximum im Bereich zwischen 2 100 und 2 500 Hz auf (Abb. 7).

## 5. Ökologische Befunde

Hält man sich das Areal von *R. ridibunda* vor Augen, so liegt das Donau-Delta nahe dem Arealzentrum und sollte der Art folglich optimale ökologische Bedingungen bieten. Die hohe Zahl der im Donau-Delta lebenden Seefrösche bestätigt diese Vermutung. *R. ridibunda* kommt hier in den unterschiedlichsten Gewässern vor, so in Kanälen, Flußläufen, größeren und kleineren Seen, mit *Phragmites* und *Typha* bestandenen Verlandungszonen, überschwemmten Wiesen sowie in Tümpeln, Weihern und Gräben auf Inseln innerhalb des Deltas und in dessen Nachbarschaft.

Im Gegensatz zu *R. ridibunda* lebt *R. lessonae* im Donau-Delta am südöstlichen Rand des Artareals (vgl. GÜNTHER 1990). Sie ist hier auch wesentlich seltener und offenbar auch ökologisch weniger plastisch als *R. ridibunda*. Wir fanden diese Art hauptsächlich auf und an überschwemmten Weideflächen sowie in Wiesenweihern am südlichen Rand des Deltas und in ebensolchen Habitaten auf der Insel Carorman (vgl. Abb. 8). Sie lebte hier syntop mit *R. ridibunda*, wobei sie auf einer Überschwemmungsfläche bei Meile 52 sogar gemischte Rufgesellschaften mit Seefröschen bildete.

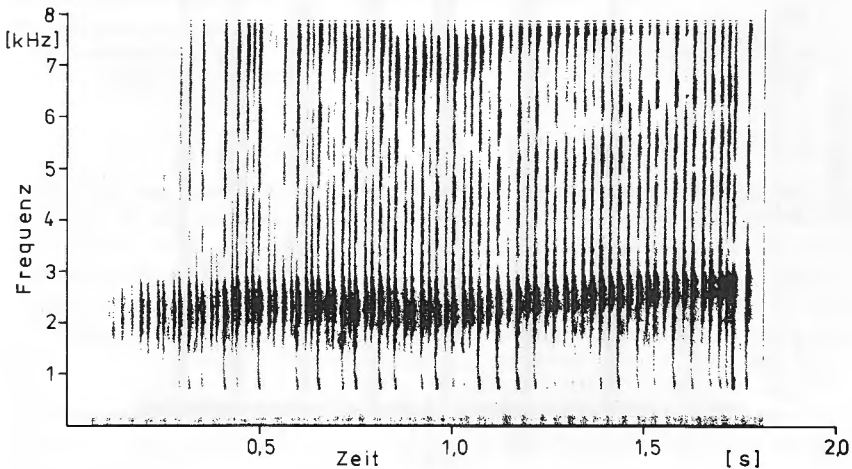


Abb. 7. Sonagramm eines Paarungsrufes von *R. lessonae*, aufgenommen im Donau-Delta bei einer Wassertemperatur von 18 °C.

Sonagram of a mating call of *R. lessonae*, recorded in the Danube Delta at a water temperature of 18 °C.





Abb. 8. Das südliche Donau-Delta bei Meile 52, Lebensraum einer Rufgemeinschaft bestehend aus *R. ridibunda*, *R. lessonae* und *R. kl. esculenta*.

The southern Danube Delta near mile 52, the living place of a calling community consisting of *R. ridibunda*, *R. lessonae* and *R. kl. esculenta*.

In den Habitaten, in denen Seefrösche und Kleine Wasserfrösche gemeinsam vorkamen, fanden wir auch einige Teichfrösche. In der etwa 60 Individuen umfassenden Rufgesellschaft auf der Überschwemmungsfläche bei Meile 52 betrug die Relation *ridibunda* : *lessonae* : *esculenta* etwa 6 : 3 : 1. Während von *R. lessonae* und *R. ridibunda* auch Weibchen auftraten, konnten wir keine *R. kl. esculenta*-Weibchen nachweisen.

## 6. Schlußbemerkungen

Die enzymologischen, morphologischen und bioakustischen Befunde zeigen deutlich, daß im Donau-Delta neben den hier quantitativ dominierenden Seefröschen auch Kleine Wasserfrösche und Teichfrösche vorkommen. Während die enzymologischen Daten keine Hinweise auf Introgressionsvorgänge von *lessonae*-Genen in den *ridibunda*-Genpool und umgekehrt sowie Rekombinationen innerhalb des *lessonae*- und/oder *ridibunda*-Genoms bei den untersuchten Teichfröschen ergaben, könnten bestimmte morphologische Befunde als Introgression von *R.-ridibunda*-Genen in den Genpool von *R. lessonae* interpretiert werden. Voraussetzung dafür wäre das Auftreten von Teichfröschen, die rekombinierte Gameten bilden, und die sich erfolgreich mit *R. lessonae* rückkreuzen können. Da jedoch neben den drei Kleinen Wasserfröschen mit extrem kleinen Fersenhöckern



auch viele der übrigen Tiere relativ kürzere und flachere Fersenhöcker als mittel- und nordeuropäische Individuen zeigten, könnten diese Differenzen auch auf einem intraspezifischen Polymorphismus und nicht auf Introgressionsprozessen beruhen. Die Frage, ob die im Vergleich zu mitteleuropäischen Individuen bei *R. lessonae* und zum Teil auch bei *R. kl. esculenta* zu verzeichnenden Differenzen in der Ausbildung einzelner Merkmale auf Introgressionsvorgänge, ein klines Merkmalsgefälle oder die im Donau-Delta herrschenden ökologischen Bedingungen zurückzuführen sind, muß zur Zeit noch unbeantwortet bleiben.

Interessanterweise leben *R. lessonae* und *R. ridibunda* an verschiedenen Stellen im Donau-Delta syntop, was in Mitteleuropa nur ausnahmsweise vorkommt. Die relative Seltenheit von *R. kl. esculenta* bei gleichzeitigem Vorkommen zahlreicher Seefrösche und Kleiner Wasserfrösche spricht dafür, daß zwischen den im Donau-Delta lebenden Wasserfroschformen offenbar effektivere reproduktive Isolationsmechanismen ausgebildet sind als in Mitteleuropa. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ist noch ungeklärt, ob diese mehr in der prä- oder postzygoten Phase liegen. Neben der geringeren Spermienproduktion der *R.-kl.-esculenta*-Männchen sind wahrscheinlich auch postzygot wirkende Isolationsmechanismen (Vitalitätsschwächen der *esculenta*-Individuen?) ausgeprägt. Die wirksamere reproduktive Isolation der Wasserfroscharten im Donau-Delta könnte damit zusammenhängen, daß *R. ridibunda* und *R. lessonae* dort schon wesentlich länger sympatrisch leben und effektivere Antihybridisationsmechanismen entwickelt haben als in Mitteleuropa.

Die ermittelten Zahlenverhältnisse *ridibunda* : *lessonae* : *esculenta* legen die Vermutung nahe, daß die im Donau-Delta lebenden Teichfrösche hauptsächlich aus Primärbastardierungen (*R.-lessonae*-Männchen x *R.-ridibunda*-Weibchen) hervorgehen. Leider lassen die vorliegenden Daten keine schlüssigen Beweise zu. Der Grund für das abweichende Geschlechterverhältnis bei *R. lessonae* (20 Männchen und 2 Weibchen) und *R. kl. esculenta* (7 Männchen, keine Weibchen) muß ebenfalls noch offen bleiben.

#### Danksagung

An dieser Stelle möchten wir Herrn Prof. Dr. G. TEMBROCK und Herrn Dr. K.-H. FROMM-HOLD (Berlin) für die umfangreiche Hilfe und Unterstützung bei der Auswertung der bioakustischen Daten recht herzlich danken. Unser Dank gilt auch Frau V. HEINRICH und Frau K. PLÖTNER für die Durchführung technischer Arbeiten. Weiterhin danken wir Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER (Bonn) für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

#### Zusammenfassung

Im Donau-Delta (Rumänien) kommen die zum *Rana kl. esculenta*-Synklepton gehörenden Arten *R. ridibunda* und *R. lessonae* sowie die hybride *R. kl. esculenta* vor. Während *R. ridibunda* im gesamten Delta hohe Populationsdichten erreicht, konnte *R. lessonae* nur sporadisch am südlichen Rand des Deltas und auf der Insel Caraoorman nachgewiesen werden. Sie lebte hier syntop mit *R. ridibunda* und bildete auf einer Überschwemmungsfläche bei Meile 52 am Sfintu-Gheorghe-Strom sogar gemischte Rufgesellschaften mit Seefröschen. 13,6% der untersuchten *R.-lessonae*-Individuen zeigten Abweichungen von den für mitteleuropäische Kleine Wasserfrö-

sche typischen Werten bestimmter morphologischer Parameter. Vier von sieben untersuchten Teichfröschen wiesen ebensolche Differenzen auf. Die ermittelten enzymologischen, bioakustischen und zytomorphologischen Daten stimmen dagegen gut mit den für mitteleuropäische Individuen vorliegenden Befunden überein.

Teichfrösche (ausschließlich Männchen) traten sehr selten auf, obwohl zahlreiche Seefrösche und Kleine Wasserfrösche im gleichen Habitat vorkamen; deshalb und auf Grund ihrer extremen Fertilitätsstörungen wird vermutet, daß die im Donau-Delta lebenden Teichfrösche hauptsächlich aus Primärbastardierungen *R. ridibunda*-Weibchen x *R. lessonae*-Männchen hervorgehen. Daß zwischen *R. lessonae* und *R. ridibunda* hier die reproduktive Isolation effektiver ist als in Mitteleuropa, kann darauf beruhen, daß hier die Arten länger sympatrisch leben als in Mitteleuropa.

#### Schriften

- ALLENDORF, F. W., N. MITCHEL, N. RYMAN & G. STAHL (1977): Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): detection and interpretation from population data. — *Hereditas*, Lund, **86**: 179-190.
- BERGER, L. (1968): Morphology of F1 generation of various crosses within *Rana esculenta*-complex. — *Acta Zool. Cracoviensia*, Krakow, **13** (13): 301-324.
- BLANKENHORN, H. J., H. HEUSSER & P. VOGEL (1971): Drei Phänotypen von Grünfröschen aus dem *Rana esculenta*-Komplex in der Schweiz. — *Revue suisse Zool.*, Genf, **78**: 1242-1247.
- EIKHORST, R. (1984): Untersuchungen zur Verwandtschaft der Grünfrösche. Verbreitung, Struktur und Stabilität von reinen *esculenta*-Populationen. — Diss., Universität Bremen, 154 S.
- FUHN, I. E. (1960): Amphibia. — *Fauna Rep. Pop. Romine*, Bukarest, **14**(1): 1-288.
- GRAF, J. D. & W. P. MÜLLER (1979): Experimental gynogenesis provides evidence of hybridogenetic reproduction in the *Rana esculenta* complex. — *Experientia*, Basel, **35**(12): 1574-1576.
- GRAF, J. D., F. KARCH & M. C. MOREILLON (1977): Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: A new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. — *Experientia*, Basel, **33**(12): 1582-1584.
- GÜNTHER, R. (1969 a): Untersuchungen zum Artproblem an europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). — Diss. A. Humboldt-Universität zu Berlin, 135 S.
- (1969 b): Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). — *Forma et functio*, Braunschweig, **1**(3): 263-284.
- (1970): Der Karyotyp von *Rana ridibunda* PALL. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia). — *Biol. Zbl.*, Leipzig, **89**(3): 327-342.
- (1973): Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünfröschen und den Bastardcharakter von *Rana esculenta* L. (Anura). — *Zool. Anz.*, Leipzig, **190** (3/4): 250-285.
- (1974): Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR. — *Mitt. Zool. Mus.*, Berlin, **50**(2): 287-298.
- (1975 a): Untersuchungen der Meiose bei Männchen von *Rana ridibunda* PALL., *Rana lessonae* CAM. und der Bastardform „*Rana esculenta*“ L. (Anura). — *Biol. Zbl.*, Leipzig, **94**(3): 277-294.
- (1975 b): Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, „*Rana esculenta*“ L., in der DDR (Anura, Ranidae). — *Mitt. Zool. Mus.*, Berlin, **51**(1): 146-158.
- (1977): Die Erythrozytengröße als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrösche, *Rana „esculenta“* L. (Anura). — *Biol. Zbl.*, Leipzig, **96**(4): 457-466.
- (1983): Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta* Synkleptons (Anura, Ranidae). — *Zool. Anz.*, Jena, **211**(1/2): 43-54.

- (1990): Die Wasserfrösche Europas. — Die Neue Brehm Bücherei, Wittenberg-Lutherstadt (A. Ziemsen Verlag), 288 S.
- GÜNTHER, R. & S. HÄHNEL (1976): Untersuchungen über den Genfluß zwischen *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* sowie die Rekombinationsrate bei der Bastardform *Rana „esculenta“* (Anura, Ranidae). — Zool. Anz., Jena, 197(1/2): 23-38.
- GÜNTHER, R., T. UZZELL & L. BERGER (1979): Inheritance patterns in triploid *Rana „esculenta“* (Amphibia, Salientia). — Mitt. Zool. Mus., Berlin, 55(1): 35-57.
- HARRIS, H. & D. A. HOPKINSON (1976): Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. — Amsterdam — Oxford (North-Holland Publishing Comp.), New York (American Elsevier Publishing Company, Inc.).
- HEMMER, H. (1977): Studien an einer nordwestdeutschen Grünfroschpopulation als Beitrag zur Bestimmungsproblematik und zur Rolle der Selektion im *Rana esculenta*-Komplex. — Salamandra, Frankfurt, 13(3/4): 166-173.
- HOTZ, H. J. (1983): Genetic diversity among water frog genomes inherited with and without recombination. — Diss., Universität Zürich, 136 S.
- HOTZ, H. J. & T. UZZELL (1982): Biochemically detected sympatry of two water frog species: two different cases in the Adriatic Balkans (Amphibia, Ranidae). — Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 134: 50-79.
- JOERMANN, G., I. BARAN & H. SCHNEIDER (1988): The mating call of *Rana ridibunda* (Amphibia: Anura) in western Turkey: bioacoustic analysis and taxonomic consequences. — Zool. Anz., Jena, 220(5/6): 225-232.
- KAWAMURA, T. & M. NISHIOKA (1986): Hybridization experiments among *Rana lessonae*, *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*, with special reference to hybridogenesis. — Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ. 8: 117-271.
- KUHN, B. & H. SCHNEIDER (1984): Mating and territorial calls of the frog *Rana ridibunda* and their temperature-dependent variability. — Zool. Anz., Jena, 212(5/6): 273-305.
- MERTENS, R. (1957): Tierleben im Donau-Delta. 1. Lurche und Kriechtiere. — Natur und Volk, 87: 160-168.
- NEVO, E. & M. G. FILIPPUCCI (1988): Genetic differentiation between Israeli and Greek populations of the marsh frog, *Rana ridibunda*. — Zool. Anz., Jena, 221(5/6): 418-424.
- NEVO, E. & H. SCHNEIDER (1983): Structure and variation of *Rana ridibunda* mating call in Israel (Amphibia: Anura). — Israel J. Zool., Jerusalem, 32(1): 45-60.
- RADWAN, N. M. M. & H. SCHNEIDER (1988): Social behaviour, call repertory and variation in the calls of the pool frog, *Rana lessonae* (Anura: Ranidae). — Amphibia-Reptilia, Leiden, 9 (4): 329-351.
- REGNIER, V. & A. NEVEU (1986): Structures spécifiques des peuplements en grenouilles du complexe *Rana esculenta* de divers milieux de l'Ouest de la France. — Acta Oecologica/Oecol. Applic., Montreuil, 7(1): 3-26.
- SCHNEIDER, H. (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). — Bonn. Zool. Beitr., Bonn, 24(1/2): 51-61.
- SCHNEIDER, H. & G. JOERMANN (1988): Mating calls of water frogs (Ranidae) from lake Skutari, Yugoslavia, and the relationship to water frogs of other regions. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., Hamburg u. Berlin, 26(4): 261-275.
- SCHNEIDER, H. & T. S. SOFIANIDOU (1985): The mating call of *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) in northern Greece as compared with those of Yugoslavian and Israeli populations: proposal of a new subspecies. — Zool. Anz., Jena, 214(5/6): 309-319.
- SCHNEIDER, H., H. G. TUNNER & W. HÖDL (1979): Beitrag zur Kenntnis des Paarungsrufes von *Rana lessonae* CAMERANO, 1882 (Anura, Amphibia). — Zool. Anz., Jena, 202(1/2): 20-28.
- SHAW, C. R. & R. PRASAD (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes. — Biochemical Genetics, New York, 4: 297-320.

- TUNNER, H. G. (1979): The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homo-  
typic crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*. — Mitt. Zool. Mus., Berlin, 55(1):  
89-109.
- (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen  
Mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*). — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.,  
Hamburg u. Berlin, 18(4): 257-297.
- TUNNER, H. G. & S. HEPPICH (1982): A genetic analysis of water frogs from Greece: evidence for  
the existence of a cryptic species. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., Hamburg u. Berlin,  
20(3): 209-223.
- UZZELL, T. & L. BERGER, (1975): Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*,  
and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*. — Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia,  
127(2): 13-24.
- VOGEL, P. & P. S. CHEN (1976): Genetic control of LDH isozymes in the *Rana esculenta* com-  
plex. — Experientia, Basel, 32(3): 304-307.
- (1977): A further study of LDH isozymes in the *Rana esculenta* complex. — Experientia,  
Basel, 33(10): 1285-1287.
- WAHL, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). —  
Oecologia, Berlin, 3: 14-55.

Eingangsdatum: 25. Mai 1990

Verfasser: Dr. sc. RAINER GÜNTHER, Dr. JÖRG PLÖTNER, IMMO TETZLAFF, Museum für  
Naturkunde, Zoologisches Museum, Humboldt-Universität zu Berlin, Invalidenstraße 43,  
D (O)-1040 Berlin.