

Paarungsruf und systematischer Status des tyrrhenischen Laubfrosches aus dem *Hyla arborea*-Komplex

HANSJÜRG HOTZ

Mit einer Abbildung

Die paläarktischen Laubfrösche des *Hyla arborea*-Komplexes bewohnen ein ausgedehntes Areal von Madeira und den Kanarischen Inseln im Westen bis nach China und Japan im Osten. Die westliche Randform des Komplexes, *Hyla meridionalis* BOETTGER, wurde bisher (zum Beispiel MERTENS & WERMUTH 1960) meist als Subspecies zu *Hyla arborea* (LINNÆUS) gestellt. In neuerer Zeit postulierten mehrere Autoren (CHAPLIN & LESTER 1954, PARKER 1956, PAILLETTE 1967, BONS 1967, SCHNEIDER 1968) den Species-Charakter von *Hyla meridionalis*. Taxonomische Unterschiede zu *Hyla arborea* bestehen in der Adultmorphologie (zum Beispiel BEDRIAGA 1891, BOULENGER 1910, SCHREIBER 1912, CHAPLIN & LESTER 1954), in der Larvalmorphologie (SCHREIBER 1912), in den Paarungsrufen (CHAPLIN & LESTER 1954, PAILLETTE 1967, 1969, SCHNEIDER 1968) und in den Serumproteinen (FLINDT, HEMMER & JAEGER 1968). Die beiden Formen kommen in Südfrankreich (Gironde: PAILLETTE 1967; unteres Rhônetal: KLEMMER, pers. Mitt.) und in Spanien (Sierra de Guadarrama n. Madrid: KLEMMER, pers. Mitt.) sympatrisch ohne Hybridisierung vor, so daß an ihrer spezifischen Trennung kein Zweifel besteht. Bei künstlichen Kreuzungen (KNOEPFFLER in PAILLETTE 1967; HÉRON ROYER, zit. nach PAILLETTE 1967) ist die genetische Kompatibilität deutlich verringert.

Da also *Hyla arborea* und *Hyla meridionalis* zwei Species sind, erhebt sich die Frage nach dem Status der übrigen westmediterranen Formen des *Hyla arborea*-Komplexes. In der Tyrrhenis, nämlich auf Korsika, Sardinien und zwei Inseln des Toskanischen Archipels (Elba und Capraia), lebt ein kleinwüchsiger Laubfrosch, der früher meist zur nächstlichen *Hyla arborea savignyi* AUDOUIN gestellt wurde (in neuerer Zeit noch MERTENS & MÜLLER 1940, PARKER 1956), dann aber als eigene Subspecies *H. a. sarda* (DE BETTA) aufgefaßt wurde (MERTENS 1955, 1957, MERTENS & WERMUTH 1960). Nach der Anerkennung von *Hyla meridionalis* als Species stellte PARKER (1956) den tyrrhenischen Laubfrosch zu *arborea*, BONS (1967) zu *meridionalis*. Da die Paarungsrufe der Anuren wegen ihrer Bedeutung für die ethologische sexuelle Isolation zu den charakteristischsten Speciesmerkmalen gehören (zum Beispiel SCHNEIDER 1966b), und die Paarungsrufe tyrrhenischer Laubfrösche subjektiv nicht von den Rufen mitteleuropäischer *Hyla arborea* zu unterscheiden waren, wohl aber von *Hyla meridionalis*-Rufen,

stellte HOTZ (1972) die tyrrhenische Subspecies wiederum zu *arborea*. Dieser Befund ist im folgenden numerisch belegt und diskutiert.

Zur Analyse gelangten folgende Aufnahmen von Paarungsrufen:

Hyla arborea arborea: Ghislarengo (20 km nw. Novara), Piemont, Oberitalien; ca. 200 m ü. N. N. — 20. VI. 1972, 21 h MEZ. Biotop: Büsche und Bäume an Reisfeldern und Bewässerungskanälen. Lufttemperatur um 19°C.

Hyla arborea sarda: Nähe Furiani, Etang de Biguglia (s. Bastia), Korsika; wenige m ü. N. N. — 8. IV. 1972, 19³⁰-20¹⁵ h. Biotop: Dichtbewachsener Bewässerungskanal; ob die Rufe im Wasser oder auf Pflanzen erfolgten, konnte ich nicht feststellen. Lufttemperatur 17-19°C, Wassertemperatur 15-17°C.

Die Aufnahmen erfolgten mit einem Batterietonbandgerät Uher 4000 Report-S bei einer Bandgeschwindigkeit von 19 cm/sec und einem Mikrophon Uher M 512. Zur Analyse (Piemont: 85 Rufe eines ♂; Korsika: 140 Rufe von 2 ♂) benutzte ich einen Galvanometer-Oszillographen Honeywell Visicorder 2106.

Herrn Dr. K. KLEMMER, Frankfurt am Main, verdanke ich unveröffentlichte Mitteilungen über sympatrische Vorkommen von *Hyla arborea* und *Hyla meridionalis* und über Paarungsrufe portugiesischer *Hyla*; Dr. A. SHAH und W. WIDMER, Institut für Technische Physik der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Zürich, stellten mir den Oszillographen zur Verfügung; Prof. Dr. H. BURLA, Zürich, las das Manuskript; F. SCHNEIDER, Zürich, unterstützte mich im Gelände. Ihnen allen danke ich bestens.

Die Paarungsrufe des tyrrhenischen Laubfrosches (Abb. 1) bestehen aus Impulsgruppen, die zu Serien angeordnet sind. Eine Serie setzte sich bei den zwei analysierten Exemplaren aus 7-34 (Mittelwert = 15,2) bzw. 8-24 (M = 14,8) Einzelrufen zusammen und dauerte etwa 1,5-7,5 (M = 3,3) sec bzw. etwa 2,0-6,0 (M = 3,5) sec. Die Serienintervalle währten 2,0-7,0 (M = 3,7) bzw. 2,0-8,5 (M = 5,4) sec. Einzelrufe dauerten 65-80 (M = 72) msec bzw. 50-70 (M = 64) msec, die Rufintervalle 100-200 (M = 138) msec bzw. 130-315 (M = 176)

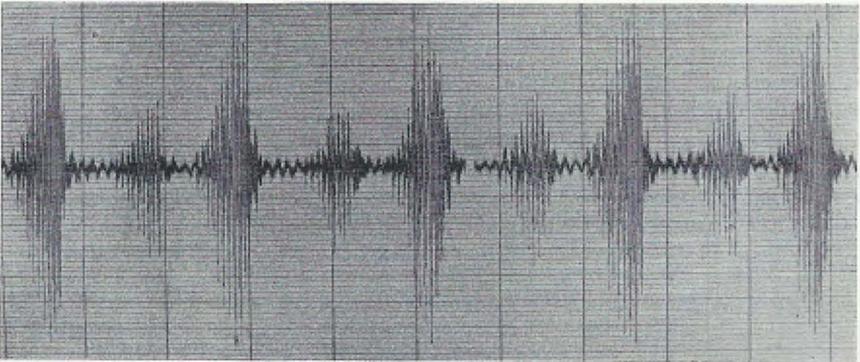


Abb. 1. Oszillogramm der Paarungsrufe zweier antiphonierender tyrrhenischer Laubfrösche aus Korsika. Abszisse = Zeit; vertikale Zeitmarke = 0,1 sec. Amplitude = Lautstärke. Temperatur: Wasser 15-17°C, Luft 17-19°C.

Oscillogram of the mating calls of two male tree frogs from Corsica. Abscisse: time; vertical line 0,1 sec. Amplitude: volume. Temperature: water 15-17°C, air 17-19°C.

msec. Die Ruffolge betrug 4,0-5,3 (M = 4,6) Rufe/sec bzw. 3,3-5,0 (M = 4,2) Rufe/sec. Einzelrufe bestanden aus 10-13 (meist 11) bzw. 9-11 (meist 10; vielleicht auch 10-12, meist 11, da der 1. Impuls schwer zu erkennen war) Impulsen, die Impulsrate betrug 140-170 (M = 156) /sec bzw. 140-170 (M = 152) /sec.

Den Paarungsruf von *Hyla a. arborea* beschrieben SCHNEIDER (1966a, 1967) und PAILLETTE (1967), den von *Hyla meridionalis* PAILLETTE (1967, 1969, 1970) und SCHNEIDER (1968). *Hyla meridionalis* besitzt längere Ruf- und Rufintervalldauer und damit niedrigere Ruffolge, höhere Impulszahl/Ruf und keine Serienbildung (SCHNEIDER 1968). Tab. 1 bringt einen numerischen Vergleich der Paarungsrufe des tyrrhenischen Laubfrosches mit *H. a. arborea* und *H. meridionalis* in diesen Parametern.

	Ruffolge Rufe/sec	Rufe zu Serien an- geordnet	Rufdauer msec	Intervall- dauer msec	Impuls- zahl/Ruf
<i>Hyla arborea arborea</i> S-Deutschland 17°C* (SCHNEIDER 1967)	6	+	75	105	9
<i>Hyla arborea arborea</i> Piemont (N-Italien) 19°C	5,3	+	55**	135**	9**
Tyrrhenischer Laubfrosch Insel Korsika um 17°C	4,6 4,2	+	72 64	138 176	11-12 9-11**
<i>Hyla meridionalis</i> Camargue (S-Frankreich) (SCHNEIDER 1968) 17°C*	0,7	0	320	1200	37

Tab. 1. Numerischer Vergleich diagnostisch wichtiger Parameter der Paarungsrufe west-mediterraner *Hyla*. Bei Korsika und Piemont sind die Mittelwerte einzelner Exemplare angegeben. * = interpoliert nach Regression auf Temperatur (SCHNEIDER 1967, 1968). ** = Messung wegen Nebengeräuschen nicht genau.

In sämtlichen Parametern stimmt die tyrrhenische Form weitgehend mit *Hyla arborea* überein und unterscheidet sich aufs deutlichste von *Hyla meridionalis*. Damit dürfte ihre Zugehörigkeit zur Species *Hyla arborea* erwiesen sein. Die korrekte Schreibweise des tyrrhenischen Laubfrosches lautet also:

Hyla arborea sarda (DE BETTA 1857)

1857 *Dendrohyas sarda* DE BETTA, Atti Accad. Agricolt., Art. Comm. Verona, 35: 284.

Terra typica: Sardinien.

Holotypus: Museo di Storia Naturale di Verona, C.E. 23.

Verbreitungsgebiet: Sardinien, Korsika, Toskanischer Archipel (Elba und Capraia).

Morphologisch unterscheidet sich *H. a. sarda* von der Nominatform durch kleinere Kopfrumpflänge, häufiges Vorkommen einer Dorsalzeichnung aus

dunklen Flecken, häufige Auflösung des dunklen Lateralbandes in Flecken in der caudalen Rumpfhälfte und fast stets fehlende Hüftschlingenbildung des Lateralbandes (zum Beispiel BEDRIAGA 1891, BOULENGER 1910, SCHREIBER 1912, SCHNEIDER 1971). Wahrscheinlich ist auch die Impulszahl von 11-12/Ruf für den Paarungsruf von *sarda* charakteristisch; SCHNEIDER (1966a, 1967) fand bei *H. a. arborea* nur selten Abweichungen von der Impulszahl 9/Ruf.

Hyla arborea sarda ist ein charakteristisches tyrrhenisches Faunenelement (zur Terminologie: DE LATTIN 1967), dessen Indikatorqualität für frühere Landbrücken wegen Salzwasserempfindlichkeit und geringer passiver Verschleppbarkeit sehr hoch ist, im Gegensatz etwa zum in diesem Zusammenhang oft zitierten Gekkoniden *Phyllodactylus europaeus* GENÉ (MÜLLER & SCHNEIDER 1971). PARKER (1956) und BONS (1967) leiten den tyrrhenischen Laubfrosch über eine hypothetische sardo-tunesische Landbrücke von NW-Afrika her. Da er aber mit der heute dort lebenden Species *Hyla meridionalis* taxonomisch nichts zu tun hat und auch gegenüber der nächstlichen *Hyla arborea savignyi* eine taxonomisch gut charakterisierte Subspecies darstellt, scheint mir die naheliegende Herleitung über eine Landbrücke zur Apenninischen Halbinsel (Toskana) viel wahrscheinlicher. Diese Invasion kann zeitlich nicht genau erfaßt werden. Im Würm, der jüngsten Kaltzeit und Regressionsphase des Pleistozäns, war Korsardinien mit Sicherheit von der Apenninischen Halbinsel und vom Toskanischen Archipel isoliert (PFANNENSTIEL 1954) und damit auch die *Hyla arborea sarda*-Populationen Elbas von denen Korsardiniens. Eine landfeste Verbindung Korsardiniens mit dem Toskanischen Archipel und dem italienischen Festland ist frühestens für die Riss-Regression wahrscheinlich (PFANNENSTIEL, in litt. 1968). Da in den somit mindestens seit Riss isolierten Populationen Elbas und Korsardiniens bis heute keine nennenswerten Differenzierungen feststellbar sind, schließt SCHNEIDER (1971) auf praerissglaziale Subspeziation und damit auf hohes Alter der Subspecies *sarda*. Dieser Argumentation schließe ich mich an. So ist auch die Invasion des Tyrrenisgebietes durch *Hyla arborea* praerissglazial anzusetzen. Deswegen und wegen des Vorkommens von *Hyla a. arborea* auf der im Würm (PFANNENSTIEL 1954) isolierten Insel Sizilien wird auch die zeitliche Einstufung der Immigration von *Hyla a. arborea* nach Europa als postglazial (PARKER 1956) sehr unwahrscheinlich; diese Subspecies dürfte im Würm disjunkt zumindest in den sibirischen und adriatomediterranen Refugialgebieten verbreitet gewesen sein. Das hohe Subspeziationalter von *Hyla arborea sarda* weist auch auf ein sehr hohes Speziationalter der genetisch zumindest partiell isolierten *Hyla meridionalis* hin.

Hyla a. arborea scheint im Osten durch das gemäßigte Asien hindurch bis Japan mit anderen Subspecies zu intergradieren. Die östlichste davon, *Hyla arborea japonica* GÜNTHER, wurde von DAITO (1968) mit *H. a. sarda* aus Korsika gekreuzt. Die Hybriden der Kombination *japonica* ♀ × *sarda* ♂ waren von normaler Variabilität, zeigten aber deutliche Störungen in der Geschlechtsdetermination und in der Gonadenausbildung, so daß DAITO auf ihre Sterilität und auf genetische Isolation der beiden morphologisch ähnlichen Formen schließt. Dieser Befund spricht nicht gegen Konspezifität von *sarda* mit *H. arborea*; zwei — wie hier — räumlich weit getrennte Terminalglieder einer Kette intergradierender Subspecies haben oft eine gewisse genetische Isolation erworben. Dies wird im Extremfall bei ringförmigem Überlappen der Arealenden deutlich, wenn

die beiden terminalen Glieder sympatrisch ohne Hybridisierung vorkommen („circular overlap“, MAYR 1963). Dazu kommt im vorliegenden Fall noch das offenbar sehr hohe Isolationsalter von *H. a. sarda*. Aufschlußreich wären Kreuzungen mit festländischen *H. a. arborea*.

Der *Hyla arborea*-Komplex erweist sich als systematisch und zoogeographisch hochinteressant. Weitere Untersuchungen der Serumproteine westmediterraner Formen nebst einer Nachuntersuchung der Typen sind geplant. Derartige Überraschungen, wie sie sich in neuester Zeit bei europäischen Grünfröschen des *Rana esculenta*-Komplexes ergeben haben (BERGER, im Druck), dürften allerdings kaum zu erwarten sein.

Zusammenfassung

Die westmediterrane *Hyla meridionalis* BOETTGER erwies sich in neuerer Zeit als eigene Species, von *Hyla arborea* (LINNAEUS) in Morphologie, Serumproteinen und im Paarungsruf verschieden. Der Paarungsruf des tyrrhenischen Laubfrosches (Korsika, Sardinien, Toskanischer Archipel) wird beschrieben. Er stimmt in den diagnostisch wichtigen Parametern Serienbildung, Ruffolge, Rufdauer, Rufintervalldauer und Impulszahl mit *Hyla arborea*, nicht aber mit *Hyla meridionalis* überein und wird deshalb als *Hyla arborea sarda* (DE BETTA) bezeichnet. Seine Differenzierung von *H. arborea arborea* dürfte früh, durch praerissglaziale Subspeziation erfolgt sein; eine praerissglaziale Invasion des Tyrrhenisgebietes über eine Landbrücke Korsardinien—Apenninische Halbinsel ist wahrscheinlich.

Summary

The West Mediterranean tree-frog *Hyla meridionalis* BOETTGER has proved recently to be a species proper, differing from *Hyla arborea* (LINNAEUS) as to morphology, serum protein and mating call. A description of the mating call of the Tyrrhenian tree-frog (Corsica, Sardinia, Tuscan Archipelago) is given. In the diagnostically important parameters of series formation, call sequence, call duration, call interval duration and pulse count there is coincidence with *Hyla arborea* but not with *Hyla meridionalis*, and the designation *Hyla arborea sarda* (DE BETTA) has therefore been given. Subspeciation probably took place at an early stage in the pre-Riss period. The invasion of the Tyrrhenian area was probably via a land-bridge between Corsico-Sardinia and the Appennine Peninsula in the pre-Riss period.

Schriften

- BEDRIAGA, J. VON (1891): Die Lurchfauna Europa's. I. Anura. Froschlurche. — Moskau.
BERGER, L. (im Druck): Systematics and hybridization in European green frogs of *Rana esculenta* complex. — J. Herpetol.
BONS, J. (1967): Recherches sur la biogéographie et la biologie des amphibiens et des reptiles du Maroc. — Univ. Montpellier Fac. Sci. Thèse A. O. 2345: 1-321.
BOULENGER, G. A. (1910): Les batraciens et principalement ceux d'Europe. — Paris (O. Doin & Fils).
CHAPLIN, V. & LESTER, J. (1954): [Tree-frogs and other amphibians]. — Proc. zool. Soc. London, 124: 196-197.
DAITO, Y. (1968): Intersubspecific hybrids between Japanese and European tree frogs. — Zool. Mag., Tokyo, 77: 117-127.

- FLINDT, R., HEMMER, H. & JAEGER, R. (1968): Das Serumweißbild mitteleuropäischer Anuren. — Zool. Jb., Physiol., 74: 155-163.
- HOTZ, H. (im Druck): Die Amphibien und Reptilien der Inseln Gorgona und Capraia (Toskanischer Archipel, Italien). — Senckenbergiana biol.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. — Stuttgart (G. Fischer).
- MAYR, E. (1963): Animal species and evolution. — Cambridge (Harvard Univ. Press).
- MERTENS, R. (1955): Die Amphibien und Reptilien der Insel Elba. — Senckenbergiana biol., 36 (5/6): 287-296.
- — — (1957): Die Amphibien und Reptilien Korsikas. — Senckenbergiana biol., 38 (3/4): 175-192.
- MERTENS, R. & MÜLLER, L. (1940): Die Amphibien und Reptilien Europas. Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., 451: 1-56. Frankfurt am Main.
- MERTENS, R. & WERMUTH, H. (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960. — Frankfurt am Main (W. Kramer).
- MÜLLER, P. & SCHNEIDER, B. (1971): Die Verbreitung von *Phyllodactylus europaeus* (GENÉ, 1838). — Aquaterra, 8 (5): 55-59. Biberist.
- PAILLETTE, M. (1967): Valeur taxinomique des émissions sonores chez les *Hyla* (Amphibiens, Anoures) de la faune française. — C. R. Acad. Sci. Paris, (D) 264: 1626-1628.
- — — (1969): Les signaux acoustiques de *Hyla meridionalis* BOETTGER (Amphibiens, Anoures). — C. R. Séanc. Soc. Biol., 163 (1): 74-80.
- — — (1970): Conditions biophysiques du déclenchement du signal sonore chez *Hyla meridionalis* (Amphibiens Anoure). — Terre et Vie, 1970 (2): 251-299.
- PARKER, H. W. (1956): Species transgression in one horizon. In SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (Ed.): The species concept in palaeontology. — Syst. Assoc. Publ., 2: 9-15. London.
- PFANNENSTIEL, M. (1954): Die Schwankungen des Mittelmeerspiegels als Folge der Eiszeiten. — Veröff. Albert-Ludwigs-Univ. wiss. Ges. Freiburg, N. F., 18: 1-19.
- SCHNEIDER, B. (1971): Das Tyrrhenisproblem. Interpretation auf zoogeographischer Grundlage. Dargestellt an Amphibien und Reptilien [Diss.]. — Univ. Bibl. Saarbrücken.
- SCHNEIDER, H. (1966a): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). — Z. Morph. Ökol. Tiere, 57: 119-136.
- — — (1966b): Bio-Akustik der Froschlurche. Ein Bericht über den gegenwärtigen Stand der Forschung. — Stuttgart. Beitr. Naturkde., 152: 1-16.
- — — (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). — Z. vergl. Physiol., 57: 174-189.
- — — (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vergl. Physiol., 61: 369-385.
- SCHREIBER, E. (1912): Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind. 2. Aufl. — Jena (G. Fischer).

Verfasser: HANSJÜRGE HOTZ, Zoologisches Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, CH-8006 Zürich, Schweiz.