

## Struktur des Paarungsrufes und der Revierrufe bei triploiden Teichfröschen (*Rana esculenta*)

(Amphibia: Salientia: Ranidae)

HANS SCHNEIDER & HEINZ G. TUNNER

Mit 4 Abbildungen

### Einleitung

Nach den bisherigen Untersuchungen kommt die systematische Stellung der Wasserfrosch-Arten *Rana ridibunda* PALLAS und *Rana lessonae* CAMERANO sowie der hybriden *Rana esculenta* LINNAEUS auch im Aufbau der Paarungsrufe zum Ausdruck (WAHL 1969, SCHNEIDER 1973, SCHNEIDER & al. 1979). Der Paarungsruf von *R. esculenta* ist zwar intermediär, steht dem von *R. lessonae* allerdings etwas näher als dem von *R. ridibunda*.

In den natürlichen Biotopen ist *R. esculenta* gewöhnlich mit einer der beiden Elternarten vergesellschaftet. Nach GÜNTHER (1975) kommen in der DDR und in Polen reine *R. esculenta*-Populationen vor, in denen außer diploiden auch zahlreiche triploide Teichfrösche vertreten sind.

Im Jahre 1980 war Gelegenheit, an einem Gewässer (Prellenkirchen, Niederösterreich) sowohl Paarungsrufe als auch Revierrufe von drei triploiden *R. esculenta*-Männchen aufzunehmen (Uher Report 4000 S; 9,5 cm/s Bandgeschwindigkeit) und zu analysieren (Tektronix 502 A-Oszillograph; Toennies Recordine Kamera; Kay Electric Sonagraph 7029 A). Im Anschluß an die Aufnahmen wurden die Tiere gefangen, vermessen (Körperlänge 74 bis 82 mm) und durch die Analyse des Plasmaalbumins ihre Ploidie bestimmt (TUNNER 1979). Jedes der drei Teichfrosch-Männchen besaß zwei Chromosomensätze von *R. lessonae* kombiniert mit einem Chromosomensatz von *R. ridibunda*.

### Ergebnisse

#### Der Paarungsruf

Sehr kurze Schallimpulse bilden die Grundeinheiten der Paarungsrufe. Die Amplitude dieser Impulse steigt rhythmisch an und fällt wieder. Dadurch ergibt sich eine Gliederung in Impulsgruppen. Bei der Mehrzahl der Rufe sind sie gut ausgeprägt, da jede Gruppe mit Impulsen sehr niedriger Amplitude beginnt

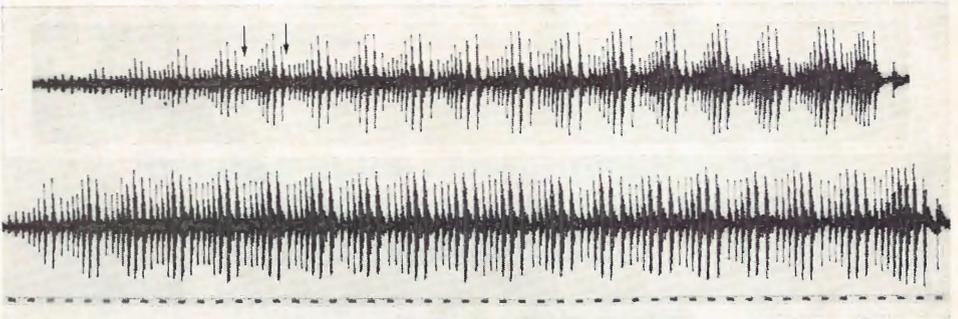


Abb. 1. Oszillogramm von zwei Paarungsrufen, abgegeben bei 21°C Wassertemperatur. Die beiden Pfeile markieren den Beginn und das Ende einer Impulsgruppe. Bei dem unten abgebildeten Ruf ist die Gliederung in Impulsgruppen weniger deutlich. Zeitmarke 50 Hz.

Oscillograms of two mating calls produced at 21°C water temperature. The two arrows mark the beginning and the end of a pulse group. In the lower call the pulse groups are less distinguishable. Time marks 50 Hz.

(Abb. 1). Bei manchen Rufen allerdings ist die Amplitude der Impulse am Anfang der Gruppen nur unwesentlich niedriger als bei den stärksten, weshalb die Unterteilung der Rufe nicht sehr deutlich ist (Abb. 1). Bei allen Rufen sind die maximalen Ausschläge der ersten Impulsgruppe eines Rufes ausgesprochen gering, das heißt, die Rufe beginnen mit unbedeutender Lautstärke. Diese steigt jedoch bei den nächsten Impulsgruppen zügig an, so daß zumeist schon bei der vierten bis sechsten Impulsgruppe die maximale Lautstärke erreicht ist, die bis zum Ende erhalten bleibt.

Aus den zahlreichen Rufserien der drei Männchen wurden zwei ausgewählt, die Aufschluß vermitteln sollen über die zeitliche Gliederung dieser Serien und der Rufe. Die beiden Serien wurden bei einer Wassertemperatur von 21°C und einer Lufttemperatur von 11°C abgegeben.

Die Serie 1 besteht aus 24 Rufen, die eine mittlere Dauer von 1048,32 ms haben. Der längste Ruf dauert 1608 ms, der kürzeste 794 ms. Die durchschnittliche Dauer der Intervalle zwischen den Rufen ist mit 1129,04 ms nur wenig länger als die mittlere Rufdauer, doch sind die Schwankungen erheblich größer. Das kürzeste Intervall mißt nur 182 ms, das längste 2056 ms. Die mittlere Anzahl der Impulsgruppen pro Ruf beträgt 20,21 bei einem Maximum von 33 und einem Minimum von 15 Impulsgruppen. Die zweite Rufserie besteht aus 15 Paarungsrufen mit einer mittleren Dauer von 1149,44 ms (Max. 1484 ms, Min. 794 ms). Der Durchschnittswert für die Intervalle zwischen den Rufen errechnet sich auf 968 ms und liegt somit unter der mittleren Rufdauer. Das kürzeste Intervall mißt 194 ms, das längste 1548 ms. Durchschnittlich sind die Rufe dieser Serie aus 21,06 Impulsgruppen zusammengesetzt (Max. 29, Min. 16 Impulsgruppen).

Bestimmend für den Charakter der Paarungsrufe ist ferner die Zahl der Impulse, die die Impulsgruppen aufbauen. Die Werte von drei Rufen aus verschiedenen Serien, abgegeben vom gleichen Männchen und bei einer Wassertemperatur von 21°C, mögen als Beispiel dienen. Beim ersten Paarungsruf mit 29 Impulsgruppen beträgt die mittlere Zahl der Impulse pro Gruppe 7,62. Die Abweichungen sind nicht sehr groß, denn jeweils nur eine Gruppe besteht aus sechs beziehungsweise zehn Impulsen. Außerdem sind 14 Gruppen aus sieben, zehn aus acht und drei aus neun Impulsen aufgebaut. Beim zweiten Paarungsruf, der aus 20 Impulsgruppen besteht, ist die mittlere Anzahl der Impulse pro Gruppe 8,95. Das dritte Beispiel bildet ein Ruf mit 21 Impulsgruppen, die im Mittel aus 6,90 Impulsen aufgebaut sind.

Aus zehn der bei 21°C Wassertemperatur abgegebenen Paarungsrufe errechnet sich eine mittlere Impulsfrequenz von 166,97 Impulsen pro Sekunde bei einer Spannweite von 124,3 bis 208,06.

Wie das Sonagramm (Abb. 2) und das Amplitudenspektrum (Abb. 3) zeigen, haben die Paarungsrufe ein sehr kennzeichnendes Frequenzmuster. Es weist drei frequenzmodulierte Bereiche auf, von denen zwei besonders hervortreten, da sie sehr stark mit Energie besetzt sind. Bei diesen ist die Frequenzmodulation gegenläufig. In dem einen Bereich erhöht sich die Frequenz vom Beginn bis zur Mitte des Rufes und fällt danach wieder, in dem anderen ist die Tonhöhe am Anfang des Rufes hoch, sinkt bis zur Mitte und erhöht sich wieder.

#### Die Revierrufe

Auf Grund des Höreindrucks und der Anzahl der Impulse pro Ruf unterschied WAHL bei *R. esculenta* zwischen zwei Typen von Revierrufen. Den von WAHL als Befreiungsruf 1 bezeichneten Ruf typ nennen SCHNEIDER und das Institut für den wissenschaftlichen Film (1982a, b) bei *R. ridibunda* und *R. lessonae* Revierruf 3. Diese drei Revierruf typen kommen auch bei den

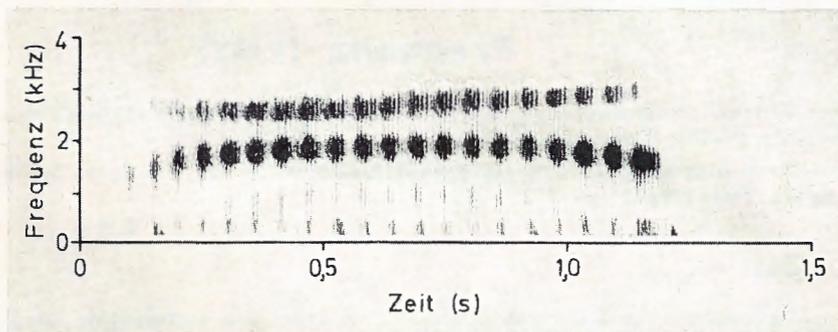


Abb. 2. Sonagramm eines bei einer Wassertemperatur von 21°C abgegebenen Paarungsrufes. Filtereinstellung „wide“.

Sonagram of a mating call produced at a water temperature of 21°C.

triploiden *R. esculenta* vor. Davon ist der Ruf des Typs 3 mühelos anzusprechen, während die Revierrufe 1 und 2 sich verhältnismäßig schwer unterscheiden lassen. Sie werden deshalb hier zusammengefaßt.

Von 31, bei einer Wassertemperatur von 22°C und einer Lufttemperatur von 16°C abgegebenen Revierrufen der drei Männchen repräsentieren 25 die Typen 1 und 2 mit einer mittleren Rufdauer von 344,96 ms bei einer Spannweite von 230 bis 464 ms. Sechs Rufe verkörpern den Revierruf 3. Sie haben eine durchschnittliche Dauer von 379,6 ms, ihre Spannweite reicht von 340 bis 422 ms.

Die Revierrufe 1 und 2 bestehen aus sehr schnell aufeinander folgenden Impulsen, bei der Mehrzahl ist eine Untergliederung in Impulsgruppen deutlich ausgebildet, bei den übrigen zumeist angedeutet (Abb. 4). Alle analysierten Revierrufe vom Typ 3 bestehen aus stark gedämpften und daher kurzen Impulsen, die aber durch lange Intervalle voneinander abgesetzt sind (Abb. 4). Sie unterscheiden sich daher auffallend von den beiden anderen Typen von Revierrufen.

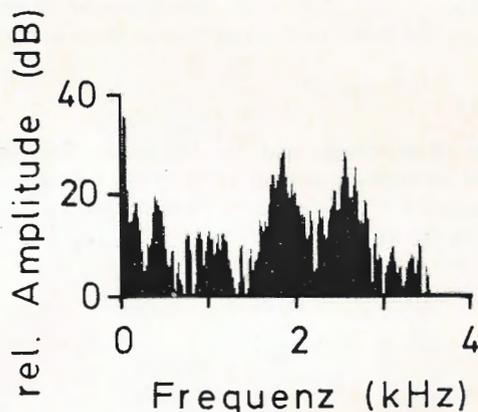


Abb. 3. Amplitudenspektrogramm eines Paarungsrufes. Für die Analyse wurde die Mitte des Rufes gewählt. Wassertemperatur 21°C.

Amplitude spectrogram of a mating call. The center of the call was chosen for the analysis. Water temperature 21°C.

## Diskussion

Die Kenntnis der Rufe von *R. esculenta* gründet sich vornehmlich auf die Untersuchungen von WAHL (1969), der damals noch keinen Anlaß sah, im Rahmen seiner Arbeit den genetischen Zusammenhängen Augenmerk zu schenken. Es ist daher offen, ob seine Aufnahmen von diploiden oder triploiden Männchen stammen. Verglichen mit den Paarungsrufen von *R. ridibunda*

(SCHNEIDER 1973) und *R. lessonae* (SCHNEIDER & al. 1979) ist der Paarungsruf der von WAHL untersuchten *R. esculenta* dem von *R. lessonae* näher verwandt als dem von *R. ridibunda*. Der Nachweis triploider *R. esculenta* mit zwei Genomen von *R. lessonae* und einem Genom von *R. ridibunda* bot die Möglichkeit, den Paarungsruf und die Revierrufe dieser Teichfrösche im Hinblick auf die genetische Ausstattung zu untersuchen. Das Datenmaterial ist, bedingt durch die kleine Anzahl der Individuen, nicht sehr umfangreich, doch informativ.

Auf Grund der ermittelten Daten lassen sich die Zahl der Impulsgruppen pro Ruf, die Rufdauer, die Anzahl der Impulse pro Impulsgruppe, die Anzahl der Impulse pro Sekunde und das Frequenzmuster mit den entsprechenden Rufparametern der Paarungsrufe der anderen bisher untersuchten Wasserfrosch-

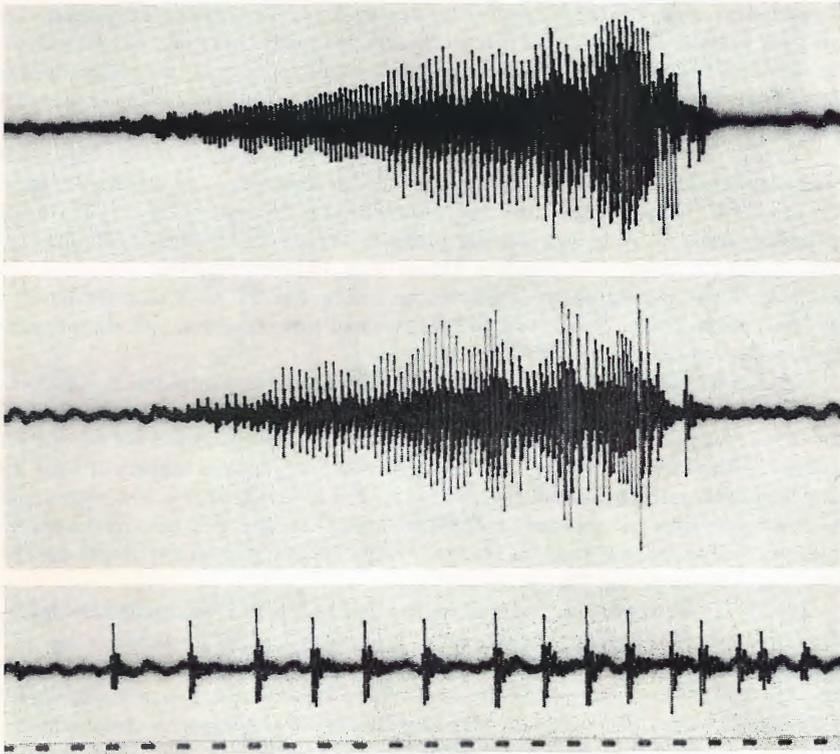


Abb. 4. Oszillogramme von zwei Revierrufen mit geringer (oben) und mäßiger (Mitte) Gliederung in Impulsgruppen. Unten: Oszillogramm eines Revierrufs des Typs 3. Zeitmarke 50 Hz.

Oscillograms of two territorial calls exhibiting little (top) or moderate (center) differentiation of pulse groups. Bottom: Oscillogram of a territorial call representing type 3. Time marks 50 Hz.

Arten vergleichen. Bei manchen Parametern ergibt sich eine enge Beziehung zwischen dem Paarungsruf der triploiden *R. esculenta* und dem Paarungsruf jener Teichfrösche, die WAHL für seine Untersuchungen zur Verfügung standen. Andere Parameter nehmen eine Mittelstellung ein zwischen dem Paarungsruf von *R. lessonae* und dem der Teichfrösche von WAHL. Dagegen ist eine Verwandtschaft zum Paarungsruf von *R. ridibunda* nicht ausgeprägt.

Die aus zwei langen Rufserien der triploiden Teichfrösche errechnete durchschnittliche Anzahl der Impulsgruppen pro Paarungsruf liegt bei 20,21 beziehungsweise 21,06. Diese Werte sind in guter Übereinstimmung mit den Befunden von WAHL, aus dessen Angaben sich für *R. esculenta* eine Zahl von etwa 20 Impulsgruppen pro Ruf errechnet. Die für die triploiden Teichfrösche ermittelten Werte liegen erheblich unter denen von *R. lessonae*. Auch die beiden längsten Rufe mit 33 beziehungsweise 29 Impulsgruppen reichen nur knapp an die Werte von *R. lessonae* heran. Bei dieser Art sind die Paarungsrufe bei einer Wassertemperatur von 21°C im Mittel aus 40,5 Impulsgruppen aufgebaut. Da sich ihre Anzahl bei steigender Temperatur vermindert, bestehen die Paarungsrufe bei 25,5°C nur noch aus durchschnittlich 34,8 Impulsgruppen und erreichen erst damit Werte, die denen der längsten Rufe triploider Teichfrösche entsprechen.

Gemäß der geringeren Zahl von Impulsgruppen sind bei den triploiden *R. esculenta* die Paarungsrufe kürzer als bei *R. lessonae*. Die mittlere Dauer der bei 21°C Wassertemperatur abgegebenen zwei Serien beträgt 1048,34 ms beziehungsweise 1149,44 ms. Bei der gleichen Temperatur haben die Paarungsrufe von *R. lessonae* eine mittlere Dauer von 1417,48 ms. Die Paarungsrufe der von WAHL untersuchten Teichfrösche haben bei 21°C Wassertemperatur eine durchschnittliche Dauer von 978,24 ms und unterscheiden sich damit nicht sehr von denen der triploiden Männchen.

Bei drei im einzelnen analysierten Paarungsrufen der triploiden *R. esculenta* liegt die durchschnittliche Anzahl der Impulse pro Impulsgruppe bei 6,9, 7,62 und 8,95. Auch diese Werte stimmen gut mit den Verhältnissen bei 6,4 bis 6,6 cm großen Teichfröschen überein, bei denen die Impulsgruppen meist aus acht bis neun Impulsen aufgebaut sind (WAHL 1969). Bei *R. lessonae* dagegen setzen sich die Impulsgruppen der Paarungsrufe überwiegend aus nur drei bis vier Impulsen zusammen. Eine höhere Impulszahl von etwa sechs zeichnet in der Regel nur die letzte Impulsgruppe der Paarungsrufe aus.

Bei 21°C Wassertemperatur folgen bei den triploiden Teichfröschen durchschnittlich 166,97 Impulse pro Sekunde, gegenüber 173,36 Impulsen/s bei den Rufen der Teichfrösche von WAHL, während bei *R. lessonae* die Wiederholungsrate nur 100,21 Impulse pro Sekunde beträgt. Dieser Wert wurde nachträglich aus zehn, zwischen 19,5° und 21,5°C abgegebenen Paarungsrufen ermittelt, die seinerzeit zur Analyse des Paarungsrufes von *R. lessonae* registriert wurden (SCHNEIDER & al. 1979).

Das Frequenzmuster der Paarungsrufe ist bei den triploiden *R. esculenta* anders als bei den Rufen von *R. lessonae*, zeigt aber eine außerordentliche Übereinstimmung mit dem Muster, das WAHL für seine Teichfrösche abbildet.

Gestützt auf das vorliegende, noch verhältnismäßig geringe Datenmaterial läßt der Vergleich der einzelnen Parameter der Paarungsrufe folgende, erste

Schlußfolgerung zu: Zwar haben die triploiden *R. esculenta* außer einem *R. ridibunda*-Genom zwei *R. lessonae*-Genome, doch ist ihr Paarungsruf anders als der der diploiden *R. lessonae*. Hinsichtlich der Anzahl der Impulsgruppen pro Paarungsruf, der Anzahl der Impulse pro Sekunde und des Frequenzmusters entsprechen die Werte und Resultate denen, die WAHL (1969) bei *R. esculenta* ermittelte. Die Dauer der Rufe und die Anzahl der Impulse pro Impulsgruppe nehmen eine Mittelstellung ein zwischen dem Paarungsruf von *R. lessonae* und von WAHLS *R. esculenta*. Da sich der Nachweis nicht mehr führen läßt, ob diese Teichfrösche diploid oder triploid waren, legen es die neuen Ergebnisse nahe, Vergleichsuntersuchungen bei definiert diploiden *R. esculenta* durchzuführen, um die Frage zu klären, ob die Anzahl der *R. lessonae*-Genome auch im Muster der Paarungsrufe zum Ausdruck kommt. Ferner stellt sich die Frage nach dem Aufbau der Paarungsrufe solcher triploider Teichfrösche, die zwei *R. ridibunda*-Genome, aber nur ein *R. lessonae*-Genom haben.

#### Zusammenfassung

Bei triploiden *Rana esculenta* mit zwei *Rana lessonae*-Genomen und einem *Rana ridibunda*-Genom wurden der Paarungsruf und die Revierrufe analysiert. Die Anzahl der Impulsgruppen pro Paarungsruf, die Anzahl der Impulse pro Sekunde und das Frequenzmuster stimmen gut mit den Werten überein, die WAHL (1969) bei *R. esculenta* ermittelte. Die Dauer der Rufe und die Anzahl der Impulse pro Impulsgruppe stehen zwischen den entsprechenden Werten des Paarungsrufs der von WAHL untersuchten *R. esculenta* und denen des Paarungsrufs diploider *R. lessonae*. — Die Revierrufe zeigen gute Übereinstimmung mit den Revierrufen der anderen Wasserfrösche.

#### Summary

The mating call and the territorial calls have been analyzed in triploid *Rana esculenta* with two genoms of *Rana lessonae* and one genom of *Rana ridibunda*. The number of pulse groups per mating call, the number of pulses per second and the frequency spectrum are in good agreement with those data WAHL (1969) found in *R. esculenta*. The call duration and the number of pulses per pulse group are intermediate compared with the corresponding data of the mating call of *R. esculenta* WAHL investigated and the mating call of diploid *R. lessonae*. — The structure of the territorial calls is similar to that of the territorial calls of the other water frogs.

#### Schriften

- GÜNTHER, R. (1975): Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, „*Rana esculenta*“ L., in der DDR (Anura, Ranidae). — Mitt. zool. Mus. Berlin, 51: 145-158. Berlin.
- SCHNEIDER, H. (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). — Bonn. zool. Beitr., 24: 51-61. Bonn.
- SCHNEIDER, H. & Inst. wiss. Film (1982a): *Rana lessonae* (Ranidae) — Rufe. — Film E 2633 des IWF, Göttingen 1981. — Publ. von H. SCHNEIDER, Publ. wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 4/E 2633, 7 S.
- — — & — — — (1982b): *Rana ridibunda* (Ranidae) — Rufe. — Film E 2634 des IWF, Göttingen 1981. — Publ. von H. SCHNEIDER, Publ. wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 5/E 2634, 8 S.

- SCHNEIDER, H., TUNNER, H. G. & HÖDL, W. (1979): Beitrag zur Kenntnis des Paarungsverhaltens von *Rana lessonae* CAMERANO, 1882 (Anura, Amphibia). — Zool. Anz., 202: 20-28. Jena.
- TUNNER, H. G. (1979): The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homotypic crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*. — Mitt. zool. Mus. Berlin, 55: 89-109. Berlin.
- — — (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*). — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., 18: 257-297. Hamburg.
- WAHL, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). — Oecologia, 3: 14-55. Berlin.

Verfasser: Prof. Dr. HANS SCHNEIDER, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, 5300 Bonn 1. — Dozent Dr. H. G. TUNNER, Zoologisches Institut, Universitätszentrum Althanstraße, A-1090 Wien, Österreich.