

# Die Verteilung von diploiden und triploiden Larven des Teichfrosches *Rana esculenta* LINNAEUS, 1758 in einer reinen Bastardpopulation

(Anura: Ranidae)

RALF EIKHORST

Mit 1 Abbildung

## Abstract

Hatchlings from 11 samples of spawn, collected from a pure *Rana esculenta* population, were mostly triploid Irr-hybrids. Among young free-living tadpoles less than 30% were triploids. Looking at the older tadpoles this portion increased gradually to 50%. Irr-triploids could only be discovered sporadically. Descendants belonging to the parental species, frogs with introgressions or „partly triploids“ occurred only among the hatchlings.

Key words: Anura; Ranidae; *Rana esculenta*; pure *Rana esculenta* population; tadpoles; diploid; triploid.

## 1 Einleitung

Der Hybride *Rana esculenta* (Teichfrosch) besitzt je einen Chromosomensatz seiner Elternarten *Rana ridibunda* (Seefrosch) und *Rana lessonae* (Kleiner Teichfrosch).

Interessant sind die Unterschiede in den Populationsstrukturen der Grünfrösche. Neben den verschiedenen gemischten Populationen existieren reine Bastardpopulationen. Diese wurden aus dem Norden Deutschlands und Teilen Polens bekannt. Die hier vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Larvenentwicklung in einer solchen Teichfroschpopulation.

## 2 Material und Methode

### 2.1 Larvenaufzucht

Die Untersuchungen wurden an einer reinen *esculenta*-Population bei Lehnstedt (Niedersachsen) — auf halber Strecke zwischen Bremen und Bremerhaven — durchgeführt. Es handelte sich um dieselbe Population, an der auch Daten über Eigröße und Befruchtung des Laichs gesammelt wurden (EIKHORST 1987).

Proben von einigen *esculenta*-Laichballen wurden ins Labor gebracht, um Aussagen über die Genotypen zu machen, die sich aus ihnen entwickeln. Die Kaulquappen lebten bis zur Metamorphose im Aquarium, da eine Untersuchung vorher nicht möglich war. Kaulquappen von 11 Ballen wurden aufgezogen, wobei die Stichprobe aus jedem Laichballen 10 Larven betrug. Leider erreichten nicht immer alle zehn die Metamorphose. Nach der Metamorphose wurden die Frösche mit Äther abgetötet.

Um Informationen über die Häufigkeit von triploiden *R. esculenta* unter den sich entwickelnden Kaulquappen im Freiland zu bekommen, wurden in Lehnstedt 59 Larven unterschiedlicher Größe gefangen: 18 große (KRL über 25 mm), 23 mittlere (KRL 15-25 mm) und 18 kleine (KRL 5-15 mm). Auch sie wurden bis zur Metamorphose in Aquarien gehalten und erst dann untersucht. Leider gelang es nicht, Kaulquappen mit einer Kopf-Rumpf-Länge unter 5 mm lebend ins Labor zu bringen.

## 2.2 Triploidie und Elektrophorese von Albumin und Muskelenzymen

Die in reinen *esculenta*-Populationen auftretenden triploiden Individuen erkennt man am leichtesten an ihren vergrößerten Erythrozyten (GÜNTHER 1977). Bei den Larven ist die Größe der Erythrozyten noch sehr variabel, so daß ein Erkennen der Triploidie nicht möglich ist. Auch bei den Untersuchungen direkt nach der Metamorphose waren die Schwankungen in der Erythrozytengröße immer noch stärker als bei adulten Tieren, aber eine eindeutige Zuordnung konnte erfolgen. Wie ich feststellen mußte, ist es möglich, daß sich einzelne Triploide bei einer weiteren Untersuchung nur in bezug auf die Ausbildung der roten Blutkörperchen als triploid erweisen („Teiltriploide“). Bei der hier verwendeten Untersuchungsmethode bezieht sich die Angabe „triploid“ also korrekt gesehen bei den gefangenen Kaulquappen nur auf die Erythrozytengröße. Dabei wird die Annahme gemacht, daß der Frosch in allen Merkmalen triploid ist, was bis auf wenige Ausnahmen zutrifft.

Auf Agarosegel wurde eine elektrophoretische Auftrennung des Blutes zur Darstellung der Albuminbanden durchgeführt (JEPPSON et al. 1979). Neben der Artzugehörigkeit kann man anhand des Gen-Dosis-Effektes auch feststellen, ob es sich bei den Triploiden um Bastarde mit doppeltem *lessonae*-Chromosomensatz (llr) oder mit doppeltem *ridibunda*-Satz (lrr) handelt. Das verdoppelte Genom bewirkt eine deutliche Verstärkung der entsprechenden Bande.

Da es bei den Untersuchungen in Einzelfällen zu Widersprüchen zwischen dem Ergebnis der Erythrozytenmessung und der Albuminelektrophorese kam, wurden für einzelne Tiere auch Muskelenzyme elektrophoretisch aufgetrennt.

Bei den Enzymen handelte es sich um Laktatdehydrogenase (LDH) und Phosphoglucomutase (PGM). Die Enzyme konnten aus der Oberschenkelmuskulatur der metamorphosierten Frösche gewonnen werden. Die Muskulatur wurde mit dem gleichen Volumen Aqua. dest. in einem Eppendorf-Reaktionsgefäß zerstampft.

Trägermedium dieser Elektrophoresen war 12%iges Stärkegel. Die Darstellung der einzelnen Enzyme erfolgte nach der Standardmethode von SHAW & PRASAD (1970).

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 „Teiltriploide“ und Larven mit Introgressionen

Bei der Betrachtung der Albuminelektropherogramme fielen 5 *R. esculenta* auf, die nach der Erythrozytengröße triploid waren, bei denen aber keine der beiden Banden intensiver ausgeprägt war, so daß nicht herausgefunden werden konnte, welcher Chromosomensatz verdoppelt vorlag. Die einzige Erklärung hierfür war, daß diese Frösche in bezug auf ihre Albumine nicht triploid waren.

Bei 2 Fröschen stellte sich heraus, daß sie für das Merkmal LDH auch nur diploid (lr) waren. Ein dritter zeigte ein LDH-Elektropherogramm, wie es für einen lrr-Bastard typisch ist. Das war dieselbe Chromosomensatzverdopplung, die auch bei seinen Geschwistern auftrat (Tab. 1 u. 2).

	Laich 1	Laich 2	Laich 3	Laich 4	Laich 5	Laich 6	Laich 7	Laich 8	Laich 9	Laich 10	Laich 11
1	T lrr	T lrr	T lrr	T llr	T lrr	D ll	T lrr	D lr	D lr	T lrr	T lrr
2	T lrr	T lrr	T lrr	T llr	T lrr	D ll	T lrr	D lr	D lr	T lrr	T lrr
3	T lrr	T lrr	T lrr	T llr	T lrr	D ll	T lrr	T llr	D lr	T lrr	T lrr
4	T lrr	T lr	T lrr	T llr	T lrr	D ll	T lrr	D lr	D ll	T lrr	T lrr
5	T lrr	T lrr	T lrr	T llr	T lrr	D ll	T lrr	T llr	D ll	T lrr	T lrr
6	T lrr	T lrr	T lrr	T llr	T lrr	— —	T lrr	T llr	D lr	T lrr	T lrr
7	T lr	T lrr	T lrr	T llr	T lr	— —	T lrr	T llr	D ll	T lrr	T lrr
8	T lrr	T lrr	T lrr	T llr	T lrr	— —	D rr	T llr	D ll	T lr	T lrr
9	D rr	D rr	D rr	T llr	T lrr	— —	T lrr	T llr	— —	T llr	T lrr
10	D rr	T lrr	T lrr	T llr	— —	— —	— —	— —	— —	— —	T lr

Tab. 1. Genotypen, die aus Proben unterschiedlicher Laichballen der *Rana-esculenta*-Population schlüpfen. Die Tiere sind nach dem Zeitpunkt der Metamorphose geordnet.

ll — *Rana lessonae*  
rr — *Rana ridibunda*

lr — diploide *Rana esculenta*  
llr, lrr — triploide *Rana esculenta*

Aufgrund der Erythrozytengröße: D — diploid, T — triploid.

Zum Teil Widersprüche zwischen diploid (Albuminbande) und triploid (Erythrozytengröße). Genotypes, hatched of different spawn-samples. They are put in order of the moment of metamorphosis.

Sometimes there is a contradiction between diploid (band of albumin) and triploid (size of erythrocytes).

Die Ergebnisse zeigen, daß bei einigen *R. esculenta* die Verdreifachung der Gene nicht durchgängig gilt, sondern daß manche Merkmale, wie zum Beispiel die

Erythrozytengröße, triploid bestimmt sind, während andere nur diploid festgelegt sind. Solche *R. esculenta*, bei denen die Triploidie offensichtlich nicht durchgängig alle Merkmale betrifft, sind bereits mehrmals beschrieben worden (BERGER & UZZELL 1977, TUNNER 1980).

Auch Nachkommen, die sich aufgrund ihrer Albuminbande als Angehörige der Elternarten entpuppt hatten, wurden noch einmal auf ihren LDH-Locus überprüft. Dabei zeigten 2 Frösche, die *ridibunda*-Albuminbanden besaßen, ein Bild, wie es für einen diploiden *R. esculenta* typisch ist. Bei dem Tier Nr. 9 von Laich 3 konnte PGM aufgetrennt werden, die sich ebenfalls als *esculenta*-artig darstellte. Dieses Tier hatte morphologische Werte, wie sie für *R. ridibunda* erwartet werden, bei dem anderen hingegen (Laich 1 Nr. 10) lagen die Indexwerte im *lessonae*-Bereich (Tab. 2).

		Albumin	LDH	PGM	D. p./C. int.	Tib./C. int.
L1-7	T	lr	lr	—	2,55	9,10
L2-4	T	lr	lrr	lr	2,67	9,89
L5-7	T	lr	lr	lr	2,39	8,87
L1-10	D	rr	lr	—	1,90	7,50
L3-9	D	rr	lr	lr	2,83	10,44

Tab. 2. Biochemische und morphologische Merkmale von Tieren mit Introgressionen und „Teil-triploiden“.

LDH	— Lactatdehydrogenase	lr	— diploide <i>Rana esculenta</i>
PGM	— Phosphoglucomutase	lrr	— triploide <i>Rana esculenta</i>
T	— triploid	D.p.	— <i>Digitus primus</i>
D	— diploid	C.int.	— <i>Callus internus</i>
rr	— <i>Rana ridibunda</i>	Tib.	— <i>Tibia</i>

L1-7 (Beispiel) – Laich 1, Tier Nr. 7 (Tab. 1)

Biochemical and morphological marks of frogs with introgressions and “partly triploids”.

Im Gegensatz zu den zuerst beschriebenen Fällen, bei denen man nicht weiß, ob die teilweise auftretende Triploidie als Introgressionseffekt anzusprechen ist, sind die Phänomene der beiden zuletzt besprochenen Frösche sicher ein Hinweis auf Rekombination, die normalerweise bei den Teichfröschen durch die Hybridogenese ausgeschlossen ist (TUNNER 1973, 1974, 1980, UZZELL & BERGER 1975, GÜNTHER & HÄHNEL 1976, UZZELL et al. 1977).

### 3.2 Anteil der Triploiden bei frischgeschlüpften und bei heranwachsenden Larven im Freiland

Da frischgeschlüpfte Larven aus dem Freiland nicht untersucht werden konnten, wurden für die Ermittlung des Triploidenanteils direkt nach dem Schlupf die Daten herangezogen, die durch die Untersuchung der 11 Laichballenstichproben im Labor ermittelt wurden (Tab. 1). Es ist wahrscheinlich, daß die so ermittelten

Werte die Verhältnisse im Freiland weitgehend wiedergeben. Weder beim Transport noch bei der anschließenden Hälterung traten Ausfälle der befruchteten Eier auf. Es ist auch nicht davon auszugehen, daß im Freiland irgendeine Art von Eiern überproportional nicht zur Entwicklung kommt.

Bei den Aufzuchtversuchen fiel auf, daß die Triploiden den überwiegenden Anteil stellten. Nur bei 2 Laichballen wurden die Schlüpflinge als lrr-Bastarde bestimmt (Tab. 1); erstaunlich oft, bei 6 Laichballen, handelte es sich bei den Schlüpflingen um lrr-Tiere. Das ist bemerkenswert, da diese adult im Freiland in *esculenta*-Populationen nur sehr vereinzelt auftreten (GÜNTHER & HÄHNEL 1976, GÜNTHER et al. 1979).

Entweder waren alle Schlüpflinge eines Laichballens Triploide, oder aber es fanden sich einzelne diploide *R. esculenta* oder *R. ridibunda* darunter. lrr- und lrr-Bastarde traten bis auf eine Ausnahme (Laich 10) nicht gemischt auf.

Diploide Teichfrösche waren unter den Schlüpflingen extrem selten. Auf 73 triploide kamen nur 7 *R. esculenta* mit einem doppelten Chromosomensatz (circa 90%/10%). Tiere mit nachgewiesener Introgression wurden bei dieser Betrachtung nicht berücksichtigt und auch nicht die „Teiltriploiden“. Daneben fand sich eine nicht zu vernachlässigende Anzahl von See- und Kleinen Teichfröschen. Bezogen auf alle Schlüpflinge waren nur 70% der Larven triploide und 5–7% diploide *Rana esculenta*.

Erstaunlicherweise fand bereits kurz nach dem Schlupf eine enorme Verschiebung des Verhältnisses zuungunsten der triploiden Teichfrösche statt. Unter den im Freiland gefangenen Larven mit einer KRL von 5–15 mm stellten sie plötzlich weniger als 30% der Individuen. Dann — mit dem Heranwachsen der Kaulquappen — stieg ihr Anteil wieder langsam (Abb. 1). Er näherte sich dem Wert von 50% an, der für die Adulte ermittelt worden war (EIKHORST 1980, 1981).

Aufgrund der Albuminuntersuchungen unter Berücksichtigung des Gen-Dosis-Effektes zeichnete sich auch noch eine starke Verschiebung innerhalb der Triploiden ab: Zum Schlupfzeitpunkt hatten die lrr-Teichfrösche ein dreifaches Übergewicht gegenüber den lrr-Tieren. Unter den gefangenen Kaulquappen jedoch war unter 22 Triploiden nur noch ein lrr-Bastard zu finden.

## 4 Diskussion

### 4.1 Rolle der Triploiden

Neben den normalen haploiden L- und R-Gameten treten — möglicherweise nur bei den Weibchen — diploide Gameten auf. Die großen Eizellen enthalten sowohl einen *lessonae*- als auch einen *ridibunda*-Chromosomensatz. Der männliche Partner gibt einen der beiden Chromosomensätze haploid dazu.

Die Frösche produzieren einheitliche oder zwei verschiedene haploide Gameten, bei denen die einen gegenüber den anderen zahlenmäßig deutlich zurücktreten. So besitzt die Mehrzahl aller Nachkommen die gleichen Chromosomensätze (Tab. 1). Abweichende Genotypen machen 0–30% aus (Ausnahme Laich 9). Genauso häufig findet man die „Teiltriploiden“ und Tiere mit Introgressionen

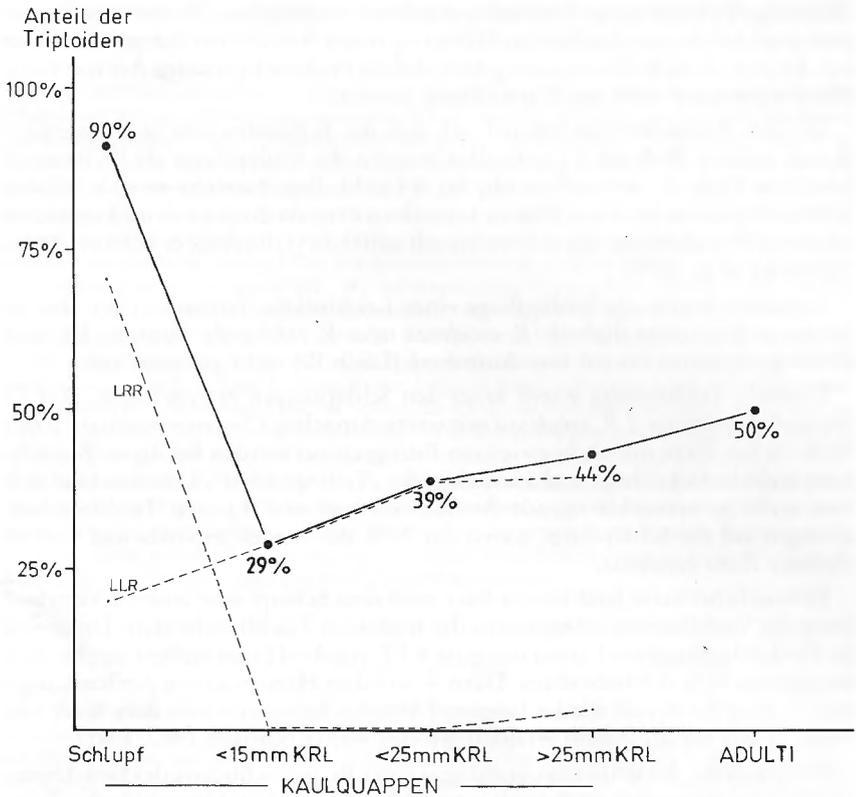


Abb. 1. Die Entwicklung des Triploidenanteils (llr+llrr) in der *Rana-esculenta*-Population unter besonderer Berücksichtigung der Larvenentwicklung (durchgezogene Linie). Werte für die Adulti aus EIKHORST 1980 u. 1981.

The development of triploid-portion (llr+llrr) in the *Rana esculenta* population mostly considering the development of the tadpoles (unbroken line).

Data for adults out of EIKHORST 1980 a. 1981.

unter den Schlüpflingen. Gleich beim Schlupf sind die Triploiden größer als ihre diploiden Geschwister, da sie sich aus größeren Eiern entwickeln. Doch in dieser Zeit direkt nach dem Schlupf nimmt die Zahl der Triploiden enorm ab. Andere Faktoren als die Körpergröße sind für die Überlebensrate ausschlaggebend. In der Entwicklungszeit vom Schlüpfling zur freischwimmenden Larve werden auf jeden Fall die llr-Bastarde erheblich reduziert, aber auch die llr-Triploiden müssen wahrscheinlich Einbußen hinnehmen (s. u.).

In reinen *esculenta*-Populationen findet man auch in der DDR neben den diploiden Teichfröschen hauptsächlich llr-Triploide. llr-Bastarde kommen zwar vor, sind jedoch selten (GÜNTHER & HÄHNEL 1976, GÜNTHER et al. 1979).

Im Laborversuch aufgezogene lrr-Larven zeigten ein normales Wachstum, und es liegen keine Hinweise auf genetische Störungen vor.

Erstaunlich ist, daß aus 7 von 11 Laichballen überwiegend lrr-Bastarde schlüpfen. Auch bei Berücksichtigung der Tatsache, daß bei 50 % diploiden *R. esculenta* in der Population 25 % der Paarungen dem Fall  $lr \times lr \rightarrow lrr + rr$  (s. u.) entsprechen könnten, ist dies unerklärlich viel. Vielleicht nehmen doch männliche lrr-Tiere an den Paarungen teil und sorgen durch ihre r-Gameten für lrr-Nachwuchs.

Bei der festgestellten großen Anzahl an triploiden Individuen in reinen *esculenta*-Populationen muß man vermuten, daß sie trotz ihres Genotyps Selektionsvorteile genießen oder aber eine wichtige Funktion haben.

Meines Erachtens ist die wichtigste Funktion der Triploiden die Rekombination der Chromosomensätze (vgl. GÜNTHER 1982). Bei der Gametenbildung werden von den Triploiden die Allele in den verdoppelten Sätzen rekombiniert. Nur so wird verhindert, daß in der Population ausschließlich geklonte Sätze vererbt werden, was sonst durch die Hybridogenese vorgegeben wäre.

Wenn in der reinen *esculenta*-Population nur lr- und llr-Teichfrösche anzutreffen wären, würde der *ridibunda*-Chromosomensatz immer geklont weitergegeben, während der *lessonae*-Satz häufig rekombiniert werden könnte. Diese nicht rekombinierte Weitergabe des *ridibunda*-Satzes wird durch das Auftreten von lrr-Individuen durchbrochen. Vermutlich liegt hier die Bedeutung der lrr-Bastarde für die Population.

Die hohe Rekombinationsrate wirkt sich positiv auf das Überleben der Elternartnachkommen aus. Kreuzt man zwei *R. esculenta* aus einem Gebiet, wo keine Triploiden vorkommen, geben beide einen geklonten *ridibunda*-Chromosomensatz an ihre Nachkommen weiter. Diese Larven sind lebensschwach und sterben meist vor der Metamorphose. Die Elternartlarven aber aus der hier untersuchten *esculenta*-Population waren fähig heranzuwachsen und die Umwandlung zum Landgang durchzumachen.

Das Verschwinden der Elternartnachkommen in der reinen *esculenta*-Population beruht auf Selektion und nicht auf letalen genetischen Defekten. Vereinzelt wurden auch schon herangewachsene Angehörige der Elternarten in *esculenta*-Populationen gefunden (GÜNTHER & HÄHNEL 1976).

In der *esculenta*-Population sind bei einer überwiegenden Anzahl von lr- und llr-Phänotypen folgende vier Paarungen die Regel:

	Weibchen		Männchen		
1)	llr	×	llr	→	ll (llr)
2)	lr	×	llr	→	llr (lr)
3)	lr	×	lr	→	lrr (rr)
4)	llr	×	lr	→	lr (llr)

In Klammern sind die Genotypen genannt, die zu einem geringeren Anteil aus dem Laich schlüpfen.

In der Population von Lehnstedt, in der jede der 4 obigen Paarungen zu ungefähr 25 % vertreten sein sollte, überwiegen die Paarungen 2 und 3. Laich, der aus

einer Paarung 1 stammen könnte, wurde nur einmal gefunden (Laich 6), und Laich aus einer Paarung 4 war nicht unter den Stichproben.

Über die Gründe kann man nur spekulieren. Bei den selten auftretenden Paarungen sind die Weibchen lrr-Tiere. Möglicherweise sind diese in ihrer Fertilität so stark gestört, daß sie nur selten zur Eiablage kommen.

#### 4.2 Nachkommensverluste und deren Kompensierung

Weibliche *Rana esculenta* legen im Durchschnitt 5 000 Eier (BERGER & TRUSZKOWSKI 1980). In gemischten Populationen werden diese häufig von Männchen einer der Elternarten besamt, was zu einem sehr hohen Befruchtungserfolg führt, denn die meisten Eier sind befruchtungsfähig.

In der reinen *esculenta*-Population kommt es durch Fertilitätsstörungen bei den Männchen zu einer hohen Quote an unbefruchteten Eiern. In der Lehnstedter Population entwickelte sich nur ungefähr ein Drittel des Laichs (EIKHORST 1987). Zusätzlich können sich Fertilitätsstörungen bei den Weibchen dahingehend bemerkbar machen, daß sie zum Teil gar keine Eier ablegen (vgl. GÜNTHER 1975), was zu einer weiteren Minderung der Nachkommenszahl führt.

BERGER & UZZELL (1980) ermittelten, daß *R. esculenta* mehr Eier legt als ihre Elternarten. Besonders *R. lessonae* kommt mit einer sehr geringen Eizahl aus. Wenn bei *R. esculenta* nur ein Drittel der Eier befruchtet wird, liegt die Zahl der sich entwickelnden Eier in derselben Größenordnung wie bei *R. lessonae*.

Verluste durch mangelnde Befruchtung des Laichs könnten durch eine erhöhte Überlebensrate bei den Larven ausgeglichen werden. Das Gegenteil ist der Fall. Die *esculenta*-Kaulquappen müssen wegen ihres Hybridcharakters bei der Entwicklung enorme Einbußen hinnehmen.

Die größten Verluste fordert das fast vollständige Verschwinden der lrr-Bastarde kurz nach dem Schlupf. Ungefähr jeder zweite Schlüpfling war ein lrr-Teichfrosch, aber unter den freischwimmenden Larven war dieser Genotyp nur noch ganz selten zu finden.

Zur gleichen Zeit werden noch weitere Larven ausselektiert. Da sind zunächst die Elternartnachkommen, die aus Bastardkreuzungen hervorgegangen sind. Auch die Tiere mit Introgressionen und die „Teiltriploiden“ haben nur eine minimale Überlebenschance. Ihr Anteil unter den Schlüpflingen macht circa 10% aus.

lrr-Triploide stellen unter den adulten Fröschen der untersuchten Population ungefähr 50% der Tiere, doch scheinen sie trotzdem in den frühen freischwimmenden Larvenstadien starke Einbußen hinnehmen zu müssen. Beim Schlupf waren die lrr-Bastarde noch doppelt so häufig vertreten wie die diploiden *R. esculenta* (Tab. 1). Unter den gefangenen kleinen Kaulquappen (KRL 5-15 mm) betrug ihr Anteil keine 30% mehr (Abb. 1), wobei man davon ausgehen kann, daß zu diesem Zeitpunkt fast nur noch lrr- und lr-Genotypen vertreten sind. Daraus folgt, daß selbst wenn nahezu alle Diploiden überlebten, die Zahl der lrr-Tiere auf circa  $\frac{1}{8}$  zurückging. Dies würde für die *esculenta*-Population wiederum einen

Verlust von mindestens 10 % ihrer Nachkommenschaft bedeuten. Zusammenfassend errechnet sich ein Verlust von 70-80 % der Larven für die erste Entwicklungszeit.

Berücksichtigt man nun noch, daß zwei Drittel des Laichs unbefruchtet war, erreichten in der Lehnstadter *esculenta*-Population nicht mehr als ungefähr 7 % der potentiellen Nachkommen ein Alter von 14 Tagen.

Die eingeschränkte Fertilität wird durch Selektion nicht positiv beeinflusst. Es gibt Laich, der zu annähernd 100 % befruchtet ist und anderen, aus dem fast keine Larven schlüpfen. Unter normalen Umständen würden sich die Tiere mit hoher Fertilität schnell durchsetzen, da sie die überwiegende Mehrheit der Nachkommen erzeugen. Bei der Hybridogenese ist dies aber nicht der Fall, so daß Frösche mit Fertilitätsmängeln immer wieder auftreten und nicht seltener werden. Auch das ständige Auftreten von Irr-Bastarden und Elternartnachkommen, die in der Population keine oder nur eine sehr geringe Entwicklungschance haben und damit eine enorme Gametenverschwendung darstellen, kann durch Evolutionsfaktoren nicht verhindert werden.

#### Zusammenfassung

Schlüpflinge von 11 Laichballen-Stichproben einer reinen *Rana-esculenta*-Population wurden auf ihren Genotyp untersucht. Die Mehrzahl waren triploide Irr-Bastarde. Bei im Freiland gefangenen jungen Larven stellten Diploide über 70 % der Individuen. Dieser Anteil sank während der Entwicklung allmählich auf 50 %. Irr-Triploide fanden sich nur noch vereinzelt. Elternartnachkommen, Tiere mit Introgressionen und „Teiltriploide“, die unter den Schlüpflingen auftraten, waren unter den heranwachsenden Kaulquappen nicht mehr zu finden.

#### Schriften

- BERGER, L. & J. TRUSZKOWSKI (1980): Viability and inheritance of characters in water frogs (*Rana esculenta* complex) in agrocenoses. — Genet. pol., Poznan, 21 (3): 309-323.
- BERGER, L. & T. UZZELL (1977): Vitality and growth of progeny from different egg size classes of *Rana esculenta* L. (Amphibia, Salientia). — Zoologica Pol., Lwow, Wroclaw, 26 (3/4): 291-317.
- (1980): The eggs of European water frogs (*Rana esculenta* complex) and their hybrids. — Folia biol., Krakow, 28 (1): 3-25.
- EIKHORST, R. (1980): Die systematische Stellung heimischer Grünfrösche. — Examensarbeit an der Universität Bremen, 66 S.
- (1981): Populationsgenetische Untersuchungen an Grünfröschen der Bremer Umgebung. — Beitr. Naturk. Niedersachsens, Hannover, 34: 104-111.
- (1987): Der Laich des Teichfrosches *Rana esculenta* LINAEUS, 1758 in einer reinen Bastardpopulation (Anura: Ranidae). — Salamandra, Bonn, 23 (2/3): 122-131.
- GÜNTHER, R. (1975): Untersuchungen der Meiose bei Männchen von *Rana ridibunda* PALL., *Rana lessonae* CAM. und der Bastardform „*Rana esculenta*“ L. (Anura). — Biol. Zbl., Leipzig, 94: 277-294.
- (1977): Die Erythrocytengröße als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrösche, *Rana esculenta* L. (Anura). — Biol. Zbl., Leipzig, 96: 457-466.
- (1982): Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta*-Synkleptons (Anura, Ranidae). — Zool. Anz., Jena, 211 (1/2): 43-54.

- 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**: 23-38.
- GÜNTHER, R., UZZELL, T. & L. BERGER (1979): Inheritance patterns in triploid *Rana „esculenta*“ (Amphibia, Salientia). — Mitt. zool. Mus. Berlin, **55**: 35-57.
- JEPSON, J. O. LAURELL, C. B. & B. FRANZEN (1979): Agarose gel electrophoresis. — Clin. Chem., Baltimore, New York, **25** (4): 629-638.
- SHAW, C. R. & R. PRASAD (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes — A compilation of recipes. — Biochem. Genet., New York, **4**: 297-320.
- TUNNER, H. G. (1973): Das Albumin und andere Bluteiweiße bei *Rana ridibunda* PALLAS, *Rana lessonae* CAMERANO, *Rana esculenta* LINNÉ und deren Hybriden. — Z. zool. Syst. Evol.-Forsch., Hamburg, **11**: 219-233.
- (1974): Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation. — Z. zool. Syst. Evol.-Forsch., Hamburg, **12**: 309-314.
- (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*). Eine Analyse biochemischer und morphologischer Merkmale. — Z. zool. Syst. Evol.-Forsch., Hamburg, **18**: 257-294.
- UZZELL, T. & L. BERGER (1975): Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*. — Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **127**: 13-24.
- UZZELL, T., GÜNTHER, R. & L. BERGER (1977): *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system. — Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **128**: 147-171.

Eingangsdatum: 27. Oktober 1986

Verfasser: Dr. RALF EIKHORST, Lutherstraße 1, D-2800 Bremen 1.