

Salamandra	32	2	99-112	Rheinbach, 30.6.1996
------------	----	---	--------	----------------------

Vorläufige Bemerkungen zum taxonomischen Status von *Rana temporaria honorati* HÉRON-ROYER, 1881

PETER SPERLING, MIGUEL VENCES & WOLFGANG BÖHME

Mit 7 Abbildungen und 3 Tabellen

Abstract

Preliminary remarks on the taxonomic status of Rana temporaria honorati HÉRON-ROYER, 1881.

Morphometric measurements of a total of about 200 adult frog specimens, DNA content studies, release call analyses, and differences in tadpole tooth formulas support a taxonomic distinctness of the brown frog populations from the Basses Alpes (France) from *Rana temporaria* specimens from the northern Rhineland (Germany). The subspecific name *R. t. honorati* HERON-ROYER, 1881 is considered valid for the Basses Alpes populations. These differ significantly from typical *R. temporaria* by having a larger inner metatarsal tubercle (mean ratio first toe length/tubercle length being 2,09 versus 2,83) and a lower cellular DNA content (mean 8,92 versus 9,07). Other possible differences are a higher pulse rate of release calls (60-100/s versus 30-50/s at 15 °C) and a different tooth formula of most tadpoles (1:2+2/1+1:3 versus 1:3+3/1+1:3). The morphometric measurements additionally revealed a correlation of relative hindlimb length with sex (males having relatively longer hindlimbs) and with snout-vent length (larger frogs having relatively longer hindlimbs) in *Rana temporaria*.

Key words: Amphibia: Anura: Ranidae: *Rana t. temporaria*, *Rana temporaria honorati*; morphometrics; tadpole tooth formula; DNA content; release calls.

Zusammenfassung

Morphometrische Messungen an insgesamt mehr als 200 adulten Fröschen, Untersuchungen zum DNA-Gehalt, Analysen der Befreiungsrufe und Unterschiede im Mundfeld der Kaulquappen weisen auf taxonomisch relevante Unterschiede zwischen den Braunfröschen aus den Basses Alpes (Frankreich) und den *Rana temporaria*-Populationen aus dem nördlichen Rheinland hin. Der subspezifische Name *R. t. honorati* HERON-ROYER, 1881 wird für die Basses Alpes-Populationen als gültig angesehen. Diese Tiere unterscheiden sich von typischen *R. temporaria* durch ihren größeren inneren Fersenhöcker (Mittelwert des Verhältnisses Länge erste Zehe/Länge Fersenhöcker 2,09 gegen 2,83) und durch den geringeren zellulären DNA-Gehalt (durchschnittlich 8,92 gegen 9,07). Weitere mögliche Unterschiede sind eine höhere Impulsrate der Befreiungsrufe (60-100/s gegenüber 30-50/s; bei 15 °C) und eine unterschiedliche Zahnformel der Kaulquappen (1:2+2/1+1:3 statt 1:3+3/1+1:3). Die Analyse der morphometrischen Messungen zeigt außerdem einen Geschlechtsdimorphismus in der relativen Hinterbeinlänge (Grasfroschmännchen haben relativ längere Hinterbeine als die Weibchen) und eine Abhängigkeit der relativen Hinterbeinlänge von der Kopf-Rumpf-Länge (größere Grasfrösche haben relativ längere Hinterbeine).

Schlagwörter: Amphibia: Anura: Ranidae: *Rana t. temporaria*, *Rana temporaria honorati*; Morphometrie; Kaulquappenmundfeld; DNA-Gehalt; Befreiungsrufe.

1 Einleitung

Die innerartliche Gliederung des weitverbreiteten Grasfrosches (*Rana temporaria*) ist nur sehr unzureichend erforscht. Zwar sind diverse Unterarten beschrieben worden (*Rana temporaria honorati* HERON-ROYER, 1881, *R. t. parvipalmata* SEOANE, 1885; *R. t. canigonensis* BOUBÉE, 1833; vgl. DUBOIS 1983), doch fehlt bislang eine umfassende Revision dieses Formenkomplexes, und lediglich zur genaueren Abgrenzung der nordwestspanischen Unterart *parvipalmata* sind Arbeiten publiziert worden (GALÁN 1989, VENCES 1992). Daß von einer systematischen Untersuchung der europäischen Braunfrösche durchaus noch Überraschungen zu erwarten sind, zeigt auch die Entdeckung der erst kürzlich aus den spanischen Pyrenäen beschriebenen *Rana pyrenaica* SERRA-COBO, 1993.

Seit der französische Zoologe HÉRON-ROYER 1878 von seinem Kollegen E. HONNORAT einen Braunfrosch aus den französischen Basses-Alpes erhielt und diese Hochgebirgsform drei Jahre später (HÉRON-ROYER 1881) als Unterart beschrieb, ist der Status des Taxons umstritten. KNOEPPFLER & SOCHUREK (1956) erkennen ihm Anrang zu (als *Rana honorati*), während er von GUYÉTANT (1989) als Unterart geführt wird und NÖLLERT & NÖLLERT (1992) seine Stellung als noch nicht ausreichend geklärt betrachten.

Ziel der vorliegenden Arbeit soll es sein, einen ersten Beitrag zur Abgrenzung des Taxons *honorati* von mitteleuropäischen Grasfröschen zu liefern. Zu diesem Zweck wurden morphometrische Vergleiche bei metamorphosierten Tieren angestellt sowie Kaulquappen verglichen. Weitere Hinweise erhielten wir von einer vergleichenden Analyse des zellulären DNA-Gehalts und der Befreiungsrufe von Männchen.

2 Material, Methoden und Untersuchungsgebiet

Material wurde von den folgenden Fundorten gesammelt bzw. vor Ort vermessen: 1) Wachtberg (nahe Bonn): 90 adulte Frösche, Laich; 2) Logebachtal (nahe Bonn): 28 Adulte; 3) Namedy (bei Andernach, Rheinland): 2 Männchen; 4) Le Brusquet (Basses Alpes): 2 Männchen, Laich; 5) La Javie (Basses Alpes): 1 Weibchen; 6) Blégiers (Basses Alpes, Abb. 1): 2 Männchen, 1 Weibchen; 7) Forêt de Faillefeu (Basses Alpes): Laich; 8) Faillefeu Bas Granges (Basses Alpes): 3 Männchen, 1 Weibchen; 9) Le Vernet (Basses Alpes): 2 Männchen; 10) Calizzano (Ligurische Alpen): Laich.

Die Laichballen, die der Erstautor an verschiedenen Fundorten in den Basses Alpes während der zweiten Märzhälfte 1993 sah, waren im flachen, stehenden oder schwach fließenden, Wasser abgelegt worden. Sie trieben auf der Wasseroberfläche und waren oft zu mehreren an einer Stelle abgelegt, wie es für Grasfrösche typisch ist.

Aus den Laichproben wurden Kaulquappen aufgezogen und bezüglich der Mundfeldbezahnung untersucht. Die Kaulquappen-Zahnformel wird nach DUBOIS (1995) angegeben. Die Untersuchung der Kaulquappenmundfelder wurde vom

Erstautor durchgeführt. Die Entwicklungsstadien der Quappen werden nach GOSNER (1960) angegeben.

Neben den eingangs erwähnten Exemplaren wurden auch Serien konservierter Braunfrösche aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig (ZFMK) und dem Senckenberg Museum Frankfurt (SMF) vermessen, darunter eine größere Serie von *honorati*-Exemplaren, die 1953 und 1954 von L.-P. KNOEPFFLER in Digne (Basses Alpes) gesammelt wurden (SMF 47707-47712; 47807-47809; 55700-55718) sowie rheinländische *Rana temporaria* vom Brüser Berg bei Bonn (ZFMK 54581-54619). Weiterhin wurden auch kleinere Serien aus dem ZFMK von folgenden Fundorten untersucht: Niedersachsen (Buchholz in der Nordheide, ZFMK 31460-31464; Wilhelmshaven, ZFMK 42682-42686; Wangerooge, ZFMK 40417-40418; Lucklum bei Braunschweig, ZFMK 32001; Lüneburg und Lüneburg-Lautenthal, ZFMK 28923-28924); Schleswig-Holstein (Reinbek-Vorwerksbusch, ZFMK 42674; Kaltenhofer Moor, ZFMK 30518-30521); Norditalien (Iorea, Chiapili di sopra, ZFMK 13965-13969; Alpe Pevcetti, Lago Agnol, ZFMK 13970; Valmontey/Aosta, ZFMK 8422-8423).

Im folgenden werden alle vermessenen Tiere aus den Basses Alpes zusammenfassend als Gruppe HON ($n = 40$), die rheinischen Grasfrösche als Gruppe TEMP ($n = 164$) bezeichnet. Die Tiere aus Niedersachsen und Schleswig-Holstein werden als Serie aus Norddeutschland ($n = 20$), die Exemplare von den verschiedenen italienischen Fundorten ($n = 8$) als Serie aus Norditalien zusammengefaßt.

Alle Messungen wurden vom Erstautor durchgeführt. Bei allen Tieren wurden die folgenden fünf Parameter berücksichtigt: KRL (Kopf-Rumpflänge), OS (Oberschenkelänge), US (Unterschenkelänge), Z1 (Länge der ersten Zehe), FH (Länge des inneren Fersenhöckers). Die Rohdaten der Messungen finden sich bei SPERLING (1993).

Die Messungen des zellulären DNA-Gehaltes wurden von BARBARA FRITZ (Stuttgart) nach der in ULRICH et al. (1988) beschriebenen durchflußzytometrischen Methode durchgeführt. Dabei wurden die Erythrozyten aus Blutproben von insgesamt 23 Fröschen von den Fundorten 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8 und 9 untersucht.

Für die Aufnahmen der Befreiungsrufe wurden die Frösche mit Daumen und Zeigefinger in der Achselgegend festgehalten und somit ein axillarer Amplexus imitiert. Aufnahmen aller untersuchten Tiere erfolgten am selben Tag innerhalb einer Stunde bei einer konstanten Temperatur von 15 °C. Die Aufnahmen wurden mit einem MEDAV Spektro 3.2 Lautspektrographen analysiert.

Die Ergebnisse der morphometrischen Messungen und der DNA-Analysen wurden mit Hilfe des Softwarepakets SPSS für Windows einer statistischen Analyse unterzogen. Dabei wurden, soweit im folgenden nicht anders angegeben, Rangverteilungs-Tests (Mann-Whitney-U-Tests) durchgeführt, da eine Normalverteilung der Werte nicht in jedem Fall vorausgesetzt werden konnte.



Abb. 1. Blick ins Tal der Bléone oberhalb von Prads. Lebensraum von *Rana temporaria honorati*.

View of the Bléone valley near Prads. Habitat of *Rana temporaria honorati*.

3 Ergebnisse

3.1 Zeichnung und Habitus

Die Zeichnungsmuster der Braunfrösche aus den Basses Alpes sind variabel und mit der aus *Rana temporaria*-Populationen bekannten Variationsbreite vergleichbar. Dunkle, scharf abgesetzte Flecken sind bei vielen Tieren vorhanden, der braune Schläfenfleck kann mehr oder weniger deutlich ausgeprägt sein. Die Grundfärbung reicht von schwarzbraun bis zu ocker- und sandfarben.

Im generellen Erscheinungsbild lassen sich viele der untersuchten Exemplare aus den Basses Alpes jedoch leicht von den mitteleuropäischen Braunfröschen unterscheiden; vor allem die lang erscheinenden Hinterbeine fallen dabei ins Auge (Abb. 2-4). Das Fersengelenk vieler Exemplare erreicht die Schnauzenspitze.

3.2 Morphologie

Der bei lebenden Tieren sichtbare Unterschied in der relativen Hinterbeinlänge findet sich auch bei einer statistischen Betrachtung der morphometrischen Messungen wieder. Ein Vergleich des Quotienten aus Kopf-Rumpf-Länge und Ober- zuzüglich Unterschenkel­länge ($KRL/(OS+US)$; im folgenden als relative Hinterbeinlänge bezeichnet) zwischen den rheinischen Populationen (TEMP)



Abb. 2. *Rana temporaria honnorati*, Männchen aus/male from Le B-usquet

Abb. 3. *Rana temporaria honnorati*, Männchen aus/male from Blégiers

Abb. 4. *Rana temporaria honnorati*, Weibchen aus/female from Blégiers

und den Populationen aus den Basses Alpes (HON) ergibt einen signifikanten Unterschied ($\alpha < 0,001$), auch wenn die Unterschiede (Tab. 1) sehr gering erscheinen. Die entsprechenden Werte liegen für die Gruppe TEMP bei durchschnittlich 1,025, für die Gruppe HON bei 0,992.

Eine genauere Analyse zeigt jedoch einen wesentlich stärkeren Einfluß des Geschlechts auf die relative Hinterbeinlänge. Bei beiden Gruppen haben die männlichen Grasfrösche durchschnittlich längere Hinterbeine als die weiblichen (Tab. 1); bei TEMP ist dieser Unterschied hochsignifikant ($\alpha < 0,001$), bei HON aufgrund der geringeren Datenmenge nur tendenziell erkennbar ($\alpha < 0,1$). Ein weiterer Zusammenhang ist zwischen der Kopf-Rumpf-Länge (KRL) und der relativen Hinterbeinlänge erkennbar. Je größer die Frösche, desto (relativ) längere Hinterbeine haben sie (Pearson-Korrelationskoeffizient 0,285; $\alpha < 0,001$).

Vergleicht man die relative Hinterbeinlänge der Gruppen TEMP und HON jeweils nur innerhalb eines Geschlechts, so findet man einen signifikanten Unterschied ($\alpha < 0,005$) nur bei den Weibchen, während bei den Männchen die HON-Werte innerhalb der Variationsbreite der TEMP-Serie liegen und kein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden kann ($\alpha > 0,6$).

Ein deutlicherer Unterschied zwischen den Serien HON und TEMP ergibt sich in der relativen Größe des inneren Fersenhöckers (Tab. 1). Der Quotient Z1/FH beträgt durchschnittlich 2,09 bei HON und 2,83 bei TEMP ($\alpha < 0,001$; vgl. Tab. 2), im Vergleich zur ersten Zehe hat die HON-Serie also deutlich größere Fersenhöcker als die TEMP-Serie. Dieser Unterschied in der relativen

Fundort N	KRL [mm]	OS+US [mm]	KRL/ (OS+US)	FH [mm]	Z1 [mm]	Z1/FH
TEMP M 85	72,2±4,7 (53,7-81,5)	73,3±5,5 (51,0-85,2)	0,99±0,05 (0,86-1,1)	3,4±0,5 (2,5-4,9)	9,8±0,9 (7,0-11,8)	2,90±0,43 (1,95-4,0)
TEMP W 79	74,8±6,4 (57,6-91,3)	70,6±5,9 (52,4-87,6)	1,061±0,05 (0,91-1,16)	3,4±0,5 (2,5-4,5)	9,3±0,8 (7,2-11,1)	2,76±0,34 (2,18-3,65)
HON M 29	68,9±10,1 (50,8-90,3)	70,0±10,9 (53,5-90,9)	0,986±0,04 (0,88-1,05)	4,0±0,7 (2,9-5,1)	8,3±1,2 (5,7-10,8)	2,12±0,26 (1,63-2,72)
HON W 11	74,7±14,7 (46,5-96,9)	73,7±12,9 (47,4-94,4)	1,01±0,04 (0,94-1,06)	4,3±0,9 (2,7-5,7)	8,5±1,3 (6,1-10,7)	2,01±0,23 (1,67-2,48)

Tab. 1. Absolutwerte der vermessenen Parameter der Grasfroschserien HON und TEMP. Angegeben ist der Mittelwert mit Standardabweichung und (in Klammern) Minimal- und Maximalwerte. KRL: Kopf-Rumpf-Länge; OS+US: Länge von Ober- und Unterschenkel; FH: Innerer Fersenhöcker; Z1: Länge der ersten Zehe. M: Männchen; W: Weibchen. N: Anzahl vermessener Exemplare.

Values of measurements and measurement ratios of the different *Rana temporaria* series. Mean values are given followed by standard deviations and ranges (in brackets). KRL: snout-vent-length; OS+US: length of femur and tibia; FH: length of inner metatarsal tubercle; Z1: length of first toe. M: males; W: females. N: number of specimens.

Fersenhöckergröße wird sowohl durch einen größeren Fersenhöcker (durchschnittliche absolute Fersenhöckergröße 4,06 mm bei HON, 3,42 mm bei TEMP; $\alpha < 0,001$) als auch durch eine kürzere erste Zehe der HON-Tiere verursacht (durchschnittlich 8,36 mm bei HON, 9,56 mm bei TEMP; $\alpha < 0,001$).

Eine Abhängigkeit der relativen Fersenhöckergröße vom Geschlecht ist nicht festzustellen, wohl aber eine Abhängigkeit von der Kopf-Rumpf-Länge in der HON-Serie. Größere Frösche haben in dieser Serie relativ größere Fersenhöcker (Pearson-Korrelationskoeffizient 0,42; $\alpha < 0,01$).

3.3 DNA-Gehalt

Der zelluläre DNA-Gehalt ist oft innerhalb einer Tierart relativ konstant und eignet sich, soweit bisher bekannt, bei Amphibien gut zur Unterscheidung zwischen Arten. Unterschiede im DNA-Gehalt sind ein guter Indikator für taxonomisch relevante Unterschiede zwischen Populationen; dagegen kann aus einer Übereinstimmung des DNA-Gehaltes noch nicht auf eine nahe Verwandtschaft geschlossen werden (FRITZ et al. 1994).

Bei einigen Fischarten ist allerdings eine große Variation im DNA-Gehalt zwischen Individuen einer Art bzw. einer Population festgestellt worden (LOCKWOOD et al. 1991). Aus diesem Grund faßten wir die für die insgesamt 23

Art	Fundort	Quelle	Min.	\bar{x}	Max.	N
Rth	Basses Alpes	(1)	1,63	2,09	2,72	40
Rt?	Norditalien	(1)	2,0	2,29	2,67	8
Rtt	Rheinland	(1)	1,95	2,83	4,0	164
Rtt M	Rhein-Main	(2)	?	2,79	?	127
Rtt W	Rhein-Main	(2)	?	2,68	?	95
Rtt	Norddeutschl.	(1)	2,1	2,56	3,5	16
Rtt	Polen	(3)	1,9	2,47	3,5	160
Rtt	Rumänien	(4)	?	3,2	?	?
Rt?	Pyrenäen	(5)	1,89	2,91	5,33	16
Rd M	Rhein-Main	(2)	?	2,07	?	14
Rd W	Rhein-Main	(2)	?	1,97	?	18
Ra	Polen	(3)	1,1	1,48	2,1	63
Ra	Rumänien	(4)	?	2,01	?	?
Rpy W	Pyrenäen	(6)	2,08	2,70	3,58	8
Rpy M	Pyrenäen	(6)	2,02	2,73	3,85	15

Tab. 2. Vergleich der relativen Fersenhöckergröße (Verhältnis Z1/FH) bei europäischen Braunfroscharten und -populationen. Min./Max.: Minimum- bzw. Maximum-Wert; \bar{x} : Mittelwert; N: Anzahl untersuchter Exemplare.

Comparison of the relative length of the inner metatarsal tubercle (ratio length of first toe/length of inner metatarsal tubercle) in European brown frogs. Min./Max.: minimum/maximum value; \bar{x} : mean value; N: number of specimens. M: males; W: females.

Quellen/sources: (1) vorliegende Arbeit / present study; (2) GEISSELMANN et al. (1971); (3) TOMASIK (1971); (4) FUHN (1960) fide TOMASIK (1971); (5) BALCELLS (1956); (6) SERRA-COBO (1993).

Rth: *Rana temporaria honnorati*; Rtt: *R. t. temporaria*; Rd: *R. dalmatina*; Ra: *R. arvalis*; Rpy: *R. pyrenaica*, W: Weibchen/females; M: Männchen/males.

Individuen ermittelten DNA-Gehalt-Mittelwerte in zwei Gruppen zusammen (HON, n = 12, und TEMP, n = 11) und verglichen sie statistisch miteinander. Die Mittelwerte betragen 8,92 pg/Zelle für die HON-Serie und 9,07 pg/Zelle für die TEMP-Serie (vgl. Tab. 3). Dieser Unterschied ist statistisch signifikant (U-Test $\alpha < 0,01$, t-Test $\alpha < 0,05$).

3.4 Befreiungsrufe

Beim Vergleich der Befreiungsrufe von drei männlichen Grasfröschen aus dem Rheinland (TEMP; Fundorte 1 und 2) mit drei Männchen aus den Basses Alpes (HON; Fundorte 6 und 8) zeigt sich zunächst bei den HON-Tieren ein Trend zu einer größeren Anzahl von Impulsen pro Ruf. Die entsprechenden Werte betragen 5 - 6 bei TEMP und 6 - 9 bei HON. Gleichzeitig ist die Rufdauer bei den HON-Tieren kürzer (58 - 116 ms gegen 116 - 173 ms). Diese Werte

weisen schon darauf hin, daß die Impulsrate (Impulse pro Zeiteinheit) sich zwischen den beiden Formen deutlich unterscheiden muß; tatsächlich liegt sie bei 30 - 50/s (TEMP) bzw. 60 - 100/s (HON).

Fundort / Geschlecht	DNA-Gehalt (pg/Zelle)	Fundort / Geschlecht	DNA-Gehalt (pg/Zelle)
1. <i>Rana t. temporaria</i>		2. <i>Rana t. honorati</i>	
Logebachtal / M	9,09	Le Brusquet / M	9,30
Logebachtal / M	9,20	Le Brusquet / M	8,85
Logebachtal / W	9,11	Blégiers / M	9,02
Logebachtal / W	9,06	Blégiers / M	8,93
Wachtberg / M	8,97	Blégiers / W	8,90
Wachtberg / M	9,02	Faillefeu Bas Granges / M	9,04
Wachtberg / M	9,13	Faillefeu Bas Granges / M	8,90
Wachtberg / W	8,88	Faillefeu Bas Granges / M	8,90
Wachtberg / W	9,27	Faillefeu Bas Granges / W	8,78
Namedy / M	8,94	Le Vernet / M	8,90
Namedy / M	9,09		
	$\bar{x} = 9,07 \pm 0,11$		$\bar{x} = 8,92 \pm 0,15$

Tab. 3. Zellulärer DNA-Gehalt von Erythrozyten bei den untersuchten Exemplaren von *Rana t. temporaria* aus dem Rheinland und *Rana t. honorati* aus den Basses Alpes.

Cellular DNA content of erythrocytes of the studied specimen of *Rana t. temporaria* from the Rhineland and of *Rana t. honorati* from Basses Alpes.

3.5 Kaulquappen-Mundfeld

Bereits HÉRON-ROYER (1881) hatte erkannt, daß die Kaulquappen seiner neuen Form *honorati* sich von denen anderer Grasfrösche durch das Fehlen einer Zähnenreihe unterschieden. Tatsächlich zeigt sich bei einem Vergleich von Kaulquappen der Fundorte 1 (TEMP) mit 4 und 7 (HON) eine geringere Anzahl ausgeprägter Hornzähnenreihen bei der HON-Serie. Rheinische Grasfroschquappen (TEMP) hatten in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien (Gosner-Stadien 31 - 40) immer die Zahnformel 1:3+3/1+1:3 (eine nicht unterbrochene und drei unterbrochene Hornzähnenreihen auf dem Oberkiefer; eine unterbrochene und drei nicht unterbrochene Reihen auf dem Unterkiefer; Abb. 5). Quappen aus den Basses Alpes (HON) hatten dagegen nur zwei deutliche, unterbrochene Zähnenreihen auf dem Oberkiefer (Zahnformel 1:2+2/1+1:3; Abb. 6-7). Die fehlende dritte Zähnenreihe war mitunter noch in Form eines kurzen Wulstes mit wenigen (2-3) Zähnen zu erkennen. Abweichungen von den beschriebenen Verhältnissen ergaben sich lediglich bei Tieren in sehr jungen Stadien. Kaulquappen mit deutlich ausgebildeten Hinterbeinen zeigten dagegen immer die ihrem jeweiligen Fundort entsprechende Zahnformel.

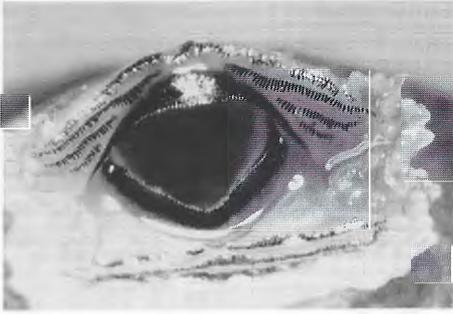


Abb. 5. Mundfeld einer Kaulquappe von *Rana t. temporaria* von Wachtberg (Bonn).
Mouthparts of a tadpole of *Rana t. temporaria* from Wachtberg (Bonn).

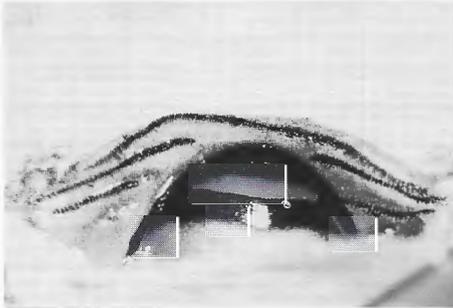


Abb. 6. Mundfeld einer Kaulquappe von *Rana temporaria honorati* vom Fundort Le Brusquet.
Mouthparts of a tadpole of *Rana temporaria honorati* from Le Brusquet.

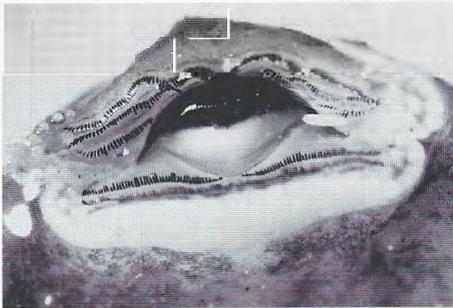


Abb. 7. Mundfeld einer Kaulquappe von *Rana temporaria honorati* vom Fundort Forêt de Faillefeu.
Mouthparts of a tadpole of *Rana temporaria honorati* from Forêt de Faillefeu.

4. Schlußfolgerungen

Unsere Untersuchungen weisen auf eine Reihe deutlicher Unterschiede zwischen den Grasfroschpopulationen aus dem Rheinland und denen aus den Basses Alpes hin. Letztere haben

- einen relativ größeren Fersenhöcker,
- einen geringeren zellulären DNA-Gehalt,
- Befreiungsrufe mit einer wesentlich höheren Impulsrate,
- Kaulquappen mit einer Reduktion der Zähnenreihen.

Handelt es sich dabei nur um klinale Unterschiede zwischen zwei Populationen einer insgesamt variablen Form, oder vertreten die untersuchten Populationen zwei voneinander differenzierte Taxa, die sich anhand der aufgeführten

Merkmale unterscheiden lassen? Ein Vergleich mit Literaturangaben stützt eher die zweite Hypothese, zeigt aber auch, wie wenig über die innerartliche Variabilität der „Allerweltsart“ *Rana temporaria* bekannt ist.

Die relative Größe des Fersenhöckers ist in der Gattung *Rana* ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zwischen den Arten. So sind die drei mitteleuropäischen Grünfrösche recht gut an der Fersenhöckergröße zu unterscheiden (z. B. NÖLLERT & NÖLLERT 1992). Auch zur Unterscheidung von *Rana temporaria* und *R. dalmatina* bzw. *R. temporaria* und *R. arvalis* kann die Fersenhöckergröße herangezogen werden (GEISSELMANN et al. 1971, TOMASIK 1971).

Die Literaturdaten zur relativen Größe des Fersenhöckers bei *R. temporaria* decken sich gut mit den von uns ermittelten Werten für die rheinländischen Populationen (vgl. Tab. 2). Auch unsere Meßdaten von Exemplaren aus Niedersachsen und Schleswig Holstein (Tab. 2) sind den TEMP-Werten ähnlich.

Grasfrösche aus den Pyrenäen scheinen ähnlich kleine Fersenhöcker wie die deutschen Populationen zu besitzen. Allerdings ist nicht auszuschließen, daß die dafür verwendete Meßserie (aus BALCELLS 1956) auch Exemplare von *Rana pyrenaica* enthält, die eine vergleichbare Fersenhöckergröße aufweist (vgl. Tab. 2; Kehrwert der von SERRA-COBO (1993) angegebenen Verhältnisse FH/Z1). GALÁN (1989) gibt die absolute Fersenhöckerlänge von 100 Exemplaren der Unterart *R. temporaria parvipalmata* an. Zwar fehlt in dieser Arbeit die Bezugsgröße „Länge der ersten Zehe“, doch läßt sich die Fersenhöckerlänge (Mittelwert: 1,34 mm) in Bezug zur Kopf-Rumpf-Länge setzen (mittleres Verhältnis $KRL/FH = 23,5$). Dieser Wert liegt näher am entsprechenden Wert der TEMP-Serie (21,5) als an dem der HON-Serie (17,4). Noch kleiner ist der Fersenhöcker nach der genannten Arbeit bei *Rana iberica* ($KRL/FH = 29,1$).

Die relative Fersenhöckergröße der HON-Serie liegt in der Größenordnung, die für *R. dalmatina* und *R. arvalis* beschrieben wird. Allerdings finden sich auch zwischen diesen Arten Unterschiede. Nach GEISSELMANN et al. (1971) wird die größere relative Länge des Fersenhöckers von *R. dalmatina* (im Vergleich zu *R. temporaria*) nur durch eine kürzere erste Zehe verursacht, während die absolute Fersenhöckergröße sich nicht von der des Grasfrosches unterscheidet. Bei *R. arvalis* (Daten aus TOMASIK 1971) und der HON-Serie ist dagegen sowohl der Fersenhöcker größer als auch die erste Zehe kürzer als bei *R. temporaria* bzw. der TEMP-Serie. Interessant ist, daß auch die acht von uns vermessenen norditalienischen Grasfrösche im Mittel relativ große Fersenhöcker aufweisen und sich tendenziell der HON-Serie annähern.

Der DNA-Gehalt von *R. temporaria* (aus Frankreich) wird in der Literatur mit 10,0 pg/Zelle angegeben (MOORE 1951, zitiert nach OELDORF et al. 1977). Die Vergleichbarkeit mit unseren Werten ist aufgrund der unterschiedlichen Methodik eingeschränkt; tendenziell liegt der durchschnittliche DNA-Gehalt der rheinischen Grasfrösche (ca. 9,1 pg/Zelle) näher an dem Literaturwert als der der Frösche aus den Basses Alpes (ca. 8,9 pg/Zelle). Ein weiterer Literaturwert für einen europäischen Braunfrosch stammt von OLMO & MORESCALCHI (1977). Diese Autoren geben 11,3 pg für *Rana graeca* (vermutlich die heutige *Rana italica*) an.

Über die Befreiungsrufe von *R. temporaria* liegen diverse Literaturangaben vor. Nach SCHNEIDER (1984) besteht der Befreiungsruf der Grasfrosch-Männchen aus 4 - 7 Impulsen bei einer Impulsrate von 40 - 45/s (Wassertemperatur 12 - 14 °C), was gut unseren Ergebnissen entspricht.

GEISSELMANN et al. (1971) zeigen ein Oszillogramm, das vier Impulse und eine Ruffdauer von ca. 40 ms erkennen läßt. Daraus ergäbe sich eine Impulsrate von etwa 100/s. Jedoch wurden die entsprechenden Aufnahmen (von Fröschen aus der Rhein-Main-Region) bei einer um 10 Grad höheren Temperatur (25 °C) gemacht als unsere Aufnahmen, was die höhere Impulsrate ziemlich exakt erklärt. Aus den Daten von SCHNEIDER (1973) für Paarungsrufe von *R. temporaria* errechnet sich eine annähernde Halbierung der Ruffdauer (und damit der Impulsrate) bei einer Temperaturerhöhung von 10 °C. Die Änderung der Impulsrate verläuft analog der Änderung der Ruffdauer, da sich die Anzahl der Impulse pro Ruf nicht ändert.

In der Literatur finden sich vergleichsweise wenige Angaben über die Mundfeldbezahnung von *Rana temporaria*-Kaulquappen nachvollziehbarer Herkunft. Während die Zeichnungen in Bestimmungsführern (z.B. NÖLLERT & NÖLLERT 1992) die für rheinische Grasfrösche typische Zahnformel 1:3+3/1+1:3 zeigen, gibt GARCÍA-PARIS (1985) an, die Zahnformel sei sehr variabel (was sich vermutlich auf spanische Populationen bezieht).

HÉRON-ROYER (1881) gibt in der Originalbeschreibung von *honorati* die Zahnformel 1:2+2/1+1:3 an, was mit unseren Daten übereinstimmt. ARILLO & BALLETO (1966) fingen dagegen in den Ligurischen Alpen (bei Calizzano, unser Fundort 10) Kaulquappen mit der Zahnformel 1:3+3/1+1:3.

GRILLITSCH & GRILLITSCH (1989) konnten nachweisen, daß in der Kaulquappenontogenese die Entwicklung der oberen Hornzähnenreihen in zentripetaler Richtung erfolgt, daß also die Zähnenreihen nahe des Hornschnabels als letzte erscheinen. Die für *honorati* typische Zahnformel repräsentiert somit ein ontogentisch früheres Stadium auf dem Weg zu der für *temporaria* typischen Formel. Aus diesem Grund ist nicht auszuschließen, daß die beobachteten Zahnformel-Unterschiede auf das Beibehalten paedomorpher Merkmale während einer beschleunigten Entwicklung der Bergform *honorati* zurückzuführen ist. Dies würde sich mit den Studien von AEBLI (1966) decken, der an Schweizer Grasfroschpopulationen Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit feststellte: Die Aufzucht von Quappen von niedrig gelegenen Fundorten (400 - 600 m ü.NN) dauerte fünf Monate, während Quappen aus Hochgebirgspopulationen (2000 m ü.NN) bereits nach zwei Monaten metamorphosierten. Generell scheinen jedoch über die Variabilität der Zahnformel von Braunfrosch-Kaulquappen nur wenige publizierte Angaben verfügbar zu sein (vgl. auch GRILLITSCH et al. 1993). Weitere Untersuchungen sind vor allem notwendig, um einen eventuellen Einfluß der Entwicklungsbedingungen (Nahrungsangebot, Wasserqualität) auf die Zahnformel zu klären.

Auffallend ist, daß trotz der Unterschiede im Habitus (auffallend lange Hinterbeine bei vielen Exemplaren der HON-Serie) keine eindeutigen morphometrischen Unterschiede in der Hinterbeinlänge der HON- und TEMP-Serien

gefunden wurden. Dies kann zum einen auf Konservierungsartefakte oder auf die Meßmethode (getrennte Messung von Ober- und Unterschenkellänge statt Messung der Gesamthinterbeinlänge) zurückzuführen sein. Zum anderen ist auch nicht völlig auszuschließen, daß sich in der HON-Serie Männchen der typischen Grasfroschform, mit relativ kürzeren Hinterbeinen, verbergen und die statistische Auswertung dadurch verfälscht wurde. KNOEPFFLER & SOCHUREK (1956) deuten an, daß typische Grasfrösche im Verbreitungsgebiet der *honorati*-Form leben. Sollte sich ein solches Vorkommen von typischen *R. temporaria* in den Basses Alpes nachweisen lassen, wäre der Artstatus für die dann sympatrisch vorkommenden *R. honorati* gesichert.

Indizien für einen solchen Artstatus lassen sich in der Literatur durchaus finden. So geben CAHET & KNOEPFFLER (1963) an, Kreuzungsexperimente zwischen *honorati*-Exemplaren und typischen Grasfröschen seien steril verlaufen. Auch die Kaulquappen mit typischer *R. temporaria*-Zahnformel, die ARILLO & BALLETO (1966) in den Ligurischen Alpen fingen, könnten auf ein gemeinsames Vorkommen von zwei Braunfroscharten in diesem Gebiet hinweisen (sofern sich die Unterschiede in der Kaulquappenzahnformel als konsistent erweisen).

Jedoch basiert keiner dieser Literaturhinweise auf einer systematischen und klar nachvollziehbaren Untersuchung. Da ein entsprechender, eindeutig dokumentierter Nachweis bislang aussteht, erscheint der Artrang für das Taxon *honorati* zur Zeit nicht gerechtfertigt. Die Populationen aus den Basses Alpes weisen allerdings in der relativen Größe des Fersenhöckers und im zellulären DNA-Gehalt so deutliche Unterschiede zu deutschen Grasfröschen auf, daß der Unterartstatus *R. temporaria honorati* HERON-ROYER, 1881 angebracht erscheint.

Danksagung

Diese Arbeit wäre ohne die Unterstützung verschiedener Personen nicht zustande gekommen. BARBARA FRITZ (Stuttgart) übernahm die Untersuchungen des DNA-Gehalts; GUSTAV PETERS (Bonn) half bei den Rufanalysen. KURT GROSSENBACHER, HARALD MARTENS und FRANK GLAW sahen das Manuskript kritisch durch. Herzlichen Dank!

Schriften

- AEBLI, H. (1966): Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). – Rev. Suisse Zool., Genf, **73**(1): 1-37
- ARILLO, A. & E. BALLETO (1966): Nuovi reperti di *Rana temporaria* L. in Liguria (Amphibia). – Natura, Mailand, **57**: 108-116.
- BALCELLS, E. (1956): Estudio morfológico, biológico y ecológico de *Rana temporaria* L. – Publ. Inst. Biol. Apl., Jaca, **24**: 81-121.
- CAHET, P. & L.P. KNOEPFFLER (1963): *Rana temporaria temporaria* dans la Sierra de Gredos (Espagne). – Vie et Milieu, Paris, **14**(4): 879-881.
- DUBOIS, A. (1983): Notes sur les Grenouilles brunes (Groupe de *Rana temporaria* Linné, 1758). II. Les Grenouilles du Mont Canigou (Pyrénées orientales). – Alytes, Paris, **2**(1): 19-26.

- (1995): Keratodont formulae in anuran tadpoles: Proposals for a standardization. – J. Zool. Syst. Evol. Research, Berlin, **33**: i-xv.
- FRITZ, B., M. VENCES & F. GLAW (1994): Comparative DNA content in *Discoglossus* (Amphibia, Anura, Discoglossidae). – Zool. Anz., Jena, **233**(3/4): 135-145.
- GALÁN, P. (1989): Diferenciación morfológica y selección de habitats en las ranas pardas del noroeste ibérico: *Rana iberica* y *Rana temporaria*. – Treb. Soc. Cat. Ictio. Herp., Barcelona, **2**: 193-209.
- GARCÍA-PARIS, M. (1985): Los Anfibios de España. – Madrid (Publicaciones de Extensión Agraria), 287 S.
- GEISELMANN, B., R. FLINDT & H. HEMMER (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* BONAPARTE. – Zool. Jb. Syst., Jena, **98**: 521-568.
- GOSNER, K.L. (1960): A Simplified Table for Staging Anuran Embryos and Larvae with Notes on Identification. – Herpetologica, Lawrence, **16**: 183-190.
- GRILLITSCH, B. & H. GRILLITSCH (1989): Teratological and ontogenetic alterations to external oral structure in some anuran larvae; (Amphibia: Anura: Bufonidae, Ranidae). – S. 276-281 in SPLECHTNA, H. & H. HILGERS (Hrsg.): Trends in Vertebrate Morphology. – Proc. 2nd Int. Symp. Vertebrate Morphology, Vienna, 1986, Fortschritte der Zoologie – Progress in Zoology, Stuttgart, 35.
- GRILLITSCH, B., H. GRILLITSCH, A. DUBOIS & H. SPLECHTNA (1993): The tadpoles of the brown frogs *Rana [graeca] graeca* and *Rana [graeca] ionalica* (Amphibia, Anura). – Alytes, Paris, **11**(4): 117-139.
- GUYÉTANT, R. (1989): *Rana temporaria*. – S. 93 in CASTANET, J. & R. GUYÉTANT (Hrsg.): Atlas de Repartition des Amphibiens et Reptiles de France. – Paris (Société Herpétologique de France), 191 S.
- HÉRON-ROYER, L.F. (1881): Note sur une nouvelle forme de Grenouille rousse du sud-est de la France (*Rana fusca honorati*). – Bull. Acad. Roy. Belgique, **3**. ser: 139-148.
- KNOEPPFLER, L.P. & E. SOCHUREK (1956): Amphibien und Reptilien zwischen Banyuls und Mentone. – Aquarien-Terrarien, Leipzig, **3**(5-6): 147-151, 181-183.
- LOCKWOOD, S.F., B.T. SEAVEY, R.E. DILLINGER, & J.W. BICKHAM (1991): Variation in DNA content among age classes of broad whitefish (*Coregonus nasus*) from the Sagavanirktok River delta. – Can. J. Zool., Ottawa, **69**: 1335-1338.
- NÖLLERT, A. & C. NÖLLERT (1992): Die Amphibien Europas. Bestimmung, Gefährdung, Schutz. – Stuttgart (Franckh-Kosmos), 382 S.
- OELDORF, E., M. NISHIOKA, & K. BACHMANN (1978): Nuclear DNA amounts and developmental rate in Holarctic anura. – Z. zool. Syst. Evolut.forsch., Hamburg, **16**: 216-224.
- OLMO, E., & A. MORESCALCHI (1978): Genome and cell sizes in frogs: A comparison with salamanders. – Experientia, Basel, **34**: 44-46.
- SCHNEIDER, H. (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). – Bonner zool. Beitr., **24**(1/2): 51-61.
- (1984): *Rana temporaria* (Ranidae) – Rufverhalten. – Publ. Wiss. Film, Sekt. Biol., Ser. **16**, Nr. 34/E2719, Göttingen, 9 S.
- SERRA-COBO, J. (1993): Descripción de una nueva especie europea de rana parda (Amphibia, Anura, Ranidae). – Alytes, Paris, **11**(1): 1-15.
- SPELRLING, P. (1993): Untersuchungen zur systematischen Stellung der Grasfrosch-Populationen aus den südostfranzösischen Bassen-Alpes innerhalb der Spezies *Rana temporaria* (LINNAEUS, 1758). – Diplomarb. Univ. Bonn, 108 + 69 S.
- TOMASIK, L. (1971): A comparative study on the morphological characters of adult specimens of the grass frog *Rana temporaria temporaria* LINNAEUS, 1758 and moor frog

- Rana arvalis arvalis* NILSSON, 1842. – Acta Zoologica Cracoviensia, Krakau, **14**(3): 217-282.
- ULRICH, W., B. FRITZ & P. FRITZ (1988): Durchflußzytometrische DNA-Bestimmung bei ausgewählten Amphibien und Reptilien-Arten. – Bonner zool. Beitr., **39**: 49-58.
- VENCES, M. (1992): Zur Biologie der nordwestspanischen Braunfrösche *Rana iberica* BOULENGER, 1879 und *Rana temporaria parvipalmata* SEOANE, 1885. – Salamandra, Bonn, **28**(1): 61-71.

Eingangsdatum: 20. Juli 1995

Verfasser: THOMAS SPERLING, MIGUEL VENCES, Prof. Dr. WOLFGANG BÖHME, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn