

Untersuchungen zum *Rana kl. esculenta* – *lessonae*-Komplex in Oberbayern

ANDREAS ZAHN

Abstract

Investigations on the Rana kl. esculenta – lessonae complex in Upper Bavaria.

The *Rana kl. esculenta*-*Rana lessonae* complex was studied in two areas in south-eastern Upper Bavaria. In both areas, the majority of frogs belonged to *R. kl. esculenta* (55% and 73%). The different percentages of *R. kl. esculenta* in the two areas may be due to different habitat preferences. Triploid individuals were not found. In *R. kl. esculenta*, there was a definite majority of females in both areas (73% and 71%). In *R. lessonae*, I caught less females (43% and 45%) than males. In one area, several juveniles showed the habitus of *Rana ridibunda*. In ponds in which reproduction occurred, the percentage of *R. kl. esculenta* was higher in juveniles (64%) than in adults (35%). A strong shift in the species composition, which could be expected in view of these values, probably is prevented by dispersal of *R. kl. esculenta* to ponds with no or very little vegetation. Such ponds are suboptimal for reproduction.

Key words: Anura: Ranidae: *Rana lessonae*, *Rana kl. esculenta*, *Rana ridibunda* morphology, erythrocyte size, Upper Bavaria.

Zusammenfassung

In zwei Gebieten Oberbayerns wurden unter den mindestens einjährigen Tieren *des R. kl. esculenta/R. lessonae*-Komplexes Anteile von 55% und 73% *R. kl. esculenta* festgestellt. Für den Unterschied werden verschiedene Habitatansprüche von *R. kl. esculenta* und *R. lessonae* diskutiert. Triploide Tiere konnten nicht nachgewiesen werden. Das Geschlechterverhältnis war in beiden Gebieten bei *R. kl. esculenta* zugunsten der Weibchen verschoben. Der Weibchenanteil betrug bei *R. kl. esculenta* 73% bzw. 71% und bei *R. lessonae* 43% bzw. 45%. Vereinzelt traten in einem Gebiet Jungtiere mit *R. ridibunda*-Habitus auf. In zehn Gewässern, in denen Reproduktion stattfand, wurde der *R. kl. esculenta* Anteil bei den Jungtieren mit dem der mindestens einjährigen Tiere verglichen. Er betrug bei den Jungtieren 64% und bei den älteren Fröschen 35%. Eine starke Verschiebung des Artenverhältnisses innerhalb weniger Generationen wird möglicherweise durch die Abwanderung vieler *R. kl. esculenta* in vegetationsarme Gewässer, die für die Reproduktion wenig geeignet sind, verhindert.

Schlagwörter: Anura: Ranidae: *Rana lessonae*, *Rana kl. esculenta*, *Rana ridibunda* Morphologie, Erythrozytenfläche, Oberbayern.

1 Einleitung

Zu den Grünfröschen Mitteleuropas zählen der Kleine Teichfrosch (*Rana lessonae* CAMERANO, 1882; nachfolgend als *R.l.* abgekürzt), der Seefrosch (*Rana ridibunda* PALLAS, 1771) sowie der Wasser- oder Teichfrosch (*Rana kl. esculenta* LINNAEUS, 1758). Letzterer stellt eine Hybridform zwischen den beiden erstgenannten Arten dar (GÜNTHER 1983, 1990, GÜNTHER & PLÖTNER 1988). *Rana kl. esculenta* (im folgenden als *R.e.* abgekürzt) lebt meist syntop mit einer der beiden Elternarten, wobei ständig Rückkreuzungen (*R.e.* × Elternart) stattfinden, bei denen wiederum

R.e. entstehen. Aus *R.e.* × *R.e.* Paarungen gehen (möglicherweise aufgrund der Homozygotie von Letalgelenen) nur selten vitale Jungtiere hervor (EIKHORST 1988, GÜNTHER 1990). In einigen Populationen werden auch triploide *R.e.* gefunden (EIKHORST 1984, GREVEN et al. 1988, GÜNTHER 1970, 1975, TUNNER 1980). Diese Tiere können der Elternart, deren Chromosomensatz doppelt vorhanden ist, morphologisch stark ähneln (EIKHORST 1984, GÜNTHER 1975, 1990). Doch lassen sie sich in der Regel anhand der größeren Erythrozyten erkennen (GÜNTHER 1977, 1990).

In Bayern ist über die Zusammensetzung von Grünfroschpopulationen wenig bekannt, da bei Amphibienkartierungen insbesondere zwischen *R.l.* und *R.e.* nur selten unterschieden wurde (KRACH & HEUSINGER 1992). Das erschwert die Abschätzung des Bestandes und der Gefährdung dieser Lurche erheblich. Im Zuge einer ökologischen Untersuchung an *R.e.*-*R.l.*-Populationen in Oberbayern (ZAHN 1990, 1996a,b) wurde deshalb auch die Artenzusammensetzung erfaßt. Die Ergebnisse dieses systematischen Teils der Studie werden im folgenden dargestellt.

2 Material und Methode

Zur Unterscheidung der Grünfrösche wurden die Relationen Tibiallänge-Fersenhöckerlänge (TL/HL), Länge der 1. Zehe - Fersenhöckerlänge (ZL/HL) und Kopf-Rumpf-Länge - Tibiallänge (KRL/TL) verwendet (Tab. 1; vgl. EIKHORST 1984, GÜNTHER 1968, 1973, 1990). Zusätzlich wurde die Form des Fersenhöckers berücksichtigt. Um zu prüfen, ob triploide *R.e.* in den untersuchten Populationen vorkommen, wurden Erythrozytenflächen vermessen.

Untersucht wurden Grünfrösche aus zwei Gebieten im Südosten Oberbayerns. Das 36 km² große Gebiet A liegt in den würmeiszeitlichen Jungmoränen östlich des Inns zwischen den Orten Wasserburg und Gars. Das 200 km² große Gebiet B beginnt 6 km östlich von A und erstreckt sich zwischen den Orten Kraiburg und Kienberg. Es umfaßt Altmoränen und Hochterrassenschotterflächen. Gebiet A liegt zwischen 413-550 m, Gebiet B zwischen 416-565 m über NN. Untersucht wurden Grünfroschbestände an Toteiskesseln und Teichen, wie sie von *R.l.* und *R.e.* bevorzugt werden (GÜNTHER 1990, ZAHN 1996a). Tiere aus Altwässern im unteren Inntal, in denen auch *R. ridibunda* vorkommt (ZAHN et al. 1991), wurden nicht in die Untersuchung einbezogen.

| | KRL:TL | TL:HL | ZL:HL |
|-----------------------|--------|-----------|-----------|
| <i>R. ridibunda</i> | <2,0 | >8,1 | >2,2 |
| <i>R.e.</i> (diploid) | >2,0 | 7,0 - 8,5 | 2,0 - 2,5 |
| <i>R.l.</i> | >2,2 | <7,0 | < 2,1 |

Tab. 1. Morphologische Daten bei mitteleuropäischen Tieren; nach Günther (1990). Relationen: Kopf-Rumpf-Länge / Tibiallänge (KRL:TL), Tibiallänge / Fersenhöckerlänge (TL:HL), Länge der ersten Zehe (Digitus primus) / Fersenhöckerlänge (ZL:HL).

Morphological characters of individuals from Central Europe (Günther 1990). Ratios: body length / length of the tibia (KRL:TL); length of the tibia / length of the inner metatarsal tubercle (TL:HL); length of the first toe (digitus primus) / length of the inner metatarsal tubercle (ZL:HL).

Im Zeitraum Mai bis Juli 1989 wurden 457 mindestens einjährige Frösche gefangen, davon 322 aus Gebiet A und 135 aus Gebiet B, und mit einer Schublehre vermessen. Auch wurde die Form des Fersenhöckers (Typ *R.e.*, *R.l.* oder *R. ridibunda*) notiert. Von den gefangenen Fröschen wurden bei 215 Tieren aus A und 115 aus B durch einen Stich in die Zehenspitze Blutproben (luftgetrockneter Ausstrich) gewonnen und die Durchschnittsfläche von jeweils 10-20 Erythrozyten ermittelt.

In beiden Gebieten wurden im August insgesamt 249 diesjährige Jungtiere gefangen (195 in A und 54 in B). Davon wurden 29 Tiere vermessen. Da in diesen Fällen die Bestimmung nach der Vermessung mit der zunächst erfolgten Zuordnung aufgrund der Größe und Form des Fersenhöckers (optischer Eindruck) übereinstimmte, wurden die übrigen 220 Tiere nur nach dem Fersenhöcker beurteilt, da der *R.e.*-Anteil unter den Jungtieren lediglich abgeschätzt werden sollte.

3 Ergebnisse

3.1 GEBIET A

Nach morphologischen Kriterien konnten nicht alle 322 Tiere eindeutig zugeordnet werden (Abb. 1), so daß an dieser Stelle darauf verzichtet werden muß, die Mittelwerte und die Häufigkeitsverteilung der Maße für *R.e.* und *R.l.* anzugeben. Insbesondere wiesen etliche Frösche eine für ihre Körpermaße untypische Form des Fersenhöckers auf. Bei einigen Tieren von *R.e.*-Habitus ergaben sich Körpermaße, die über die in der Literatur als charakteristisch angegebenen Werte hinausgehen und die somit für *R. ridibunda* typisch wären (TL/HL > 8,5; ZL/HL > 2,5).

Die 215 Blutproben, die etwa im gleichen Umfang von morphologisch *R.l.* bzw. *R.e.* zugeordneten Tieren stammen, wiesen mittlere Erythrozytenflächen von 240-343 μm^2 (Mittelwert: 282; Standardabweichung 16,5) auf.

Abbildung 2a zeigt, daß die Erythrozytengröße etwa normalverteilt ist und kein Wert deutlich nach oben abweicht, wie es für triploide Tiere typisch wäre. In keinem Fall werden die von GÜNTHER (1977) angegebenen Werte triploider Tiere erreicht. Die Tieren mit den größten mittleren Erythrozyten (> 320) konnten morphologisch eindeutig als *R.l.* oder *R.e.* bestimmt werden.

Geht man von einem Fehlen triploider Tiere aus und nimmt man an, daß die „Grenze“ zwischen *R.e.* und *R.l.* etwa bei einem TL/HL Verhältnis von 7 und einem ZL/HL Verhältnis von 2 verläuft (vgl. Abb. 1), so kann man auf ein Verhältnis von etwa 45% *R.l.* zu 55% *R.e.* im Gebiet A schließen. Unter den so abgegrenzten *R.l.* betrug der Weibchenanteil bei den 135 adulten (mindestens zweijährigen) Tieren 43%. Bei den *R.e.* zugeordneten adulten Tieren (109) handelte es sich in 73% der Fälle um Weibchen. Dieser Wert weicht signifikant von einem 1:1 Verhältnis ab ($\alpha < 0,001$, Binomialtest, zweiseitig).

3.2 GEBIET B

Von 115 in diesem Gebiet gefangenen Tieren wurden die mittleren Erythrozytenflächen gemessen (Abb. 2b), wobei sich Werte von 238-336 μm^2 ergaben (Mittelwert: 278; Standardabweichung 18,9). Wie in Gebiet A wurden keine deutlich nach oben abweichenden Werte gefunden, aus denen auf das Vorkommen triploider Tiere geschlossen werden könnte.

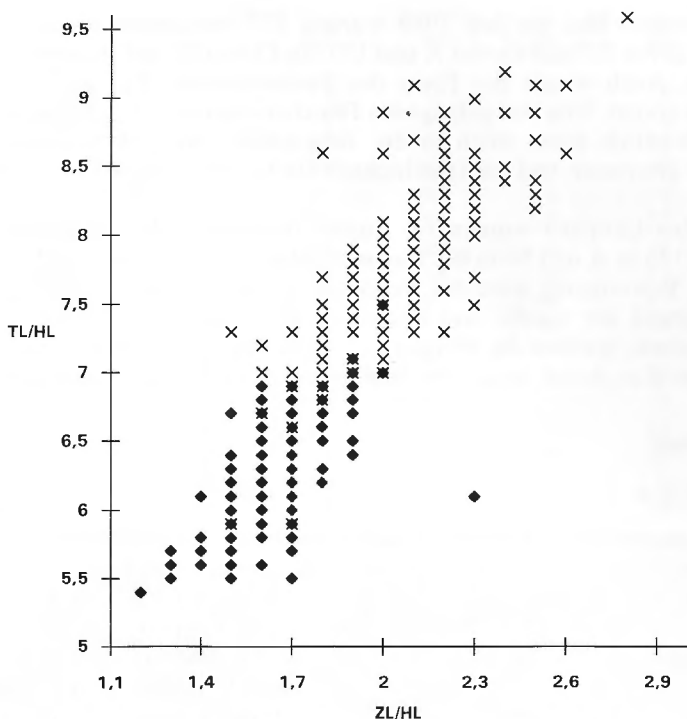


Abb.1. Beziehung zwischen den Quotienten TL/HL und ZL/HL (vgl. Tab. 1) bei gefangenen Tieren des Gebiets A (n = 322). Zusätzlich ist die Form des Fersenhöckers berücksichtigt: ◆: Typ *Rana lessonae*, X: Typ *Rana kl. esculenta*

Relation between the parameters TL/HL and ZL/HL (see Table 1) in 322 frogs of area A. Shape of the inner metatarsal tubercle: ◆: *Rana lessonae* type, X: *Rana kl. esculenta* type

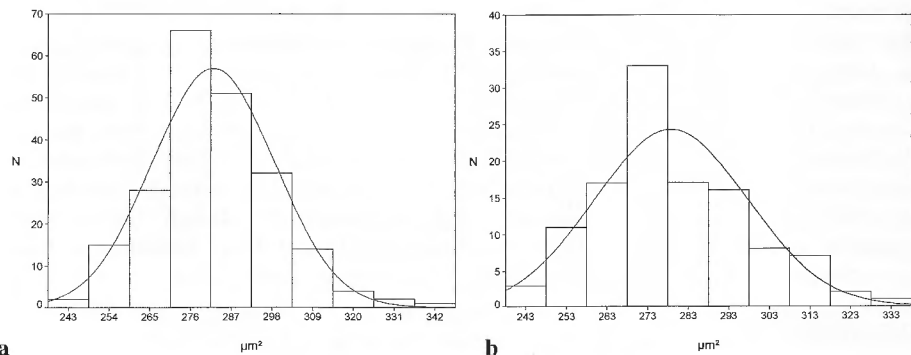


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der mittleren Erythrozytenflächen gefangener Tiere und Normalverteilungskurve. N: Anzahl der Individuen.

Normal curve superimposed on the frequency distribution of the average area of the erythrocytes. N: number of individuals.

a: Gebiet A (area A): n = 215 b: Gebiet B (area B): n = 115

Die meisten Tiere ließen sich morphologisch eindeutig zuordnen (Abb. 3), auch wenn einige Tiere untypische Höckerformen aufwiesen. Wie in Gebiet A erreichten einige Tiere mit *R.e.*-Habitus *R. ridibunda*-Maße. Teilt man die Stichprobe nach den Körpermaßen auf („Grenze“: TL/HL = 7; ZL/HL = 2), handelt es sich bei 37 Tieren (27%) um *R.l.* und bei 98 Individuen (73%) um *R.e.* Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Maße bei beiden Formen. Der Weibchenanteil unter den adulten (mindestens zweijährigen) Tieren betrug 45% bei *R.l.* (n = 22) und 71% bei *R.e.* (n = 77). Auch hier weicht bei *R.e.* der Wert signifikant von einem 1:1 Verhältnis ab ($p < 0,001$, Binomialtest, zweiseitig).

3.3 JUNGTIERE

Bei den vermessenen Jungtieren ließen sich *R.l.* und *R.e.* gut unterscheiden (Abb. 4). Tabelle 3 gibt einen Überblick über die gemessenen Daten. Bezieht man die Jungfrösche mit ein, die lediglich nach optischen Kriterien bestimmt wurden, so betrug in den zehn Gewässern, in denen die Jungen gefangen wurden, der *R.e.*-Anteil unter den mindestens einjährigen Tieren 34% (n = 176) und unter den Jungtieren 64% (n = 249).

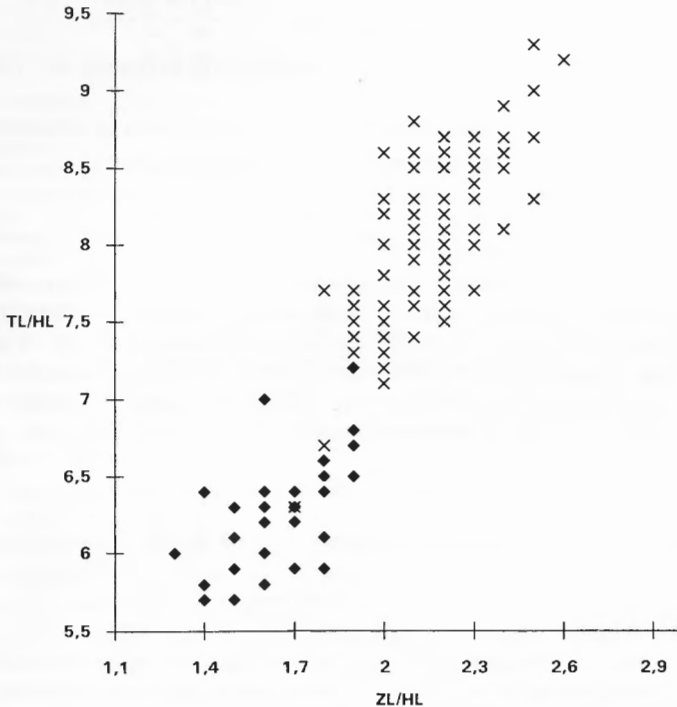


Abb. 3. Beziehung zwischen den Quotienten TL/HL und ZL/HL (vgl. Tab. 1) bei gefangenen Tieren des Gebiets B (n = 135). Siehe Abbildung 1 zur Erklärung der Symbole.

Relation between the parameters TL/HL and ZL/HL (see Table 1) in 135 frogs of area B. See Figure 1 for explanation of symbols.

| | <i>R. esculenta</i> (n = 98) | | | <i>R. lessonae</i> (n = 37) | | |
|--------|------------------------------|------|------|-----------------------------|------|------|
| | $\bar{x} \pm \text{s.d.}$ | Min. | Max. | $\bar{x} \pm \text{s.d.}$ | Min. | Max. |
| ZL/HL | 2,16 \pm 0,02 | 1,8 | 2,6 | 1,66 \pm 0,16 | 1,3 | 1,9 |
| KRL/TL | 2,16 \pm 0,01 | 1,9 | 2,4 | 2,30 \pm 0,09 | 2,2 | 2,6 |
| TL/HL | 8,06 \pm 0,05 | 7,1 | 9,3 | 6,25 \pm 0,36 | 5,7 | 7 |

Tab. 2. Morphologische Daten der gefangenen Tiere im Gebiet B; zur Erklärung der Abkürzungen siehe Tabelle 1.

Morphological characters of individuals caught in area B; see Table 1 for explanation of abbreviations.

\bar{x} : Mittelwert (mean); s.d.: Standardabweichung (standard deviation).

| | <i>R. esculenta</i> (n = 25) | | | <i>R. lessonae</i> (n = 4) | | |
|--------|------------------------------|------|------|----------------------------|------|------|
| | $\bar{x} \pm \text{s.d.}$ | Min. | Max. | $\bar{x} \pm \text{s.d.}$ | Min. | Max. |
| ZL/HL | 2,15 \pm 0,15 | 1,9 | 2,5 | 1,50 \pm 0,12 | 1,4 | 1,7 |
| KRL/TL | 2,20 \pm 0,13 | 2 | 2,4 | 2,35 \pm 0,04 | 2,3 | 2,4 |
| TL/HL | 7,71 \pm 0,43 | 6,9 | 8,7 | 5,91 \pm 0,52 | 5,6 | 6,7 |

Tab. 3. Morphologische Daten der gefangenen Jungtiere; zur Erklärung der Abkürzungen siehe Tabelle 1.

Morphological characters of juveniles; see Table 1 for explanation of abbreviations.

\bar{x} : Mittelwert (mean); s.d.: Standardabweichung (standard deviation).

In einem nur mit adulten *R.e.* besiedelten Gewässer des Gebiets B wurden neben drei jungen *R.e.* auch vier Jungfrösche von *R. ridibunda*-Habitus (Färbung, Höckerform) gefangen. Zwei dieser Tiere wurden vermessen (TL/HL: 9,4 und 9,5; ZL/HL: 2,5 und 2,6). Sie sind in Abbildung 4 berücksichtigt. Eines der Jungtiere wurde im Terrarium gehalten und verstarb nach etwa zwei Monaten normalen Wachstums plötzlich ohne erkennbare Ursache.

4 Diskussion

In beiden untersuchten Gebieten scheint es sich um *R.e./R.l.*-Mischpopulationen mit diploiden *R.e.* zu handeln. Bei GÜNTHER (1977) betrug die Erythrozytenfläche bei diploiden Tieren etwa 245-295 μm^2 (Mittelwerte: *R. ridibunda*: 272 μm^2 ; *R.e.*: 282 μm^2 ; *R.l.*: 280 μm^2) und bei triploiden *R.e.* 354-446 μm^2 (Mittelwert 391 μm^2). GREVEN et al. (1988) fanden bei diploiden *R.e.* und *R.l.* eine Schwankungsbreite der mittleren Erythrozytenfläche von 254-376 μm^2 . Zwei triploide Weibchen wiesen mittlere Flächen von 484 und 480 μm^2 auf. Zwar unterscheiden sich die gefundenen Größenbereiche, doch wurde in beiden Fällen keine Überschneidung diploider und triploider Tiere beobachtet. In der vorliegenden Studie war die Schwankungsbreite der gefundenen Erythrozytenflächen größer als bei GÜNTHER (1977).

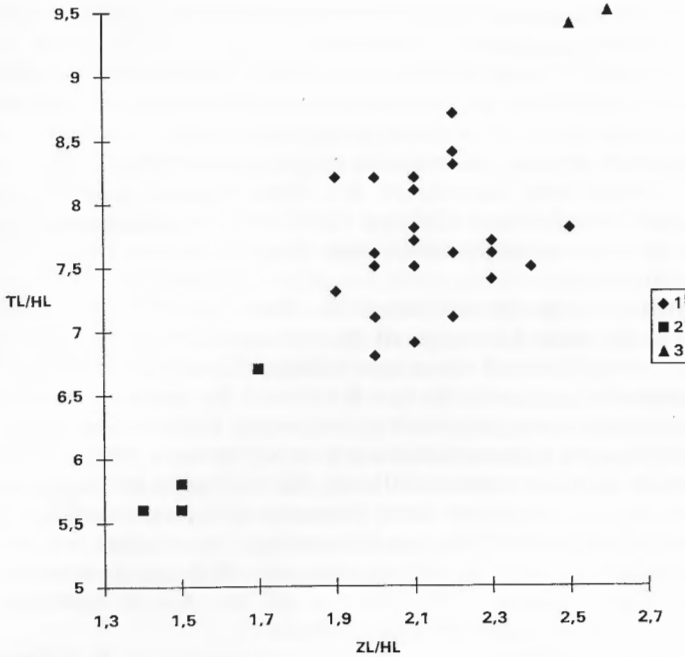


Abb. 4. Beziehung zwischen den Quotienten TL/HL und ZL/HL (vgl.Tab.1) bei gefangenen Jungtieren (n = 29). Zusätzlich ist die Form des Fersenhöckes berücksichtigt: 1: Typ *Rana* kl. *esculenta*; 2: Typ *Rana lessonae*; 3: Typ *Rana ridibunda*.

Relation between the parameters TL/HL and ZL/HL (see Table 1) in frogs of area B. Shape of the metatarsal tubercle: 1: *Rana* kl. *esculenta* type; 2: *Rana lessonae* type; 3: *Rana ridibunda* type.

Daß in einigen Populationen nicht alle Grünfrösche nach morphologischen Kriterien sicher einzuordnen sind, ist bekannt (GÜNTHER et al. 1991, NÖLLERT & NÖLLERT 1992). So wurden diploide *R.e.* mit Maßen, die nach Tabelle 1 bereits deutlich im *R. ridibunda*-Bereich liegen, auch in anderen Gebieten gefunden (GÜNTHER 1975). Bei TUNNER & DOBROWSKY (1976), die *R.e.* vom Neusiedler See untersuchten, lag sogar der Mittelwert des TL/HL-Verhältnisses bei über 8,5. Von der Schwierigkeit, diploide *R.e.* von *R.l.* nach morphologischen Kriterien zu unterscheiden (wie im Gebiet A) berichten auch GREVEN et al. (1988), die Grünfrösche in Nordrhein-Westfalen untersuchten.

In beiden Untersuchungsgebieten war bei *R.e.* das Geschlechterverhältnis stark zugunsten der Weibchen verschoben. TUNNER und DOBROWSKY (1976) berichten, daß auch in einer *R.l.* - *R.e.* Population am Neusiedler See die Weibchen bei *R.e.* stark überwogen (98%).

Beide Gebiete unterscheiden sich deutlich hinsichtlich der Zusammensetzung der beiden Formen. Der Anteil von *R.e.* ist in Gebiet B deutlich höher als in A. Dies dürfte ökologische Gründe haben (ZAHN 1996a). Während die meisten *R.l.* in Gewässern mit ausgeprägter Röhrichtzone oder ausgedehnten Bereichen mit

Schwimmblatt- und submerser Vegetation gefunden wurden, waren vegetationsarme Gewässer vorwiegend mit *R.e.* besiedelt. Vegetationsarme Gewässer waren in Gebiet B häufiger als in A. Daneben waren die Entfernungen zwischen den Gewässern im Gebiet B viel größer als in A. Dadurch könnte gleichfalls *R.e.* begünstigt werden, denn die Grünfrösche pflanzten sich nur in 42% der Gewässer des Gebiets A und in 16% der Gewässer in B fort (ZAHN 1996a). Viele Bestände sind somit auf Zuwanderung angewiesen. *R.e.* wandert jedoch nach HEYM (1974) weiter als *R.l.* und besiedelt nach GÜNTHER (1990) auch schneller neue Gewässer. Somit sollte er die isolierteren Gewässer ohne Reproduktion in Gebiet B leichter erreichen können als *R.l.*

Bei den Jungtieren steht der viel höhere *R.e.*-Anteil außer Zweifel, auch wenn die Bestimmung, die meist nur aufgrund des Fersenhöckers erfolgte, möglicherweise unsicherer war als bei den vermessenen älteren Grünfröschen. Ohne entsprechende Regulationsmechanismen, die den *R.e.*-Anteil der heranwachsenden Tiere in den Laichgewässern verringern, wäre eine schnelle Veränderung des *R.e./R.l.*-Verhältnisses in wenigen Generationen zu erwarten (GÜNTHER 1983, 1990). Denkbare Mechanismen sind die unterschiedlichen Habitatsprüche. Möglicherweise bleiben die meisten *R.l.* in den von ihnen bevorzugten vegetationsreichen Gewässern, die zugleich den höchsten Reproduktionserfolg ermöglichen, während viele *R.e.* in vegetationsärmere Habitats mit ungünstigeren Reproduktionsbedingungen abwandern: In vegetationsarmen Gewässern ist der *R.e.*-Anteil signifikant höher als in vegetationsreichen Gewässern (ZAHN 1996a).

Mehrere Autoren erwähnen das Auftreten einzelner junger *R. ridibunda* als Folge von *R.e.*×*R.e.*-Kreuzungen trotz im allgemeinen geringer Vitalität dieser Nachkommenschaft [vgl. zusammenfassende Darstellung von GÜNTHER (1990) und EIKHORST (1988)]. So lassen sich die Funde von Jungtieren mit *R. ridibunda*-Habitus im Untersuchungsgebiet erklären.

Da adulte Seefrösche nicht gefunden wurden, sterben die Jungtiere vermutlich vor Erreichen der Geschlechtsreife, wobei auch die für *R. ridibunda* ungünstigen Überwinterungsbedingungen in den flachen, eutrophen Teichen eine Rolle spielen können (LUTSCHINGER 1988, NOPP & TUNNER 1985, TUNNER 1978, TUNNER & NOPP 1979).

Danksagung

Ich danke Prof. E. J. FITTKAU für die Betreuung der Arbeit und M. MEINL für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Schriften

- EIKHORST, R. (1984): Untersuchungen zur Verwandtschaft der Grünfrösche. – Diss. Univ. Bremen: 154 S.
- (1988): Der *Rana esculenta*-Komplex – Ein Überblick über 20 Jahre Wasserfroschforschung. – In: GÜNTHER, R. & R. KLEWEN: Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960-1987) der europäischen Wasserfrösche. – Jahrb. Feldherpetol., Duisburg, Beih. 1: 7-22.
- GREVEN, H., D. GLANDT & I. SCHINDELMEISER (1988): Zur Kenntnis der Wasserfrösche Nordrhein-Westfalens. Untersuchungen an einer *Rana esculenta/Rana lessonae*-Population des Teichgutes Hausdülmen. – In: GÜNTHER, R. & R. KLEWEN: Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960-1987) der europäischen Wasserfrösche. – Jahrb. Feldherpetol., Duisburg, Beih. 1: 105-116.

- GÜNTHER, R. (1968): Morphologische und ökologische Untersuchungen zur Unterscheidung von *Rana esculenta* und *Rana ridibunda*. – Zool. Jb. Syst., Jena, **95**(1-2): 229-264.
- (1970): Der Karyotyp von *Rana ridibunda* und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* (Anura, Amphibia). – Biol. Zentralblatt, Leipzig, **89**(3): 327-343.
- (1973): Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünfröschen und den Bastardcharakter von *Rana esculenta* (Anura). – Zool. Anz., Jena, **190**(3/4): 250-285.
- (1975): Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, *Rana esculenta* L. in der DDR (Anura, Ranidae). – Mitt. Zool. Mus. Berlin, **51**(1): 145-158.
- (1977): Die Erythrozytengröße als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrösche, *Rana esculenta* (Anura). – Biol. Zentralbl., Leipzig, **96**(4): 457-466.
- (1983): Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta* Synkleptons (Anura, Ranidae). – Zool. Anz., Jena, **211**(1/2): 43-54.
- (1990): Die Wasserfrösche Europas. – Die neue Brehm Bücherei, Wittenberg-Lutherstadt (A. Ziemsen Verlag), 288 S.
- GÜNTHER, R. & J. PLÖTNER (1988): Zur Problematik der klonalen Vererbung bei *Rana* kl. *esculenta*. – In: GÜNTHER, R. & R. KLEWEN: Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960-1987) der europäischen Wasserfrösche. – Jahrb. Feldherpetol., Duisburg, Beih. **1**: 23-46.
- GÜNTHER, R., J. PLÖTNER & I. TETZLAFF (1991): Zu einigen Merkmalen der Wasserfrösche (*Rana* synkl. *esculenta*) des Donau-Deltas. – Salamandra, Bonn, **27**(4): 246-265.
- HEYM, W.-D. (1974): Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der mittleren und nördlichen Niederlausitz. – Mitt. Zool. Mus. Berlin, **50**(2): 263-285.
- KRACH, E. & G. HEUSINGER (1992): Anmerkungen zur Bestandsentwicklung und Bestands-situation der heimischen Amphibien. – Schr.-R. Bayer. Landesamt Umweltschutz, München, **112**: 19-64.
- LUTSCHINGER, G. (1988): Zur Überwinterung der Wasserfrösche in den Donau- und Marchauen (Österreich). – In: GÜNTHER, R. & R. KLEWEN: Beiträge zur Biologie und Bibliographie (1960-1987) der europäischen Wasserfrösche. – Jahrb. Feldherpetol., Duisburg, Beih. **1**: 153-160.
- NÖLLERT, A. & C. NÖLLERT (1992): Die Amphibien Europas. – Stuttgart (Franckh-Kosmos) 382 S.
- NOPP H. & H.G. TUNNER (1985): Zur Sauerstoffbindung des Blutes von *Rana ridibunda* PALL., *Rana lessonae* CAM. und *Rana esculenta* L. (Ranidae, Anura) bei normaler und erniedrigter Sauerstoffspannung. – Sitz.-ber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I, Wien, **194**(1-5): 125-130.
- TUNNER, H.G. (1978): Zur Morphologie junger Wasserfrösche aus verschiedenen zusammengesetzten Populationen. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **81**: 465-474.
- (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen. – Z. zool. Syst. Evolutionsforschung, Hamburg, Berlin, **18**(4): 257-297.
- TUNNER, H.G. & T. DOBROWSKY (1976): Zur morphologischen, serologischen und enzymologischen Differenzierung von *Rana lessonae* und der hybridogenetischen *Rana esculenta* aus dem Seewinkel und dem Neusiedlersee (Österreich, Burgenland). – Zool. Anz., Jena, **197**(1/2): 6-22.
- TUNNER, H.G. & H. NOPP (1979): Heterosis in the common European water frog. – Naturwissenschaften, Wien, New York, **66**: 268-269.

- ZAHN, A. (1996a): Habitat isolation and habitat quality – consequences for populations of the *Rana esculenta / lessonae* complex. – Spixiana, München, **19**: 327-340.
- (1996b): Beobachtungen zur Migration von Grünfröschen (*Rana lessonae*-kl. *esculenta*-Komplex). – Mitt. LARS Bayern, München, **15**(1): 45-48.
- ZAHN, A., S. STEIGER, B. PETRI & G. FÖRSTERRA (1991): Amphibienkartierung im Landkreis Altötting. – Schr.-R. Bayer. Landesamt Umweltschutz, München, **113**: 113-117.

Eingangsdatum: 12. Dezember 1995

Verfasser: Dr. ANDREAS ZAHN, Hermann-Löns-Str. 4, D-84478 Waldkraiburg.