Beitr. Naturk. Niedersachsens 34 (1981): 104 – 111

Populationsgenetische Untersuchungen an Grünfröschen der Bremer Umgebung

von

Ralf Eikhorst

Einleitung

In Mitteleuropa findet man drei morphologisch mehr oder weniger gut abgrenzbare Angehörige der Gattung Rana, die wegen ihrer überwiegend grünen Rückenfärbung als Grünfrösche bezeichnet werden. Es handelt sich um die drei Formen, die als Rana ridibunda Pallas 1771 (Seefrosch), Rana "esculenta" Linné 1758 (Wasser- oder Teichfrosch) und Rana lessonae Camerano 1882 (Kleiner Wasserfrosch) benannt wurden.

Rana "esculenta" steht morphologisch zwischen den beiden anderen Formen. Durch Kreuzungsexperimente wurde ermittelt, daß es sich um einen Bastard zwischen Rana ridibunda und Rana lessonae handelt (Berger 1967, 1968, 1969, 1970, 1971a, b, 1973). Berger fand bei seinen Kreuzungen polnischer Grünfrösche, daß Rana "esculenta" nicht fähig ist, sich selbst zu reproduzieren. Die Form erhält sich durch Rückkreuzung mit einer Elternart, wobei sich keine intermediären Exemplare bilden. Dies wird mit der Hybridogenese erklärt. Bei der Hybridogenese wird immer derselbe Chromosomensatz des Hybriden ausgeschlossen. Es kommt zu keinen Rekombinationen. Demzufolge haben alle Gameten des Hybriden ein identisches Genom (Schultz 1969, Tunner 1973, Graf & Müller 1979).

Günther entdeckte dann, daß die Gegebenheiten in der DDR anders geartet sind als in den Untersuchungsgebieten Österreich, Schweiz und Polen. Hier findet man reine Rana "esculenta"-Populationen, bei denen die Bastarde in der Lage sind, sich mit ihresgleichen fortzupflanzen. Ein hoher Prozentsatz dieser Frösche besitzt einen triploiden Chromosomensatz (Günther 1970, 1973, 1975, 1977). Reine Rana "esculenta"-Populationen wurden später auch in Polen (Uzzell & Berger 1975) und Holland (Wijnands 1977) entdeckt.

Material - Fang und Fundorte

Es wurden eine Grünfroschpopulation in Bremen und drei im Bremer Umland ausgewählt. Dabei wurde ein anmooriges Gewässer aufgesucht, aber auch in der Nähe der Weser gefangen, um den unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen von Rana lessonae und Rana ridibunda gerecht zu werden (Günther 1974). Um noch einen nördlicheren Fundort einzubeziehen, wurde eine Grünfroschpopulation auf Fehmarn in Schleswig-Holstein mit in die Untersuchung genommen. Insgesamt kamen 99 adulte Frösche zur Untersuchung. Von diesen Exemplaren waren nur 13 Weibchen. Dies liegt darin begründet, daß man sich beim Fangen in der Dunkelheit zu den rufenden Männchen hin orientiert.

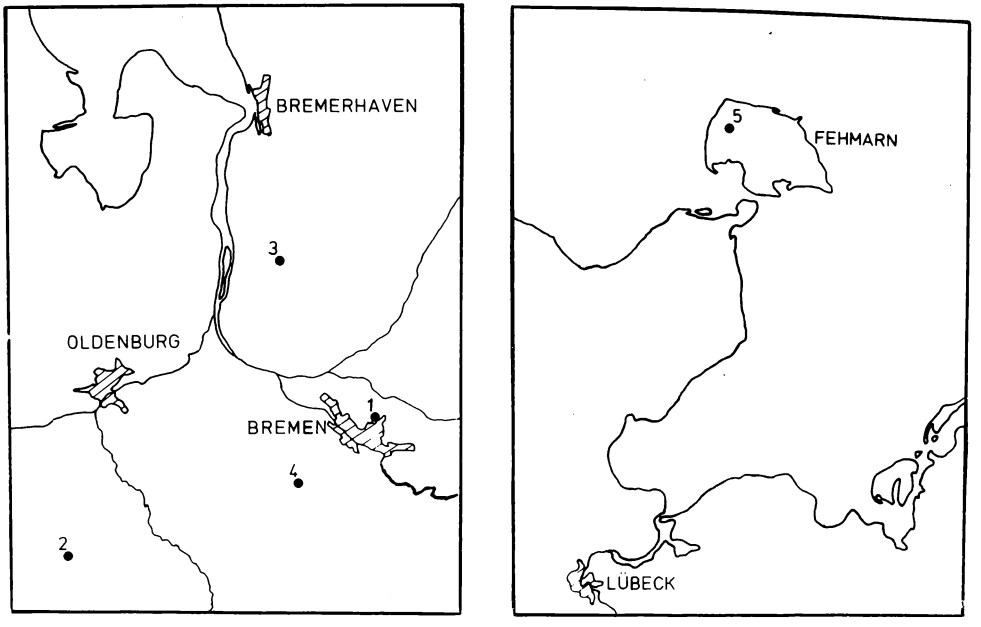

Abb. 1: Fundorte: Bremen (1), Ahlhorn (2), Lehnstedt (3), Steller Heide (4), Schlagsdorf (5).

Elektrophorese von Albumin

Da bei alleiniger Betrachtung der morphologischen Merkmale ein Überschneidungsbereich unvermeidbar ist, wurde zur Bestimmung der Grünfrösche eine Elektrophorese des Blutserums durchgeführt. Die Wandergeschwindigkeit bzw. Doppelbande des Albumins ist für jeweils eine der drei Grünfroschformen kennzeichnend (Tunner 1972, 1973). Als Trägersubstanz der Elektrophorese wurde Agarosegel gewählt (Teisberg 1970, Farhud 1972).

Die Frösche aus Ahlhorn, Schlagsdorf (Fehmarn), Lehnstedt und Steller Heide waren durchweg Rana "esculenta". Es ist folglich wahrscheinlich, daß es sich bei diesen vier Populationen um reine Rana "esculenta"-Populationen handelt. Von den 23 Exemplaren, die in den Teichen auf dem Bremer Universitätsgelände gefangen wurden, waren 21 nach ihren Albuminbanden Rana ridibunda. Zwei Tiere schien ihre Doppelbande als Rana "esculenta" auszuweisen. Da sie aber morphologisch klar Rana ridibunda zugerechnet werden mußten, wird die Doppelbande als Resultat einer Introgression von Rana lessonae-Genen gedeutet (vgl. Uzzell & Berger 1975, Günther & Hähnel 1976).

Triploidie

Das für die Elektrophorese des Serums abgenommene Blut fand gleichzeitig für einen Blutausstrich Verwendung. Anhand der Kerngröße der Erythrocyten kann man triploide Frösche erkennen (Uzzell 1963, 1964). Unter dem Mikroskop erscheinen die Erythrocytenkerne als elliptische Fläche, die nach der Formel $\pi \cdot a \cdot b$ berechnet wurde. Es wurden jeweils 25 Kerne pro Frosch vermessen. Die Mittelwerte der Kernflächen lagen zwischen 36,1 μm^2 und 82,6 μm^2.

In Abb. 2 sind die Mittelwerte aller Frösche in Form eines Säulendiagramms dargestellt. Es ergibt sich eine zweigipfelige Häufigkeitsverteilung, jedoch besteht ein sehr breiter Bereich, in dem eine eindeutige Zuordnung zum einen oder anderen Gipfel nicht möglich ist. Betrachtet man jedoch die einzelnen Populationen getrennt voneinander (Abb. 3), so zeigt sich in allen Fällen eine mehr oder weniger deutliche Lücke zwischen zwei Wertegruppen, womit eine Unterscheidung in diploid und triploid möglich wird. Die genaue Lage dieser Lücke scheint populationsspezifisch zu sein. Das Messen der Zellkerngröße ergibt also nicht eine so deutliche Trennung wie das Messen der Gesamtfläche der Erythrocyten (vgl. Günther 1977).

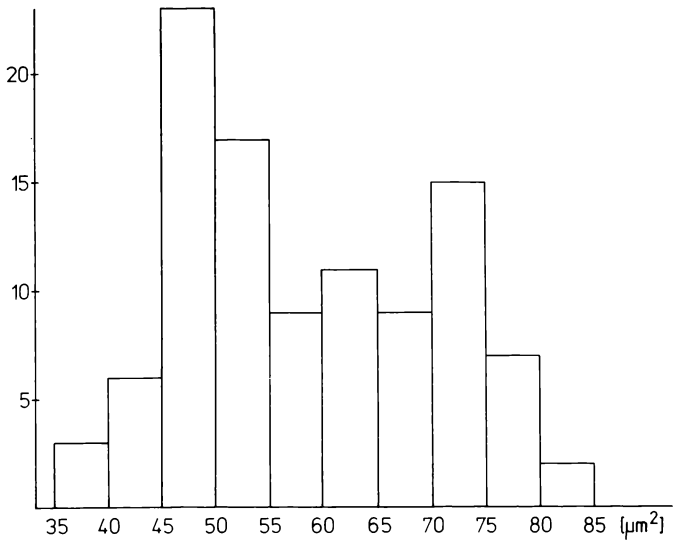

Abb. 2: Häufigkeitsverteilung (Ordinate, Individuenanzahl) der Erythrocytenkernflächen für alle fünf Populationen gemeinsam.

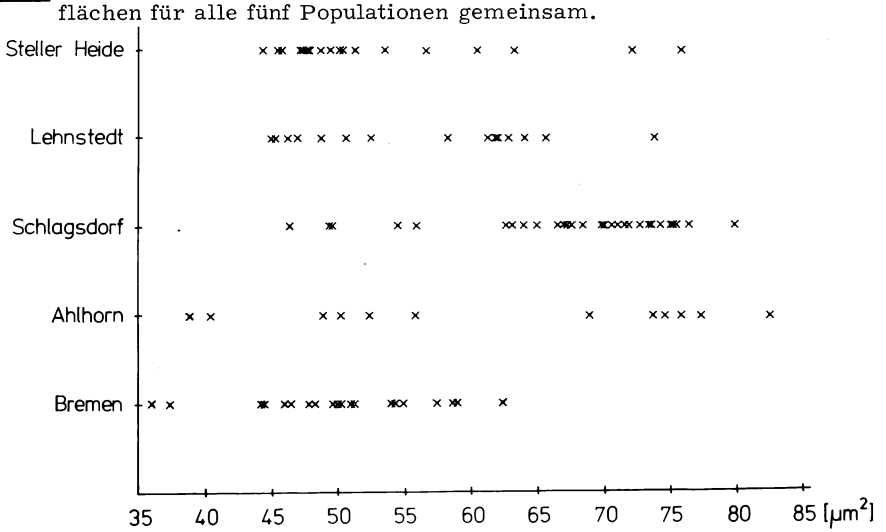

Abb. 3: Erythrocytenkernflächen, nach Populationen getrennt aufgetragen.

Bei der Bremer Population ist davon auszugehen, daß alle untersuchten Individuen diploid sind, da es sich um eine reine Rana ridibunda-Population handelt. Es ist bei dieser Population eine relativ hohe Kerngröße für diploide Zellen zu beobachten. Bei den Tieren aus der Steller Heide mußten drei Frösche und bei denen aus Lehnstedt ein Individuum als unsicher eingestuft werden. Die Anzahlen der diploiden und triploiden Exemplare und ihr prozentualer Anteil sind in Tab. 2 zusammengefaßt.

Tab. 1: Überblick über die Fangexkursionen

Fangdatum	Fundort	gefangene Tiere insgesamt	Männchen	Weibchen
16.5.79	Bremen (Universitätsgelände)	11	10	1
17.5.79	Ahlhorn (Fischteich)	12	12	-
26.5.79	Schlagsdorf (Dorfteich)	30	29	1
27.5.79	Bremen (Universitätsgelände)	12	6	6
3.6.79	Lehnstedt (Ziegeleiteich)	15	11	4
20.6.79	Steller Heide (anmoorige Teiche)	19	18	1

Tab. 2: Der Anteil diploider und triploider Frösche in den fünf untersuchten Populationen

	Bremen	Ahlhorn	Schlagsdorf	Lehnstedt	Steller Heide
Anzahl diploid	23	6	4	7-8	13-15
in %	100	50	13	ca. 50	ca. 75
Anzahl triploid	0	6	25	7-8	4-6
in %	0	50	83	ca. 50	ca. 25

Bioakustik

Die Unterscheidung der drei Grünfroschformen ist mit Hilfe des Paarungsrufes möglich. Besonders leicht ist es, Rana ridibunda abzugrenzen. Sein Paarungsruf wird als "Meckern" oder "Keckern" (Günther 1969) bezeichnet. Der abgehackte Eindruck ist durch die geringe Impulsfrequenz bedingt (ca. 10/s). Rana "esculenta" und Rana lessonae sind als "Schwirrer" zu bezeichnen. Die Impulszahl pro Sekunde ist höher als bei Rana ridibunda. Rana lessonae "schwirrt" mit noch höherer Frequenz als Rana "esculenta" (Günther 1969, Ebendal 1979, Schneider et al. 1979).

Die Paarungsrufe der Grünfrösche wurden im Freiland mit einem Richtmikrophon aufgenommen. Da die Ruffrequenz und -dauer von der Wasser- bzw. Lufttemperatur abhängen, wurden diese beiden Parameter gemessen (Schneider 1973, Schneider et al. 1979). Es wurden Aufnahmen in Bremen, Schlagsdorf und in der Steller Heide gemacht.

Es bereitete keine Schwierigkeiten, "Schwirrer" und "Keckerer" zu unterscheiden, d.h. Rana ridibunda mit Hilfe seines Paarungsrufes zu identifizieren. In der Population auf dem Bremer Universitätsgelände hört man ausschließlich Rana ridibunda. Das Erscheinungsbild des Paarungsrufes aus Schlagsdorf ist typisch für Rana "esculenta". In der Steller Heide vernimmt man die Paarungsrufe von allen drei Grünfroschformen, obwohl bislang nur Rana "esculenta" gefangen wurden. Abb. 6 zeigt einen lessonae-artigen Ruf aus dieser Population.

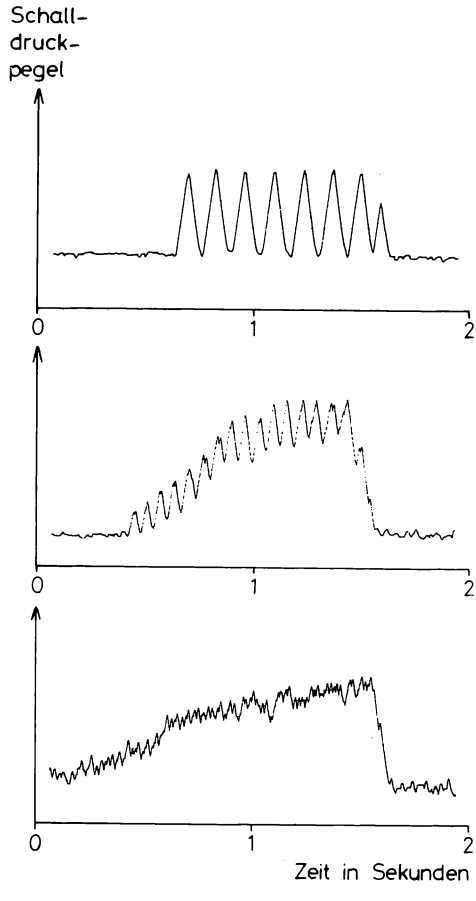

Abb. 4: (oben) Paarungsruf von Rana ridibunda aus Bremen. Lufttemperatur: 11° C; Wassertemperatur: 15° C.

Abb. 5: (Mitte) Paarungsruf von Rana "esculenta" aus Schlagsdorf. Lufttemperatur: 18° C; Wassertemperatur: 18° C.

Abb. 6: (unten) Rana lessonae-artiger Paarungsruf aus der Steller Heide. Lufttemperatur: 13,5° C; Wassertemperatur: 20° C.

Diskussion

Ein Ergebnis der Untersuchungen ist, daß kein Rana lessonae gefunden wurde. Man muß vermuten, daß diese Elternart in Norddeutschland selten ist. Der Teich in der Steller Heide wurde speziell aufgesucht, um Rana lessonae zu finden, da hier ein flaches, anmooriges Gewässer vorliegt, welches dem Biotop entspricht, das diese Froschform bevorzugt (Günther 1974). Trotzdem gelang kein Nachweis. Allerdings hört man hier den Paarungsruf von Rana lessonae, so daß möglicherweise die Art an dieser Stelle doch existiert und zufällig der Stichprobe entging. Sichere Nachweise von Rana lessonae aus dem nordwestdeutschen Flachland liegen bisher nur aus dem Osnabrücker Raum (Hemmer 1977) und aus der Nähe des Harzes (Meineke 1980)

vor. In den Niederlanden sind Nachweise von Wijnands (1977) erbracht, und in der DDR hat Günther (1974) von verschiedenen Punkten Rana lessonae beschrieben. Nach seinen Ergebnissen nimmt die Häufigkeit von Rana lessonae nach Westen ab, was mit dem Fehlen im Bremer Raum in gutem Einklang steht.

Die auf dem Bremer Universitätsgelände untersuchte Grünfroschpopulation erwies sich als reines Rana ridibunda-Vorkommen. Diese Fundstelle im Bereich der Weser entspricht dem für diese Form angegebenen Biotop (Günther 1974). Aufgrund der Lautäußerungen des "Keckerns" erfolgten weitere Nachweise für Gewässer in der Umgebung der Wesernebenflüsse Ochtum, Wümme und Hamme. Geht man von dem Unterscheidungsmerkmal Paarungsruf aus, ist der Schluß erlaubt, daß Rana ridibunda in diesen Regionen als einzige Grünfroschform vorkommt. Bei der Elektrophorese des Blutserums zeigten zwei Tiere der Bremer Population eine Albumindoppelbande, die als Resultat einer Introgression von lessonae-Genen erklärbar ist. Introgressionen existieren in geringem Umfang im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes. Es wird vermutet, daß dieser Effekt hauptsächlich in Rana ridibunda-Rana "esculenta"-Populationen auftritt (Uzzell et al. 1977). Wie die hier ausgetauschten Gene dann in eine reine Rana ridibunda-Population gelangen, ist unbekannt.

Die vier Rana "esculenta"-Populationen unterscheiden sich morphologisch untereinander, und es existiert eine große Varianz innerhalb jeder einzelnen. Manche Rana "esculenta" - hauptsächlich wurden diese Tiere in Schlagsdorf gefunden - besaßen eine olivgrüne Färbung auf dem Rücken. Diese Frösche hatten in der Regel auch gräuliche Schallblasen und eine stark pigmentierte Unterseite. Sie sahen Rana ridibunda ähnlich, obwohl sie kleiner waren. Es erscheint plausibel, daß dies triploide Tiere mit einem doppelten ridibunda-Chromosomensatz sind. Mit der Elektrophorese auf Agarose läßt sich dies nicht feststellen.

Rana ridibunda ist am "Keckern" leicht zu erkennen. Die Paarungsrufe von Rana "esculenta" aus Schlagsdorf (Fehmarn) waren so, wie man es für den Hybriden kennt. Wieso man in der Steller Heide die Paarungsrufe aller drei Grünfroschformen hört, ist unbekannt. Bisher wurden nur Rana "esculenta" gefangen. Hier kann man über die Ursache des Phänomens nur spekulieren. Möglicherweise sind Rana lessonae und Rana ridibunda doch in geringer Anzahl in der Population vorhanden, so daß sie zufällig noch nicht gefangen wurden. Vielleicht sind sie aus Kreuzungen Rana "esculenta" x Rana "esculenta" entstanden. Eine zweite Möglichkeit wäre, daß die triploiden Rana "esculenta" ähnlich der Elternart rufen, von der sie zwei Chromosomensätze besitzen. Aber dann müßte man solche Rufer auch in anderen reinen Rana "esculenta"-Populationen finden. Bei den bioakustischen Untersuchungen sind viele Fragen aufgeworden worden, für die noch Antworten gesucht werden müssen.

Zusammenfassung

Untersucht wurden 99 Grünfrösche aus fünf Populationen - eine aus dem Wesertal in Bremen, drei von den Geestrücken der Umgebung und eine von Fehmarn (Schleswig-Holstein). Serologische, cytologische, bioakustische und auch morphologische Untersuchungsmethoden wurden vergleichend für jede Population angewendet.

Die Elektrophorese des Albumins wies die Populationen außerhalb Bremens als reine Rana "esculenta"-Populationen aus. Rana lessonae wurde nicht gefunden. Bei der Stichprobe aus der Bremer Population zeigten die Frösche überwiegend Rana ridibunda-Albuminbanden; zwei Tiere besaßen "esculenta"-typische Doppelbanden. Diese werden als Ergebnis von Introgression gedeutet, da die übrigen Untersuchungsmethoden die Frösche als eindeutige Rana ridibunda auswiesen.

In den reinen Rana "esculenta"-Populationen waren 25 bis 83 % der Frösche triploid, was mit den Ergebnissen von Günther (1974) aus der DDR gut übereinstimmt.

Rana ridibunda ist durch den Paarungsruf des "Keckerns" leicht zu bestimmen. Bei der Population in der Steller Heide hört man die Paarungsrufe aller drei Grünfroschformen, obwohl nur Rana "esculenta" gefangen wurde.

Summary: Studies in population genetics of Northwest German green frogs.

I report here a comparative investigation on the serology, cytology, vocal behaviour and morphology of 99 green frogs from 5 different Northwest German populations (Weser valley in Bremen, neighbouring elavated dry land, island of Fehmarn, Schleswig-Holstein).

The populations outside of Bremen were identified by albumin electrophoresis as pure Rana "esculenta". Rana lessonae have not been found. In the sample taken from Bremen there were generally albumin bands of the Rana ridibunda type. However two animals showed the typical double bands of Rana "esculenta". These patterns appear to be a result of introgression because all other methods strongly indicated the animals to be Rana ridibunda.

In the pure Rana "esculenta" populations 25 to 83 % of the frogs were triploid which agrees with the results of Günther (1974) on frogs from the German Democratic Republic.

Rana ridibunda is easily identified by its mating call. In one location (Steller Heide) the mating calls of all three types of green frogs are uttered although only Rana "esculenta" was caught.

Schrifttum

Berger, L. (1967): Embryonal and larval development of F_1 generation of green frogs different combinations. Acta Zool. Cracoviensia 12: 123-160. - Berger, L. (1968): Morphology of the F_1 generation of various crosses within Rana esculenta-complex. Acta Zool. Cracoviensia 13: 301-324. - Berger, L. (1969): Systematyka zab zielonych. Przeglad Zoologici - Wroclaw 13: 219-238. - Berger, L. (1970): Some characteristics of the crosses within Rana esculenta complex in postlarval development. Annales Zool. 27: 373-416. - Berger, L. (1971a): Sex ratio in the F_1 progeny within forms of Rana esculenta complex. Genetica Polonica 12: 87-101. - Berger, L. (1971b): Viability, sex and morphology of F_2 generation within forms of Rana esculenta-complex. Zool. Poloniae 21: 345-393. - Berger, L. (1973): Systematics and hybridization in European green frogs of Rana esculenta complex. J. Herp. 7: 1-10. - Ebendal, T. (1979): Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (Rana esculenta complex). Mitt. Zool. Mus. Berlin 55, 1: 143-152. - Farhud, D. D. (1972): Untersuchungen über Genetik und Populationsgenetik des C'3 ($ß_{1c}$-Globulin). Dissertation. Mainz. - Graf, J.-D., u. W. P. Müller (1979): Experimental gynogenesis provides evidence of hybridogenetic reproduction in the Rana esculenta complex. Experientia 35: 1574-1576. - Günther, R. (1969): Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung Rana (Amphibia). Forma Functio 1: 263-284. - Günther, R. (1970): Der Karyotyp von Rana ridibunda Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei Rana esculenta L. (Anura, Amphibia). Biol. Zbl. 89: 327-342. - Günther, R. (1973): Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grün-

fröschen und den Bastardcharakter von Rana esculenta L. (Anura). Zool. Anz. 190: 250-285. - Günther, R. (1974): Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR. Mitt. Zool. Mus. Berlin 50: 287-298. - 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. - Günther, R. (1977): Die Erythrozytengröße als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrösche, Rana "esculenta" L. (Anura). Biol. Zbl. 96: 457-466. - Günther, R., u. 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. 197: 23-38. - Hemmer, H. (1977): Studien an einer nordwestdeutschen Grünfroschpopulation als Beitrag zur Bestimmungsproblematik und zur Rolle der Selektion im Rana esculenta-Komplex. Salamandra 13: 166-173. - Meineke, T. (1980): Untersuchungen zum Vorkommen der Grünfrösche (Rana ridibunda, Rana lessonae, Rana esculenta) im Raum Herzberg am Harz und Northeim (Süd-Niedersachsen). Beitr. Naturk. Niedersachsens 33: 44-55. - Schneider, H. (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae. Bonn. Zool. Beitr. 24: 51-61. - Schneider, H., H. Tunner u. W. Hödl (1979): Beitrag zur Kenntnis des Paarungsrufes von Rana lessonae Camerano 1882 (Anura, Amphibia). Zool. Anz. (Jena) 202: 20-28. - Schultz, R. J. (1969): Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost Poeciliopsis (Poeciliidae) and other vertebrates. Amer. Natur. 103: 605-609. - Teisberg, P. (1970): High voltage agarose gel electrophoresis in the study of C'3-polymorphism. Vox - Sang. 19: 47-56. - Tunner, H. G. (1972): Serologische und morphologische Untersuchungen zur Frage der Artabgrenzung bei Wasserfröschen aus der Umgebung von Mainz (Rhein-Main-Gebiet). Z. Zool. Syst. Evol. - Forsch.10: 127-132. - 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. 11: 219-233. - Uzzell, T. (1963): Natural triploidie in salamanders related to Ambystoma jeffersonianum. Science 139 (3550): 113-115. - Uzzell, T. (1964): Relations of the diploid and triploid species of the Ambystoma jeffersonianum complex (Amphibia, Caudata). Copeia 1964 (2): 257-300. - Uzzell, T., u. L. Berger (1975): Electrophoretic phenotypes of Rana ridibunda, Rana lessonae, and their hybridogenetic associate, Rana esculenta. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 127: 13-24. - Uzzell, T., R. Günther u. L. Berger (1977): Rana ridibunda and Rana esculenta: a leaky hybridogenetic system. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 128: 147-171. - Wijnands, H. E. J. (1977): Distribution and habitat of Rana esculenta complex in the Netherlands. Netherlands Journal of Zoology 27 (3): 277-286. -

Anschrift des Verf.: Ralf Eikhorst, Lobsienstr. 1, 2800 Bremen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Eikhorst Ralf

Artikel/Article: Populationsgenetische Untersuchungen an Grünfröschen der Bremer Umgebung 104-111