

Laichablage und Embryonalentwicklung von Springfrosch (*Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840) und Grasfrosch (*Rana temporaria* LINNAEUS, 1758) in einem syntopen Vorkommen (Anura: Ranidae)

Spawning and embryonic development in syntopic
Rana dalmatina BONAPARTE, 1840, and *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758
(Anura: Ranidae)

CHRISTIAN BAUMGARTNER & NORBERT BITSCHI & NORBERT ELLINGER
& BIRGIT GOLLMANN & GÜNTER GOLLMANN & MICHAEL KÖCK
& ELKE LEBETH & ANDREA WARINGER-LÖSCHENKOHL

ABSTRACT

Clutches of the Agile Frog (*Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840) and the Common Frog (*Rana temporaria* LINNAEUS, 1758) were examined in the flood retention basin of the Mauerbach stream in Vienna (Austria). The breeding season of *R. dalmatina* began more than three weeks earlier than that of *R. temporaria*, but ended at about the same time. Aggregated egg masses were predominant in *R. temporaria*, whereas clutches of *R. dalmatina* were deposited singly and usually attached to vegetation. In both populations, depths of oviposition (water depths above spawn) and depths of the water body at the oviposition site had similar means, but differed in their distribution. In both populations, the mean egg diameters were the same. Even at early stages of embryonic development, species identification was accomplished by electrophoresis of lactate dehydrogenase. Although the clutches were on the average deposited two weeks earlier in *R. dalmatina* than in *R. temporaria*, their lower rates of embryonic development and advanced stage at hatching caused them to hatch at the same time as *R. temporaria*. The mean duration of embryonic development of *R. dalmatina* (30.6 d) was considerably longer than that of *R. temporaria* (11.9 d); in *R. dalmatina*, it was less affected by the increase of water temperatures in late spring. Hatching success was high in both *R. dalmatina* (86%) and *R. temporaria* (79%).

KURZFASSUNG

Im Retentionsbecken des Mauerbaches in Wien (Österreich) wurden im Frühjahr 1995 die Gelege von Springfrosch (*Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840) und Grasfrosch (*Rana temporaria* LINNAEUS, 1758) untersucht. Die Laichperiode des Springfrosches begann mehr als drei Wochen vor jener des Grasfrosches, endete aber etwa gleichzeitig. Drei Viertel der Grasfroschgelege waren in größeren Verbänden abgelegt, während Springfroschgelege durchwegs einzeln und zumeist an Strukturen befestigt waren. Bei beiden Arten zeigten die Gewässertiefen am Ablageort und die Ablagetiefen der Gelege unter der Wasseroberfläche unterschiedliche Verteilung, aber fast idente Mittelwerte. Kein Unterschied bestand im durchschnittlichen Eidurchmesser der Populationen. Durch Enzymelektrophorese (Lactat-Dehydrogenase) war bereits in frühen Embryonalstadien die eindeutige Artbestimmung möglich. Obwohl die Springfroschgelege im Mittel zwei Wochen vor denen des Grasfrosches abgelegt wurden, bedingten langsamere Embryonalentwicklung und fortgeschrittenes Schlüpfstadium des Springfrosches einen gleichen durchschnittlichen Schlüpftermin bei beiden Arten. Mit 30,6 Tagen lag die durchschnittliche embryonale Entwicklungsdauer des Springfrosches deutlich über jener des Grasfrosches (11,9 Tage); die Erwärmung der Gewässer im späteren Frühjahr verkürzte die Entwicklungszeit der Grasfroschembryonen stärker als die der Springfroschembryonen. Der Schlüpferrfolg lag mit 86% (Springfrosch) und 79% (Grasfrosch) bei beiden Arten sehr hoch.

KEY WORDS

Rana dalmatina, *Rana temporaria*; life-history, spawning, egg size, embryonic development, hatching, electrophoresis

EINLEITUNG

Springfrosch (*Rana dalmatina* BONAPARTE, 1840) und Grasfrosch (*Rana temporaria* LINNAEUS, 1758) haben in weiten

Teilen Europas einander überschneidende Verbreitungsgebiete. Der Springfrosch besiedelt darin aber meist wärmere, tieferge-

legene Lebensräume, sodaß gemeinsame Vorkommen dieser beiden Braunfroscharten eher selten sind (CABELA & TIEDEMANN 1985; BLAB 1986; KOLLAR 1990a, b). Diese unterschiedliche Einnischung dürfte vor allem physiologische Ursachen haben (z. B. Temperaturbeziehungen), aber möglicherweise auch das Ergebnis von Konkurrenz sein (GEISSELMANN & al. 1971; RIIS 1991).

Falls Konkurrenz zwischen Springfrosch und Grasfrosch stattfindet, ist sie besonders im Larvenstadium zu erwarten (RIIS 1988, 1991). Für das Ergebnis von Konkurrenz unter Kaulquappen ist oft der Schlupfzeitpunkt entscheidend ('priority effects' - ALFORD & WILBUR 1985; WILBUR & ALFORD 1985; ALFORD 1989; GASCON 1992); damit kommt dem Zeitpunkt der Laichablage große Bedeutung zu. Auch die räumliche Verteilung des Laichs und die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit können bei sympatrischem Auftre-

ten die Möglichkeiten für zwischenartliche Konkurrenz, und ihr Ergebnis, wesentlich beeinflussen.

Wir untersuchten das Ablachen von Springfrosch und Grasfrosch, die in Tümpeln im Retentionsbecken des Mauerbachs bei Hadersdorf (Wien, 14. Bezirk) syntop vorkommen. Im Zuge der Umgestaltung der Rückhaltebecken des Wienflusses soll der Mauerbach wieder durch dieses Becken geleitet werden, eine starke Veränderung dieser Kleingewässer steht also bevor. Eine Bestandsaufnahme der Froschpopulationen und die Charakterisierung ihrer Fortpflanzungsbiologie, insbesondere der Laichplätze, schien auch hinsichtlich der zukünftigen Gestaltung dieses Feuchtbiotops angebracht.

Da die Artbestimmung nach Gestaltsmerkmalen und Ablagesituation bei Braunfroschgelegen nicht immer gesichert möglich ist, wurde jeder Laichballen mittels Enzymelektrophorese analysiert.

MATERIAL UND METHODEN

Untersuchungsgebiet und -zeitraum

Die untersuchten Laichgewässer befinden sich im 14. Wiener Gemeindebezirk im Retentionsbecken des Mauerbachs, knapp oberhalb dessen Einmündung in den Wienfluß (Abb. 1). Der Mauerbach verläuft in diesem Bereich in einem befestigten Kanal; nur bei extremem Hochwasserstand (zuletzt 1991) überflutet der Bach das Retentionsbecken. Die Wasserführung der Kleingewässer hängt daher weitgehend von lokalem Niederschlag und Grundwasserführung ab; in manchen Jahren (1992, 1993) waren sie schon im Mai fast vollständig ausgetrocknet. Je nach Wasserstand lassen sich einzelne Tümpel mehr oder weniger klar abgrenzen, zu Untersuchungsbeginn wurde eine Einteilung in zehn Gewässer getroffen (Abb. 1, Tab. 1). Die Tümpel 2, 3, 4, 5 und 8 erschienen gegenüber den Jahren zuvor wenig verändert. Die anderen Kleingewässer waren durch Pflegemaßnahmen im vorangegangenen Winter stark beeinflusst: Bei den Tümpeln 1, 9 und 10 fanden wir das Weidengebüsch zurückgeschnitten vor, sodaß sie stärker sonnenexponiert waren als in früheren Jahren. Eine Fläche am südöstlichen Ende des

Beckens war frisch gerodet, dort in den Fahrspuren entstandene Tümpel wurden als Nummer 6 und 7 erfaßt.

Bei der ersten Begehung am 3. März 1995 fanden wir - wider Erwarten - schon Laichballen vor. Die Datenerhebung begann am 7. März 1995; bis 23. April 1995 wurden die Tümpel täglich kontrolliert und die unten angeführten Daten erfaßt. Die Tage, an denen wegen der niedrigen Temperaturen kein Ablachen der Frösche oder Schlüpfen der Larven zu erwarten war (8., 14., 17., 22., 29. März; 9., 10., 14. und 16. April), blieben von den Erhebungen ausgenommen.

Messung von Wasserstand, Temperatur und Niederschlag

In jedem Tümpel setzten wir einen Lattenpegel, in den Tümpeln 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 10 wurden Minimum-Maximum Thermometer etwa 15 cm unter der Wasseroberfläche angebracht. Im Bereich von Tümpel 6 installierten wir ein Ombrometer, dessen Niederschlagswerte durch Daten eines gleichartigen Ombrometers an einem ca. 2,3 km entfernten Standort ergänzt wurden.

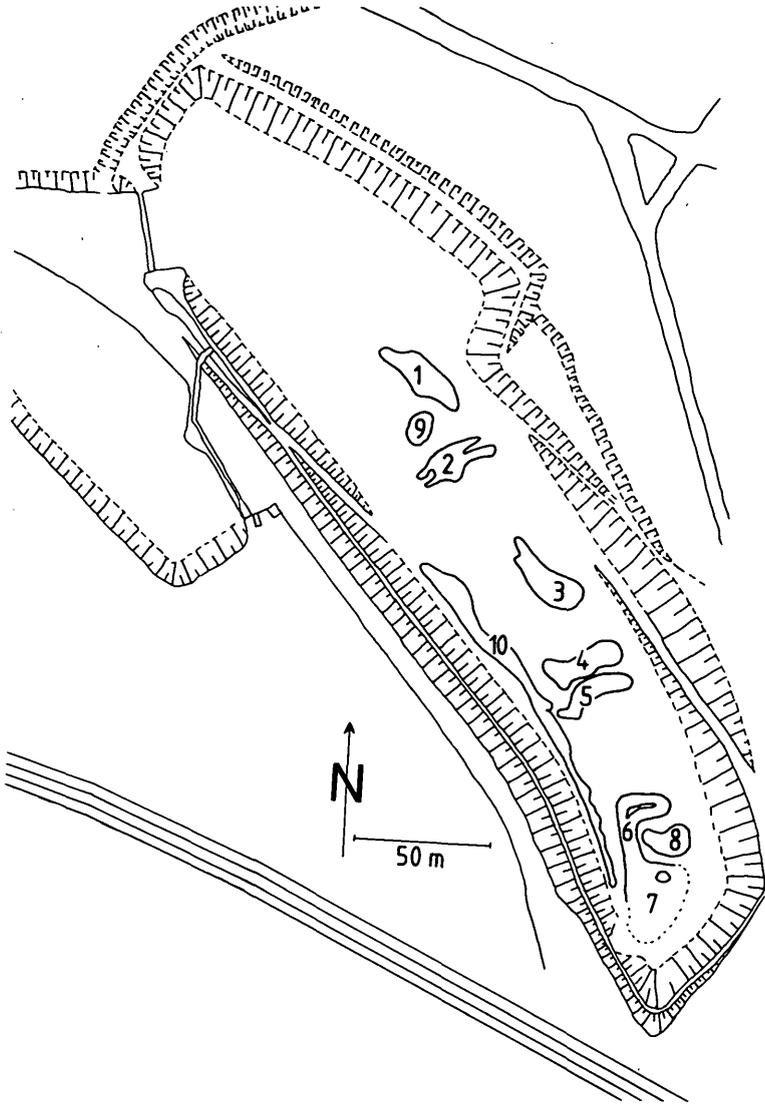


Abb. 1: Lage der Tümpel im Untersuchungsgebiet.

Fig. 1: Position of water bodies in the study area.

Tab. 1: Beschreibende Angaben zu den zehn Kleingewässern im Untersuchungsgebiet. A - Laub, B - Schlamm, C - grasartig, D - Moos, E - Schilf, F - Faulschlamm, G - Sägemehl, H - Algen, I - Straucher, ** - keine Daten erhoben.

Table 1: Descriptive data on the ten water bodies in the study area. A - leaves, B - mud, C - grass-like, D - moss, E - reed, F - putrescent mud, G - sawdust, H - algae, I - shrubs, ** - no data available.

Tümpelnummer / Water body no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Wasserfläche im März 1995 (m ²)	135	53	100	110	57	120	217	52	48	343
Surface area in March 1995 (m ²)										
Mittlere Gewässertiefe an Eiablagereorten (cm)	21	8	22	25	24	20	14	25	16	22
Mean water depth at oviposition sites (cm)										
Max. Gewässertiefe an Eiablagereorten (cm)	36	12	37	27	24	21,5	19	32	19,5	40,5
Max. water depth at oviposition sites (cm)										
Bodengrund / Bottom cover	A	B	B, C	C, D	C	B, E	F, G	H, C	A, I	B, C, E
Ufervegetation / Riparian vegetation	E, C	E, C	C, E	E, C	C	C, E				
Mittleres Wassertemperaturminimum (°C)	4	**	5,1	6	5,6	4,8	4,4	5,3	**	3,9
Mean minimum water temperature (°C)										
Mittleres Wassertemperaturmaximum (°C)	12,5	**	10,8	12	12,4	11,9	13,7	11,1	**	11,5
Mean maximum water temperature (°C)										
Wassertemperaturminimum (°C)	1	**	1	**	3	1,5	2,5	2	**	0
Minimum water temperature (°C)										
Wassertemperaturmaximum (°C)	19	**	15	17,5	17	17	23	17	**	20
Maximum water temperature (°C)										
Pegelschwankungen (cm)	+2 bis -2	+4 bis -1	+2 bis -3	+2 bis -2	+2,5 bis -1,5	+2 bis -2	+2 bis -1	+2,5 bis -1	+2 bis -1	+2,5 bis -2
Variation of water level (cm)	+2 to -2	+4 to -1	+2 to -3	+2 to -2	+2,5 to -1,5	+2 to -2	+2 to -1	+2,5 to -1	+2 to -1	+2,5 to -2

Erfassung und Markierung der Gelege

Jedes Gelege markierten wir mit einer nummerierten, mit Zwirn am Laichballen befestigten Korkscheibe. Seine Position wurde in einer Skizze des jeweiligen Tümpels, seine Wasserüberdeckung (die Entfernung vom Oberrand des Geleges zur Wasseroberfläche), die Gewässertiefe an der Ablagestelle und eine eventuelle Befestigung notiert.

Entwicklungsstadium und Eigrößen

Bei der Markierung der Laichballen erfolgte die Bestimmung ihres Entwicklungsstadiums nach GOSNER (1960). Aus jedem Gelege, dessen Keime das Stadium 9 (Blastula) noch nicht überschritten hatten, wurden die Durchmesser von zehn Eiern in einer mit Wasser gefüllten Petrischale bei dreißigfacher Vergrößerung durch ein Auflichtmikroskop mit einem geeichten Okularmikrometer gemessen (Durch Wasser Aufnahme liegt der Keimdurchmesser im Stadium 9 etwa 4 % über dem Eidurchmesser im unbefruchteten Zustand; BAUMGARTNER, C. unveröffentlichte Daten). Anschließend wurden die Eier in Aquarien untergebracht und die daraus geschlüpften Kaulquappen nach Beendigung der Untersuchung wieder im Retentionsbecken ausgesetzt.

Elektrophorese

Bei einzelnen, aus den Laichklumpen entnommenen Eiern wurden die Keime aus der Gallerthülle geschält und bei -20°C eingefroren, später in jeweils 0,04 ml deionisiertem Wasser homogenisiert und anschließend bei 2°C 20 Minuten lang zentrifugiert (17608 g). Der Überstand wurde

mit einem Filterpapierstreifen aufgenommen und damit auf ein Stärkegel aufgetragen, die übrige Probe wieder eingefroren. Die elektrophoretische Auftrennung der Extrakte erfolgte in 10,5 %igen Stärkegelen, als Brückenpuffer diente ein Tris-Zitrat Puffer mit pH 7 (Puffer I von SHAW & PRASAD 1970). Die Enzymnachweise folgten Standardmethoden (SHAW & PRASAD 1970; MURPHY & al. 1990), in allen Fällen wurden die Substrate mit einer aufgekochten Agarlösung auf die Gelschnitten aufgebracht.

Erfassung der Schlüpflinge

Der Entwicklungszustand der Laichballen wurde bei den täglichen Begehungen kontrolliert und das Datum, an dem die ersten Larven eines Geleges schlüpften, festgehalten. Von jedem Gelege wurden mittels einer weitlumigen Pipette zehn frischgeschlüpfte Larven in eine Petrischale mit Wasser gebracht, Kopf-Rumpflängen sowie Gesamtlängen mit Hilfe eines unter die Petrischale gelegten Millimeterpapiers gemessen und das Entwicklungsstadium der Schlüpflinge nach GOSNER (1960) bestimmt.

Anhand der nach dem Schlüpfen im Gelege verbliebenen abgestorbenen Eier oder Embryonen wurde der Schlüpferfolg jedes Geleges geschätzt. Der Grad der Veralgung der Gallerte mit eingewanderten einzelligen Algen wurde in Abstufungen von 'nicht' (0) bis 'sehr stark' (3) angegeben.

Die Schlüpflinge konnten nicht bei allen Gelegen erfaßt werden, da eine Anzahl von Laichballen gegenüber benachbarten Gelegen nicht mehr abgrenzbar oder die Markierung verloren gegangen war.

ERGEBNISSE

Artbestimmung durch Enzymelektrophorese

Insgesamt wurden an den Embryonal-Extrakten zehn verschiedene Enzyme untersucht; bei sechs Enzymen (MDH, AAT, IDH, PGDH, G3PDH, GAPDH) war die Aktivität so schwach, daß keine weitere

Auswertung erfolgen konnte. Drei Enzyme - Glucosephosphat-Isomerase (GPI), Malat-Dehydrogenase NADP⁺ (MDHP) und Phosphoglucomutase (PGM) - ließen Artunterschiede in den Alloenzymen erkennen; da hier gelegentliche Bestimmungsprobleme durch Subbänder, schwache Enzymaktivität oder genetische Polymorphis-

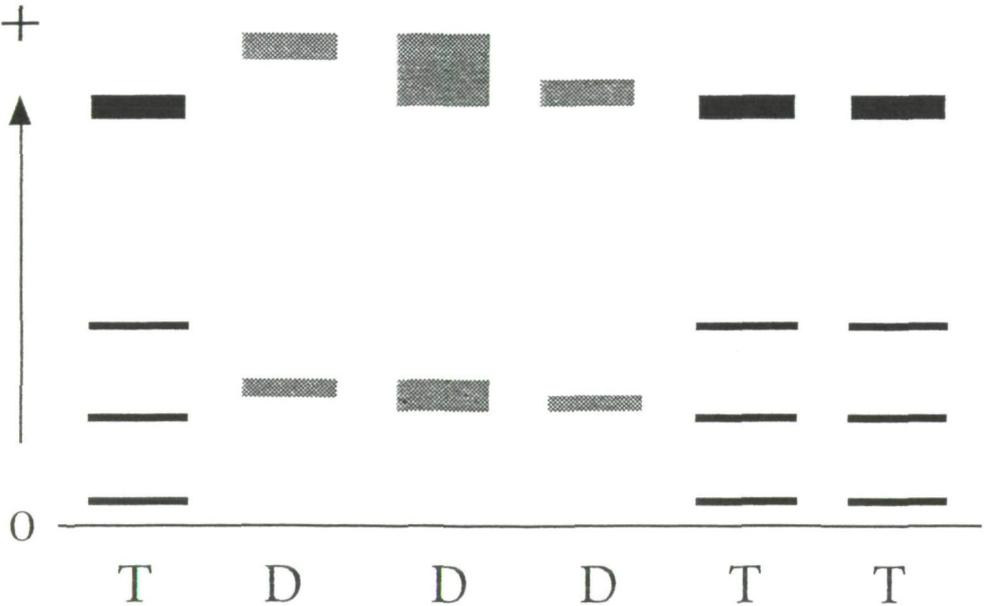


Abb. 2: Zymogramme der Lactat-Dehydrogenase von Embryonen. 0 - Auflageposition; Pfeil - Wanderung zur Anode; D - *Rana dalmatina*, T - *R. temporaria*.

Fig. 2: Zymograms of embryonic lactate dehydrogenase. 0 - start; arrow - migration to anode; D - *Rana dalmatina*; T - *R.. temporaria*.

men auftraten, werden sie hier nicht genauer dargestellt.

Die Zymogramme der Lactat-Dehydrogenase (LDH) zeigten Artunterschiede, die sowohl das Auftreten verschiedener Allele des LDH-B Gens als auch das gesamte Isoenzymmuster betreffen (Abb. 2). In der Springfroschpopulation war die LDH-B polymorph, jedoch wanderten die Homotetramere aller LDH-B Alloenzyme des Springfrosches weiter zur Anode als die des Grasfrosches. Die LDH-Aktivität war beim Grasfrosch deutlich stärker, die Isoenzymbänder waren auch schärfer. Beim Grasfrosch waren stets vier LDH Bänder zu sehen, beim Springfrosch hingegen nur zwei.

Zeitlicher Verlauf des Ablai chens

Am 7. März 1995 wurden 53 Laichballen erfaßt, die alle vom Springfrosch stammten. Obwohl sie sich in verschiedenen Entwicklungsstadien (größtenteils Stadium 8-9; ein Gelege Stadium 17) befanden, wurden sie entsprechend ihrem durchschnittlichen Entwicklungsstand für die

Auswertungen alle dem Ablagetermin 28. Februar zugeordnet.

Beide Arten laichten in mehreren, durch Kaltwetterperioden getrennten Schüben ab, die Springfrosche im Durchschnitt zwei Wochen früher als die Grasfrosche (Tab. 2). Erste Springfroschgelege fanden sich bereits mehr als drei Wochen vor Beginn der Laichperiode des Grasfrosches. Bei Minimaltemperaturen unter +1°C wurden kaum neue Gelege gefunden, überschritten die Temperaturen +4°C, kam es zu verstärktem Ablai chen. Bis zum Ende der Fortpflanzungsperiode (für beide Arten der 13. April) laichten immer wieder einzelne Springfrosche ab (Tab. 2, Abb. 3), eine klare zeitliche Trennung des Ablai chens der beiden Arten lag nicht vor.

Für Tümpel mit mehr als zehn Gelegen einer Art wird der durchschnittliche Ablai chtag (gerundet auf ganze Tage) in Tabelle 3 angegeben.

Räumliche Verteilung der Gelege

Insgesamt wurden 171 Gelege des Springfrosches und 111 Gelege des Gras-

Tab. 2: Vergleich der Gelege- und Entwicklungsdaten der syntopen Populationen von *Rana dalmatina* und *R. temporaria*; die Daten beziehen sich auf das gesamte Untersuchungsgebiet. n - Anzahl der Gelege.

Table 2: Comparison of clutch and developmental data of syntopic populations of *Rana dalmatina* and *R. temporaria*; data apply to the entire study area. n - number of clutches.

	<i>Rana dalmatina</i>			<i>Rana temporaria</i>		
	Mittelwert Mean	s	n	Mittelwert Mean	s	n
Gesamtzahl der Gelege Total number of clutches			171			111
Ablagetag Day of oviposition	14.03.	10,38	169	01.04	5,94	107
Eidurchmesser (mm) Egg diameter (mm)	2,14	0,13	113	2,15	0,13	100
Zeitdauer bis zum Schlüpfen (d) Period until hatching (d)	30,6	5,97	127	11,9	2,98	78
Schlüpfstag Hatching day	13.04.	5,72	129	13.04.	5,47	82
Schlüpfstadium (Median) Hatching stage (median)	22		122	21		76
Gesamtlänge beim Schlüpfen (mm) Total length at hatching (mm)	10,0	0,72	129	7,7	1,23	77
Kopf-Rumpflänge beim Schlüpfen (mm) Snout-vent length at hatching (mm)	4,4	0,34	129	4,7	0,3	77
Schlüpfertfolg (%) Hatching success (%)	86,2	16,91	121	78,7	28,83	68
Veralgungsstufe (Median) Degree of algae invasion (median)	2		169	0		111
Gewässertiefe am Ablageort (cm) Depth of water body at oviposition site (cm)	21,0	6,07	166	18,2	7,7	101
Ablagetiefe des Laichs unter der Wasseroberfläche (cm) Depth of the water above spawn (cm)	4,6	3,16	166	3,0	4,02	101

frosches eindeutig bestimmt, welche sehr unterschiedlich auf die einzelnen Gewässer verteilt waren: in Tümpel 6 wurden nur zwei Springfroschgelege, in Tümpel 3 jedoch 74 Laichballen, überwiegend vom Springfrosch, gefunden. Nur in den Tümpeln 2 und 8 überwogen Gelege des Grasfrosches, in allen anderen Gewässern die des Springfrosches (Abb. 4). Zu Beginn seiner Laichzeit wurden vom Springfrosch die Tümpel 5, 3, 4, 7 und 1 stärker genutzt, später die Tümpel 8 und 10; Tümpel 5 wurde ausschließlich vor dem 7. März als Laichgewässer angenommen. Der Grasfrosch bevorzugte zu Beginn seiner Laichperiode Tümpel 2, ein seichtes, völlig unbeschattetes Gewässer mit vegetationslos-schlammigem Untergrund (Tab. 1), in die Tümpel 3 und 1 wurde durchschnittlich später gelaicht. Der schattige und kühle Graben entlang des Damms, Tümpel 10,

wurde insbesondere vom Springfrosch erst spät zur Fortpflanzung aufgesucht (Tab. 3).

Von 118 Springfroschgelegen, welche am Tag nach der Ablage untersucht werden konnten, ließ sich bei 109 eine Befestigung des Geleges an Pflanzen, Totholz, etc. feststellen. Beim Grasfrosch wurden 60 von 117 Gelegen als befestigt eingestuft, die Mehrzahl dieser war lediglich über krautigem Untergrund abgelegt, sodaß pflanzliches Material beim Quellungsprozess in und zwischen die Ballen eingeschlossen wurde. Im vegetationsfreien Tümpel 7 befestigte der Springfrosch die Gelege an pflanzlichem Kleinmaterial, welches den gesamten Gewässerboden bedeckte. Dieser seichte und stark besonnte Bereich wurde vom Grasfrosch nicht als Laichplatz genutzt.

Innerhalb der Tümpel waren die Gelege nicht gleichmäßig verteilt (Abb. 5):

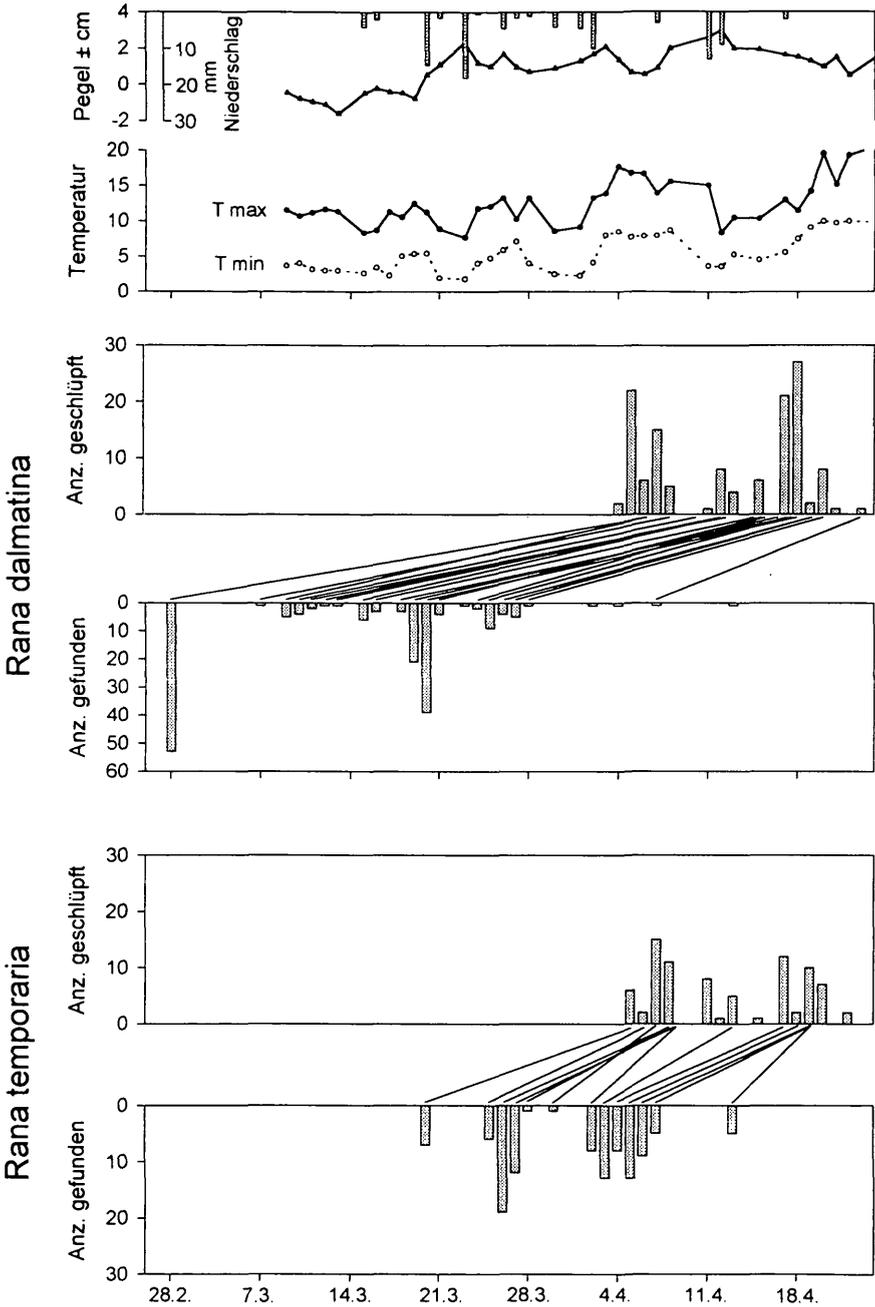


Abb. 3: Zeitliche Abfolge des Ablaiehens und Schlüpfens von *Rana dalmatina* und *R. temporaria* im gesamten Untersuchungsgebiet. Für jeden Ablagetag zeigt eine Linie den durchschnittlichen Schlüpfzeitpunkt der am betreffenden Tag abgelegten Laichballen. Temperatur- und Pegelwerte sind die Mittelwerte aller Gewässer, in denen diese Meßwerte erhoben wurden. Niederschläge sind in Form von Balken angegeben.

Fig. 3: Sequences of spawning and hatching of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in the entire study area. For each spawning date, a line leads to the mean hatching date of clutches deposited on this day. Water temperature and water level (Pegel) are mean values of all water bodies. Precipitation (Niederschlag) is indicated by bars.

Tab. 3: Durchschnittlicher Ablichtag (gerundet auf ganze Tage, \pm Standardabweichung in Tagen) von *Rana temporaria* bzw. *R. dalmatina* in den Tümpeln mit mehr als 10 Gelegen einer Art.

Table 3: Mean spawning date (rounded to full days, \pm standard deviation in days) of *Rana temporaria* and *R. dalmatina*, respectively, for water bodies containing more than 10 clutches of one species.

Tümpel Nr. Water body No.	1	2	3	7	8	10
<i>R. temporaria</i>	31.03. \pm 6,0	27.03. \pm 4,5	30.03. \pm 7,9	—	04.04. \pm 5,2	31.03. \pm 4,4
<i>R. dalmatina</i>	16.03. \pm 9,4	—	10.03. \pm 10,2	13.03. \pm 8,2	17.03. \pm 11,2	19.03. \pm 9,0

der Grasfroschlaich bildete an einigen Stellen 'Flöße', in denen die einzelnen Laichballen nur schwer gegeneinander abzugrenzen waren. Derartige Ablagestellen wurden zumeist nur wenige Tage zum Ablichten herangezogen und bestanden daher vorwiegend aus Gelegen ähnlicher Entwicklungsstufen. In manchen Gewässerabschnitten waren auch Springfroschgelege konzentriert abgelegt worden, doch blieben sie stets voneinander getrennt.

Der Grasfrosch laichte im Durchschnitt an geringfügig seichteren Stellen ab als der Springfrosch; Gelege fanden sich an Stellen mit 5 cm bis 30 cm Wassertiefe ohne erkennbare Bevorzugung einer bestimmten Tiefe. Beim Grasfrosch war auch die Wasserüberdeckung der Gelege im Schnitt geringer; etwa die Hälfte der Laichballen lag direkt unter der Wasseroberfläche (Tab.

2, Abb. 6). Springfroschgelege fanden sich im Mittel in 21 cm tiefem Wasser bei etwa 5 cm Wasserüberdeckung. Im Lauf der Laichzeit nahm die durchschnittliche Gewässertiefe am Ablageort beim Grasfrosch zu, beim Springfrosch hingegen ab (Abb. 7). Für beiden Arten waren die Gewässertiefe an der Ablagestelle und die Wasserüberdeckung nur schwach positiv korreliert (Springfrosch: $r^2 = 0,12$; Grasfrosch: $r^2 = 0,3$).

Eigröße

Die mittleren Eidurchmesser (ohne Gallerthüllen) waren mit 2,14 mm bei *R. dalmatina* und 2,15 mm bei *R. temporaria* fast identisch (Tab. 2), auch zwischen den einzelnen Tümpeln waren diesbezüglich keine Unterschiede zu erkennen. Im Lauf

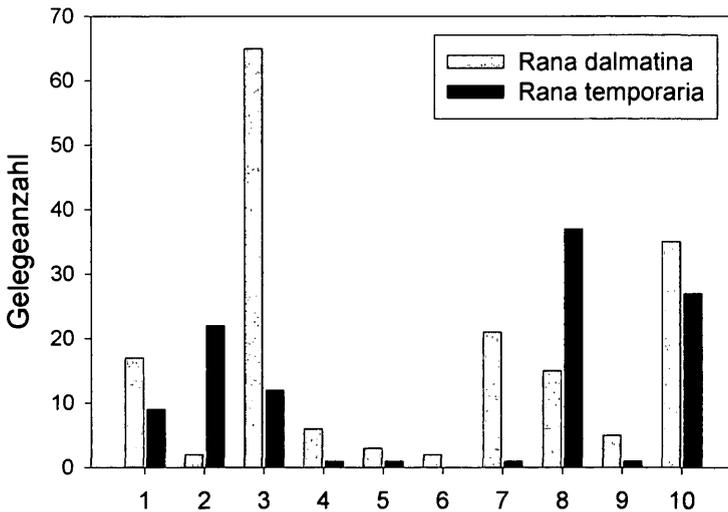
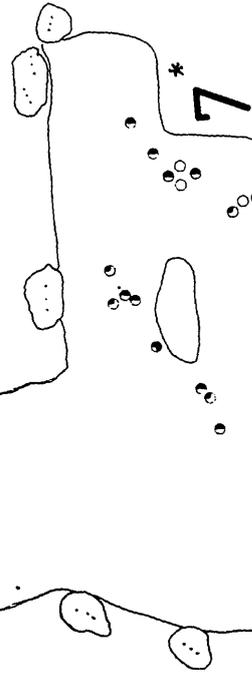
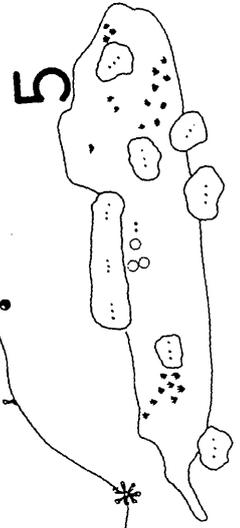
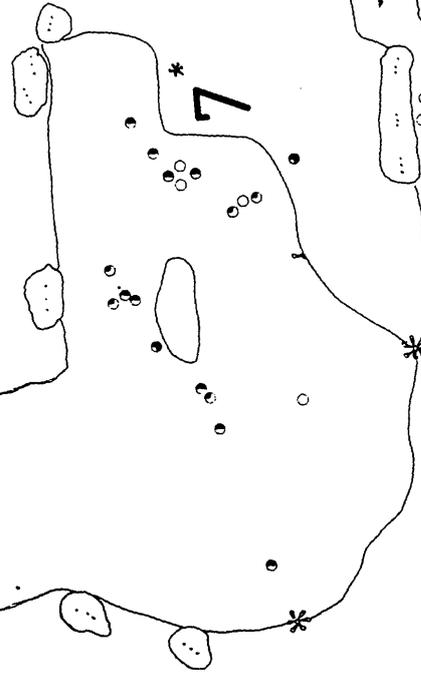
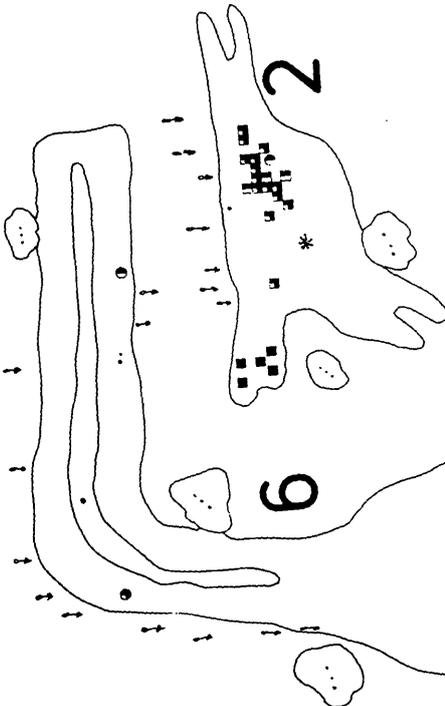
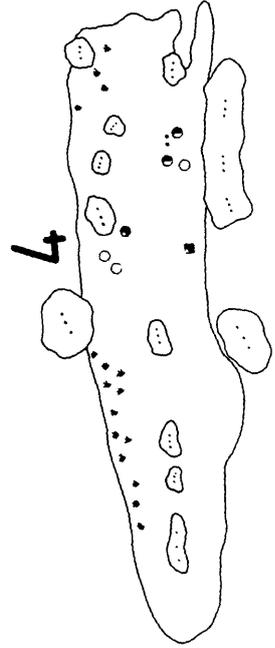
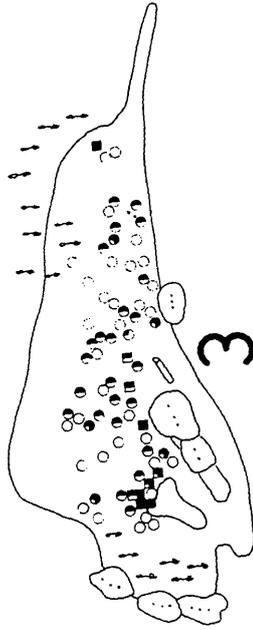
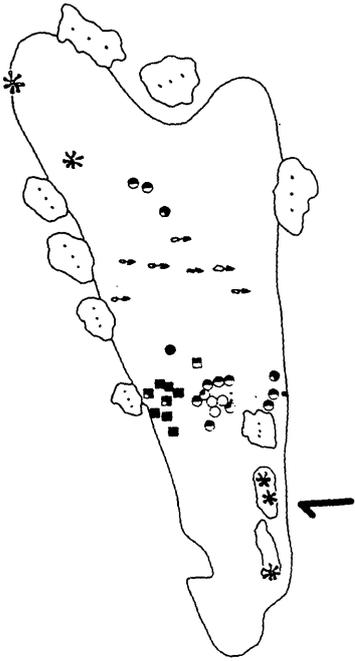


Abb. 4: Gesamtzahl der Laichballen von *Rana dalmatina* und *R. temporaria* in den Tümpeln 1 bis 10 des Untersuchungsgebietes.

Fig. 4: Number of clutches of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in the water bodies 1 through 10 of the study area.



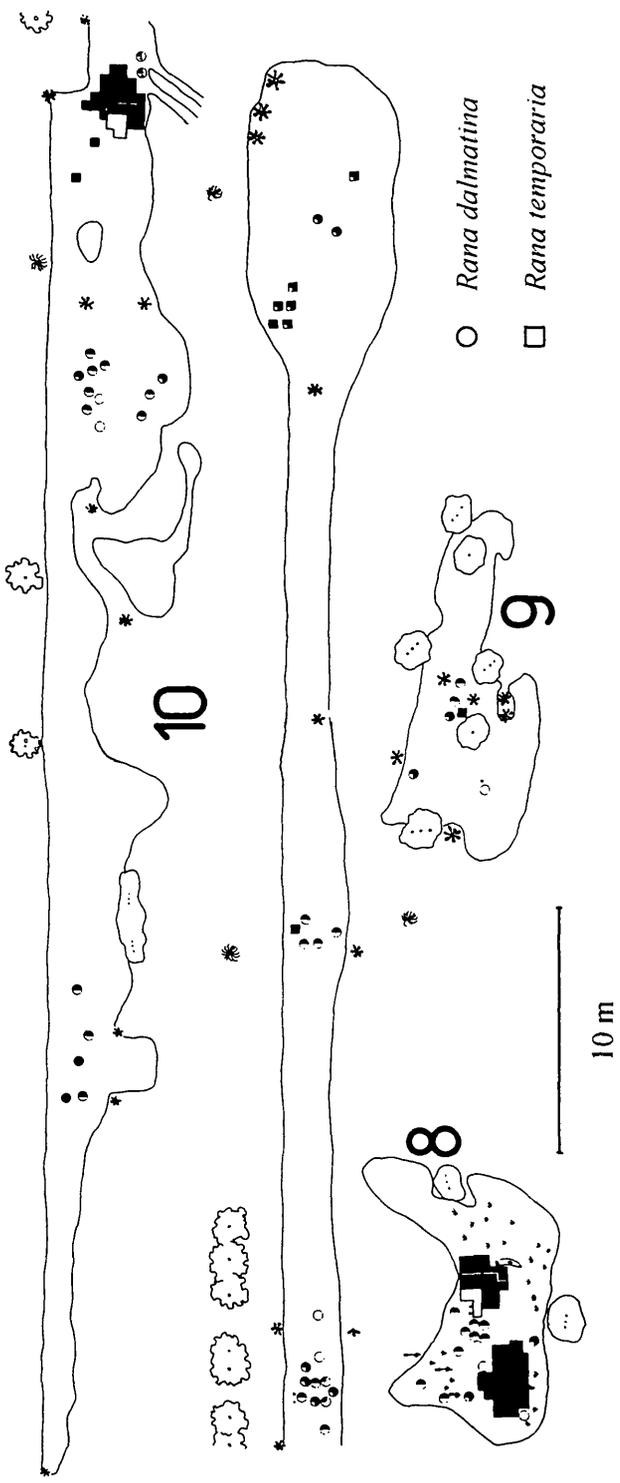


Abb. 5. Ablageort und -zeit innerhalb der einzelnen Tümpel:

- □ abgelegt bis zum 8.3.95
- □ 8.3.95 bis 14.3.95
- □ 22.3.95 bis 28.3.95
- □ 15.3.95 bis 21.3.95
- □ nach dem 28.3.95

Fig. 5. Position of clutches within water bodies, coded according to spawning times:

- □ deposited until 95/3/8
- □ 95/3/8 to 95/3/14
- □ 95/3/22 to 95/3/28
- □ 95/3/15 to 95/3/21
- □ after 95/3/28

- Gras, grass
- | | | | | Schilf, reed
- ☁ Busch, bush
- ⊃ Holz, wood
- * * * Wurzelstock, root-stock

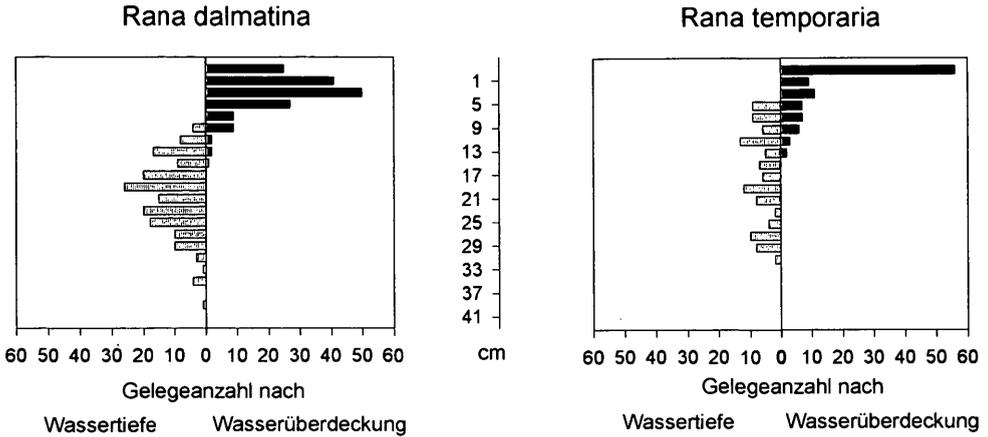


Abb. 6: Die Verteilungen von 'Gewässertiefe am Ablageort' sowie 'Tiefe der Wasserüberdeckung' bei den Gelegen von *Rana dalmatina* und *R. temporaria* im Untersuchungsgebiet. Klassenbreite = 2 cm.
 Fig. 6: Distributions of 'depth of the water body at the spawning site' (Wassertiefe) and 'depth of the water above spawn' (Wasserüberdeckung), in the clutches of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* of the study area. Class width = 2 cm.

der Laichperiode nahm die durchschnittliche Eigröße etwas ab; diese Tendenz war beim Grasfrosch deutlicher als beim Springfrosch (Abb. 7).

Schlüpfen der Kaulquappen

Die Larven beider Arten schlüpften ungefähr gleichzeitig, nach einer mittleren Embryonalentwicklungsdauer von etwa 12 Tagen beim Grasfrosch und ungefähr 28 Tagen beim Springfrosch (Tab. 2, Abb. 3). Embryonen aus später in der Saison abgelegten Laichballen entwickelten sich rascher und schlüpften in früheren Entwicklungsstadien; dieser Trend war beim Grasfrosch deutlicher zu beobachten als beim Springfrosch (Abb. 3, 8).

Die Larven des Grasfrosches schlüpften in einem früheren Stadium (Median = 21; Abb. 9) als die des Springfrosches (Median = 22; Abb. 9), mit kleinerer Gesamtlänge, aber geringfügig größerer Kopf-Rumpflänge (Tab. 2, Abb. 8, 9). Der artliche Unterschied in der Kopf-Rumpflänge der Schlüpfstadien erwies sich beim Mittelwertvergleich durch t-Test als hoch signifikant ($P < 0,001$). Bei beiden Arten zeigte sich ein deutlicher positiver Zusammenhang von Schlüpfstadium und Gesamtlänge, wohingegen sich die Kopf-Rumpf-

längen von Schlüpflingen verschiedener Stadien innerhalb einer Art kaum unterschieden. Beim Grasfrosch nahmen das Schlüpfstadium und die Gesamtlänge zum Zeitpunkt des Schlüpfens im Laufe der Saison ab, beim Springfrosch zeigten diese Werte trotz der langen Laichperiode kaum Änderungen (Abb. 8).

Der Schlüpfertfolg war beim Springfrosch mit 86,2 % im Durchschnitt etwas höher als beim Grasfrosch mit 78,7 % (Tab. 2). Beim Springfrosch wiesen später abgelegte Gelege durchschnittlich einen etwas höheren Schlüpfertfolg auf, beim Grasfrosch war diese Tendenz umgekehrt (Abb. 7). Manche spät abgelegten Ballen des Grasfrosches waren dicht in Fadenalgen-Watten verstrickt und zeigten ungewöhnlich niedrigen Schlüpfertfolg (5 % - 30 %; $n = 7$).

Nahezu alle Gelege des Springfrosches wurden von einzelligen Algen besiedelt, welche vor allem im Bereich der inneren Gallerthüllen der Eier angeordnet waren. Besonders zahlreich lagerten sich die Algen unmittelbar an die Perivitellarmembran an, ohne diese zu durchdringen (Abb. 9). Grasfroschgelege waren nicht oder nur gering von Algen besiedelt, auch wenn sie nahe stark veralgter Springfroschgelegen deponiert waren (Tab. 2).

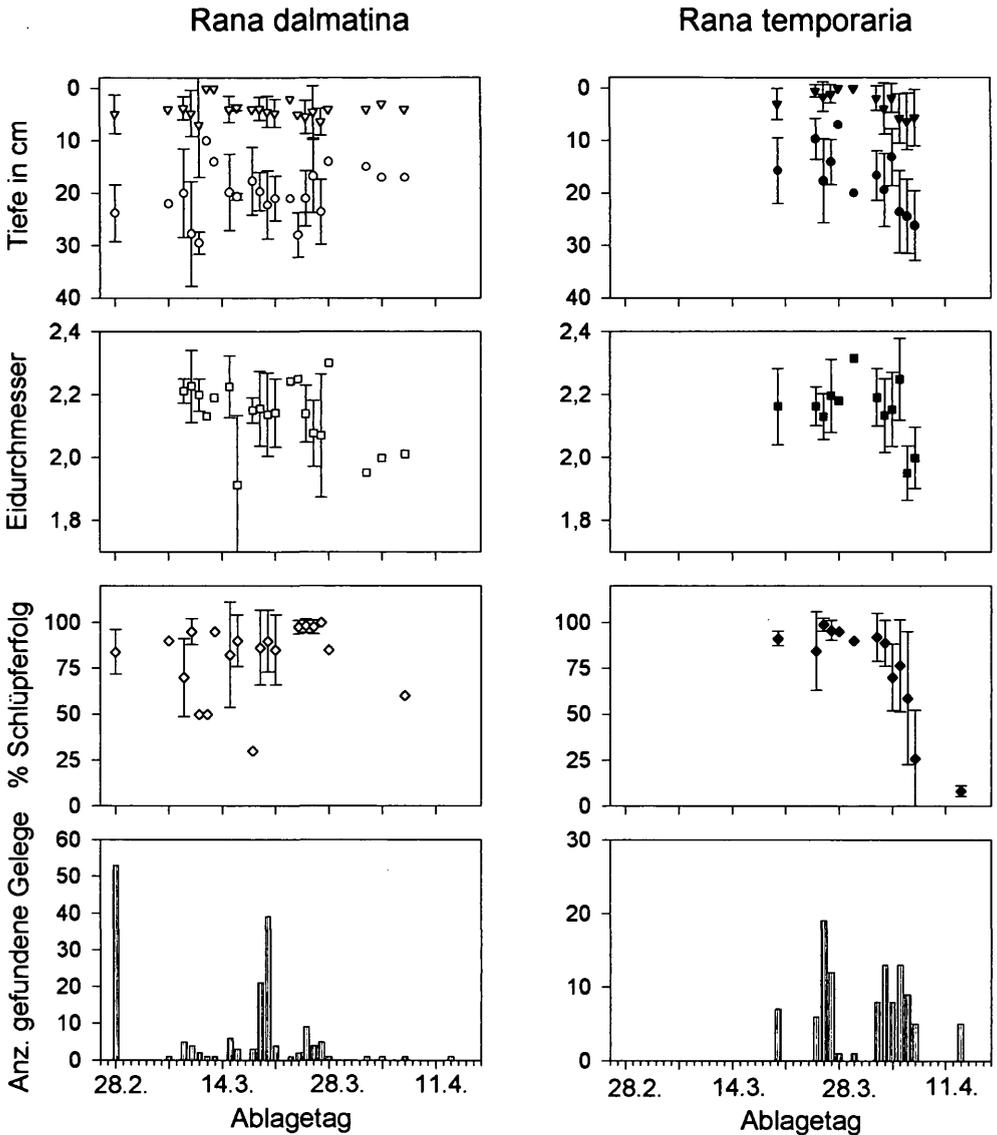


Abb. 7: Das Ablaichdatum und seine Beziehung zu Wassertiefe (Dreiecke - Wasserüberdeckung des Geleges; Kreise - Gewässertiefe am Ablageort), Eigröße und Schlüpfertfolg bei *Rana dalmatina* und *R. temporaria* im Untersuchungsgebiet. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen.

Fig. 7: Spawning date and its relation to water depth (triangles - water depth above the spawn clump; circles - depth of the water body at spawning site), egg diameter, and hatching success in *Rana dalmatina* and *R. temporaria* of the study area. Means and standard deviations are presented.

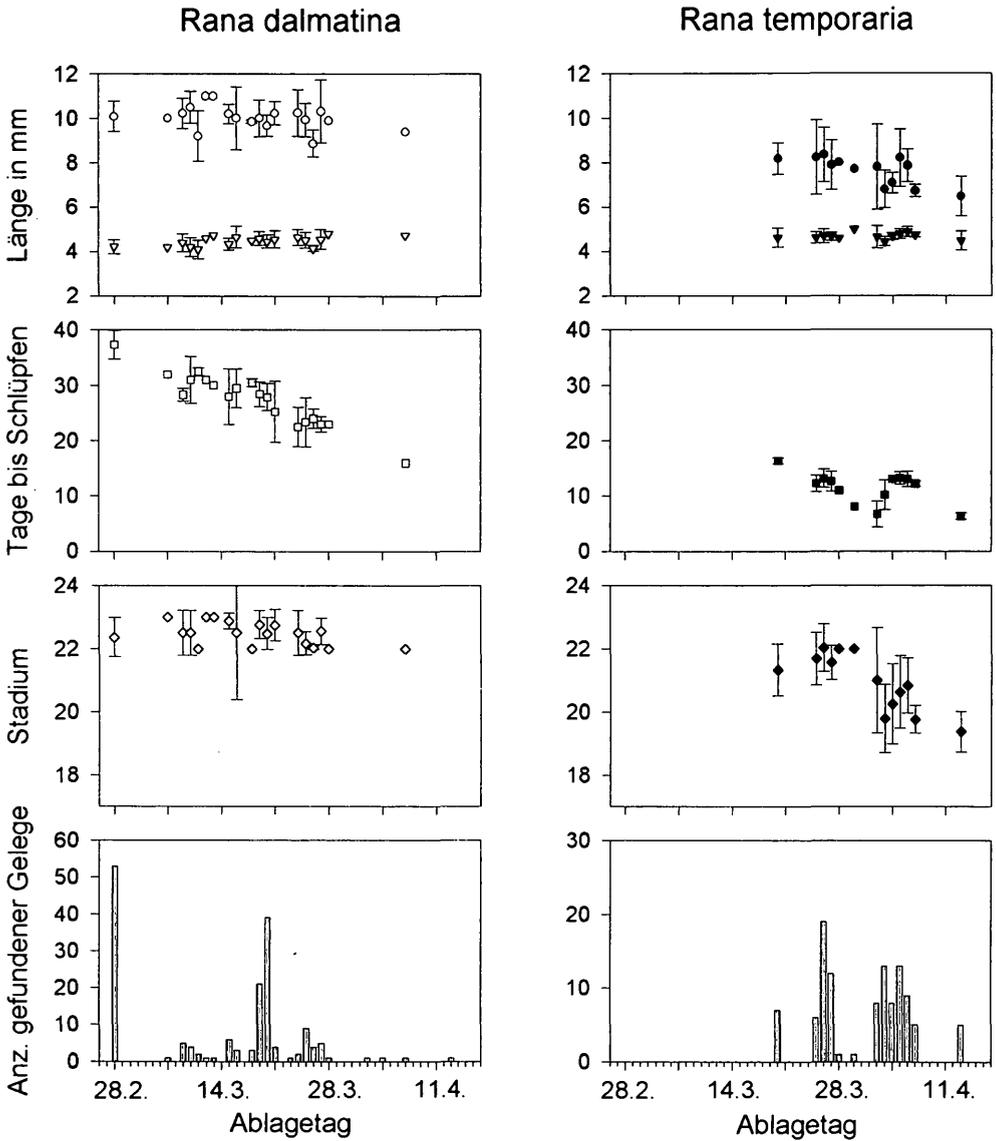


Abb. 8: Das Ablaidatum und seine Beziehung zu Schlüpfingslänge (Kreise - Gesamtlänge; Dreiecke - Kopf-Rumpflänge), Entwicklungsdauer bis zum Schlüpfen und Schlüpfstadium bei *Rana dalmatina* und *R. temporaria* im Untersuchungsgebiet. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen.

Fig. 8: Spawning date and its relation to hatching length (circles - total length; triangles - snout-vent length), duration of embryonic development until hatching, and hatching stage in *Rana dalmatina* and *R. temporaria* of the study area. Means and standard deviations are presented.

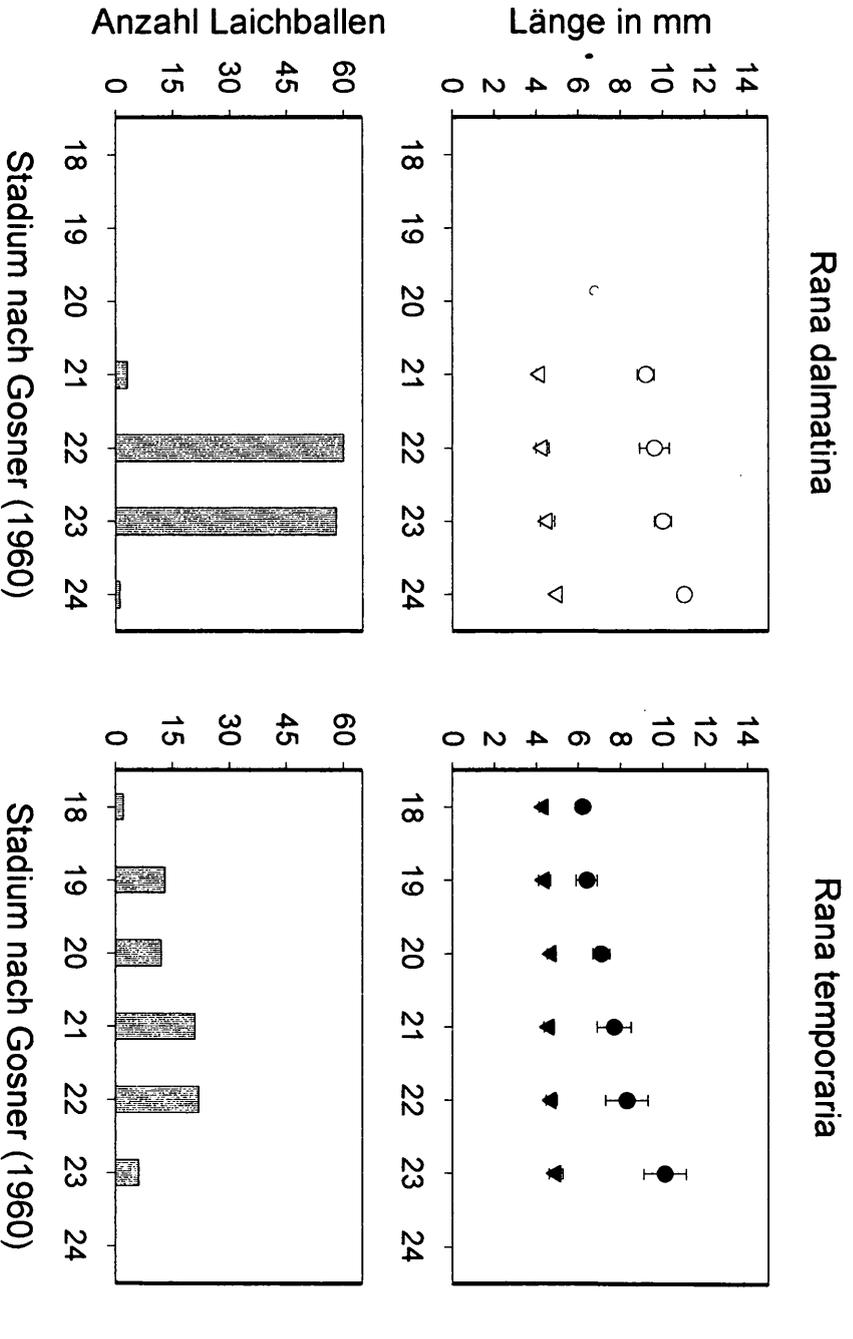


Abb. 9: Länge der Schlüpflinge von *Rana dalmatina* und *R. temporaria* in Abhängigkeit vom Stadium (Kreise - Gesamtlänge, Dreiecke - Kopf-Rumpflänge) und Anzahl der im jeweiligen Stadium geschlüpften Gelege.

Fig. 9: Hatching length of *Rana dalmatina* and *R. temporaria* in relation to stage at hatching (circles - total length, triangles - snout-vent length) and number of clutches hatched at this stage.

DISKUSSION

Phänologie von Laichablage und Embryonalentwicklung

Durch die sehr milde Witterung im Februar begann die Laichperiode 1995 ungewöhnlich früh. Für den Springfrosch lagen erstes Ablage- und Schlüpfdatum im Bereich der für Wien bekannten Zeiten (2. März bzw. 28. März, KOLLAR 1990a), beim Grasfrosch hingegen etwa zehn Tage vor den bisher gemeldeten Daten (29. März bzw. 16. April, KOLLAR 1990b). Kälteperioden im März trugen dazu bei, daß sich Laichablage und Schlüpfen über einen langen Zeitraum erstreckten. Das Abbläichen schien in erster Linie von der Minimaltemperatur der Gewässer abzuhängen.

Frühes Abbläichen könnte für Frösche beider Arten günstig sein: einerseits, weil die Tümpel oft früh austrocknen, andererseits, weil große Larven in Konkurrenzsituationen (hohe Dichte, Nahrungsknappheit) Wachstum und Freßaktivität kleinerer Larven hemmen können (STEINWASCHER 1978; SEALE 1980) und durch Räuber we-

niger gefährdet sind (WASSERSUG 1975; WILBUR 1980).

Die Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeiten von Springfrosch- und Grasfroschembryonen wurden bereits in anderen Teilen ihrer Verbreitungsgebiete beobachtet (GUYETANT 1969; RIIS 1991). Legt man die von RIIS (1991) ermittelte logarithmische Beziehung von embryonaler Entwicklungsdauer und Temperatur zugrunde, lassen sich aus unseren Ergebnissen (Tab. 2) $8,1^{\circ}\text{C}$ beim Springfrosch und $9,7^{\circ}\text{C}$ beim Grasfrosch als durchschnittliche Wassertemperatur während der Embryonalentwicklung extrapolieren. Diese Werte stimmen mit Daten aus Fünen (Dänemark, RIIS 1991) bemerkenswert gut überein. Während in der Frühentwicklung des Grasfrosches Anpassungen an lokale klimatische Gegebenheiten beschrieben wurden - Gebirgspopulationen zeigen erhöhte Entwicklungsgeschwindigkeit (AEBLI 1966; GUYETANT 1969) -, sind derartige Anpassungen beim Springfrosch, auch unter den in nördlichen Breiten herr-

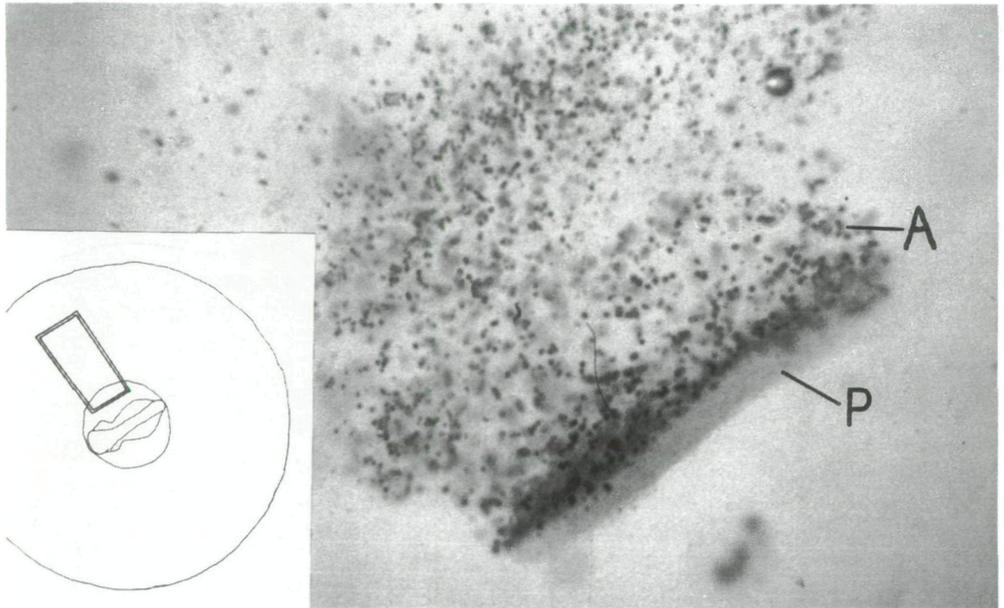


Abb. 10: Schnitt durch die Gallerte eines stark veralgten Eies von *Rana dalmatina*. Die Lage des Schnittes ist eingeblendet. P - Perivitellarmembran, A - einzellige Algen.

Fig. 10: Section across the jelly layers of a strongly algae-invaded egg of *Rana dalmatina*. The position of the section is inserted. P - perivitellar membrane, A - unicellular algae.

schenden Klimabedingungen, nicht zu erkennen (RIIS 1991). Für die Springfrösche erscheint daher früheres Ablachen wegen ihrer langsameren Embryonalentwicklung 'notwendig'.

Frost kann früh abgelegten Laich schädigen und auch zuwandernde Frösche töten (RIIS 1991); im Untersuchungsjahr gab es trotz mehrmaliger Eisüberdeckung der Gelege aber keine großen Ausfälle: der früh abgelegte und mehrmals eingefrorene Laich wies keinen deutlich geringeren Schlüpfertag auf, als nach den letzten Nachfrösten abgelegter. Tote Adulte wurden nicht gefunden, obwohl mehrere starke Frostperioden während der Laichzeit auftraten.

Die Verkürzung der Embryonalphase in spät abgelegtem Laich ergibt sich aus der temperaturbedingten Erhöhung der Entwicklungsgeschwindigkeit und der Vorverlegung des Schlüpfens in ein weniger weit entwickeltes Stadium.

Einzellige Algen können beim Springfrosch einen bedeutenden Anteil zur Sauerstoffversorgung innerer Laichballenbereiche beitragen (GRUBER, E. Diplomarbeit Univ. Wien, in Vorb.)

Räumliche Verteilung

Die Laichablagepositionen entsprechen aus der Literatur bekannten Mustern: der Springfrosch verteilte seine Gelege einzeln im Gewässer, beim Grasfrosch waren mehrere Ansammlungen von dicht an- und sogar aufeinander abgelegten Laichballen zu beobachten, allerdings auch einzeln abgelegte Laichklumpen (GRILLITSCH & al. 1983; NÖLLERT & NÖLLERT 1992). Insgesamt waren etwa drei Viertel der Grasfroschgelege in größeren Ansammlungen abgelegt worden.

In den seichteren, wärmeren Tümpeln, die eine raschere Entwicklung ermöglichen, aber auch früher austrocknen, wurde früher abgelacht als in den tieferen, etwas beständigeren Gewässern. Die höchste Mortalität während der Embryonalentwicklung wurde bei spät abgelegten Grasfroschgelegen festgestellt, die - in Fadenalgenwatten dicht verstrickt - nicht zur Oberfläche aufgeschwommen waren.

Die mittlere Wassertiefe an den Laichplätzen des Springfrosches stimmte

mit etwa 21 cm gut mit den Angaben von WARINGER-LÖSCHENKOHL (1991; Traismauer in Niederösterreich) und KECSKÉS & PUKY (1992; Ungarn) überein. Durch Ablage in dieser Tiefe kann möglicherweise sowohl das Risiko des Austrocknens als auch des Erfrierens an der Oberfläche begrenzt werden; allerdings waren die meisten Gelege des Springfrosches bald aufgeschwommen und damit dem Frost ausgesetzt.

Die für beide Arten nur schwache Korrelation zwischen Gewässertiefe an der Ablachstelle und Ablagetiefe zeigt, daß die Tiere die Ablagetiefe weitgehend unabhängig von der Wassertiefe des Ablageortes wählten. Der Springfrosch bestimmt dabei die Ablagetiefe durch Befestigung seiner Gelege an Strukturen unabhängiger von der Wassertiefe am Ablageort ($r^2 = 0,12$) als der Grasfrosch, welcher häufig direkt den Gewässerboden nutzt ($r^2 = 0,3$).

Artunterscheidung

Die Artbestimmung anhand der LDH-Zymogramme ist verlässlich: bei den zwei Arten sind nicht nur verschiedene Alloenzyme vorhanden, sondern die gesamten Isoenzymmuster unterscheiden sich deutlich. Bei genauer Beobachtung des Laichs (Entwicklungszeit, Schlüpfstadium) ist der Einsatz der Enzymelektrophorese zur Artbestimmung nicht unbedingt erforderlich, in Zweifelsfällen ist diese Methode aber der Zuordnung nach Gelegemorphologie und Ablagesituation vorzuziehen.

Die Unterschiede in der Enzymaktivität wurden zwar nicht quantifiziert, die LDH-Aktivität in den Embryonen war aber beim Grasfrosch stets deutlich stärker als beim Springfrosch. Da LDH-B für den Energieumsatz während der Embryonalentwicklung von großer Bedeutung ist (PAYNTER & al. 1991), könnte diese stärkere Genexpression eine der Ursachen für die raschere Entwicklung des Grasfrosches sein. In Springfroschembryonen konnten einige genetische Polymorphismen nachgewiesen werden (LDH-B, GPI). Dies zeigt Möglichkeiten für populationsgenetische Untersuchungen auf, die am Laich mit minimaler Beeinträchtigung der Populationen durchgeführt werden können.

DANKSAGUNGEN

Wir danken ANGELIKA BEER, BERNHARD HADLER, IRIS KREMLICZKA und JOSEF WIESER für ihre Mitarbeit bei der Datenerhebung und EDITH GRUBER für ihre Mitwirkung bei der Auswertung der Ergebnisse. ROLAND ALBERT und JOHANN WARINGER (Studienkoordination Ökologie an der Universität Wien) unterstützten das Zustandekommen der Lehrveranstaltungen, in deren

Rahmen diese Untersuchungen durchgeführt und ausgewertet wurden, Letztgenannter überließ auch Wetterdaten. Die Magistratsabteilung 22 (Umweltschutz) erteilte die naturschutzbehördliche Bewilligung zur Durchführung der Freilandarbeiten und Entnahme der Froscheier (Bescheid MA 22 - 220/95).

LITERATUR

- AEBLI, H. (1966): Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz).- Revue Suisse de Zoologie; Genève; 73: 1-34.
- ALFORD, R. A. (1989): Effects of parentage and competitor phenology on the growth of larval *Hyla chrysocelis*.- Oikos, Copenhagen; 54: 325-330.
- ALFORD, R. A. & WILBUR, H. M. (1985): Priority effects in experimental pond communities: competition between *Bufo* and *Rana*.- Ecology; 66: 1097-1105.
- BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien.- Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 18; Greven (Kilda).
- CABELA, A. & TIEDEMANN, F. (1985): Atlas der Amphibien und Reptilien Österreichs. Neue Denkschriften des Naturhistorischen Museums in Wien, Bd. 4, Wien, Horn (F. Berger & Söhne), 80 pp.
- GASCON, C. (1992): The effects of reproductive phenology on larval performance traits in a three-species assemblage of central Amazonian tadpoles.- Oikos, Copenhagen; 65: 307-313.
- GEISSELMANN, B. & FLINDT, R. & HEMMER, H. (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* BONAPARTE.- Zool. Jb. Syst.; 98: 521-568.
- GOSNER, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification.- Herpetologica; 16: 183-190.
- GRILLITSCH, B. & GRILLITSCH, H. & HAUPL, M. & TIEDEMANN, F. (1983): Lurche und Kriechtiere Niederösterreichs. Wien (Facultas).
- GUYETANT, R. (1969): Influence du facteur température sur le développement embryonnaire de *Rana temporaria* L. et *Rana dalmatina* B.- Vie et Milieu; (C) 20: 231 - 241.
- KECSKÉS, F. & PUKY, M. (1992): Spawning preference of the agile frog, *Rana dalmatina* B.; In: KORSÓS, Z. & KISS, I. (Eds.): Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica; Budapest (Hungarian Natural History Museum), pp 251-254.
- KOLLAR, R. (1990a): Springfrosch; In: TIEDEMANN, F. (Ed.): Lurche und Kriechtiere Wiens; Wien (Jugend & Volk, Edition Wien), pp. 93-96.
- KOLLAR, R. (1990b): Grasfrosch; In: TIEDEMANN, F. (Ed.): Lurche und Kriechtiere Wiens; Wien (Jugend & Volk, Edition Wien), pp. 97-101.
- MURPHY, R. W. & SITES, J. W. & BUTH, D. G. & HAUFER, C. H. (1990): Isozyme electrophoresis; In: HILLIS, D.M. & MORITZ, C. (Eds.): Molecular Systematics; Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 45-126.
- NÖLLERT, A. & NÖLLERT, C. (1992): Die Amphibien Europas. Stuttgart (Franckh-Kosmos).
- PAYNTER, K. T. & DIMICHELE L. & HAND, S. C. & POWERS, D. A. (1991): Metabolic implications of Ldh-B genotype during early development in *Fundulus heteroclitus*.- The Journal of Experimental Zoology, New York; 257: 24-33.
- RIIS, N. (1988): The present distribution of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* in southern Scandinavia explained by a theory of competitive exclusion.- Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica; 64: 104-106.
- RIIS, N. (1991): A field study of survival, growth, biomass and temperature dependence of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria* larvae.- Amphibia-Reptilia, Leiden; 12 (3): 229-243.
- SEALE, D. B. (1980): Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem.- Ecology; 61(6): 1531-1550.
- SHAW, C. R. & PRASAD, R. (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes - a compilation of recipes.- Biochemical Genetics; 4: 297-320.
- STEINWASCHER, K. (1978): Interference and exploitation competition among tadpoles of *Rana utricularia*.- Ecology; 59: 1039-1046.
- WARINGER-LÖSCHENKOHL, A. (1991): Breeding ecology of *Rana dalmatina* in Lower Austria: a 7-years study.- Alytes, Paris; 9: 121-134.
- WASSERSUG, R. (1975): The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans.- American Zoologist; 15: 405-417.
- WILBUR, H. M. (1980): Complex life cycles.- Ann. Rev. Ecol. Syst.; 11: 67-93.
- WILBUR, H. M. & ALFORD, R. A. (1985): Priority effects in experimental pond communities: responses of *Hyla* to *Bufo* and *Rana*.- Ecology; 66: 1106-114.

EINGANGSDATUM: 20. September 1996

Verantwortlicher Schriftleiter: Heinz Grillitsch

AUTOREN: Dr. CHRISTIAN BAUMGARTNER, NORBERT BITSCHI, Mag. NORBERT ELLINGER, MICHAEL KÖCK, ELKE LEBETH, Dr. ANDREA WARINGER-LÖSCHENKOHL: Studienkoordination Ökologie, Biozentrum, Althanstraße 14, 1090 Wien; Mag. Dr. BIRGIT GOLLMANN, Dr. GÜNTER GOLLMANN: Institut für Zoologie der Universität Wien, Biozentrum, Althanstraße 14, 1090 Wien; alle Österreich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Herpetozoa](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [9_3_4](#)

Autor(en)/Author(s): Baumgartner Christian, Bitschi Norbert, Ellinger Norbert, Gollmann Birgit, Gollmann Günter, Köck Michael, Lebeth Elke, Waringer-Löschenkohl Andrea

Artikel/Article: [Laichablage und Embryonalentwicklung von Springfrosch \(*Rana dalmatina* Bonaparte, 1840\) und Grasfrosch \(*Rana temporaria* Linnaeus, 1758\) in einem syntopen Vorkommen \(Anura: Ranidae\). 133-150](#)