

Der Moorfrosch (*Rana arvalis*): Erscheinungsvielfalt, Verbreitung, Lebensräume, Verhalten sowie Perspektiven für den Artenschutz

DIETER GLANDT

Am Laukreuz 1, D-48607 Ochtrup, dieter.glandt@gmx.de

The moor frog (*Rana arvalis*): diversity of morphs, distribution, habitats, behaviour, and perspectives for species conservation

The moor frog (*Rana arvalis*) inhabits the largest territory of all Eurasian true frogs (Ranidae), and its east-west extension spans more than 7200 km, from northern France to beyond Lake Baikal. Within this area, the moor frog shows pronounced morphological and autecological (aquatic and terrestrial) variation, and at least in southeastern Europe a large amount of genetic variation. Nevertheless, no geographic subspecies can be delineated except the partly disputed *R. a. arvalis* and *R. a. wolterstorffi*. The latter inhabits a small area in the Pannonian region, whereas the former covers the remainder of the distribution range. The genetic-taxonomic status of marginal populations in the Balkans (Slovenia, Croatia) and the Ukraine remains as yet unresolved. A special feature of the moor frog is the purple or blue colouration of males during the breeding season, whose origin as well as function is as yet unknown. In northern Scandinavia, as well as some southern populations, this colouration is missing or only observed in some years. Suitable habitats for the moor frog are very diverse, and encompass moor edges, heath ponds, riverine forests, meadows and pastures, and even dry pine forests. Regional habitat specialisations are noted towards the margins of the distribution area, whereas the moor frog is rather a generalist in core areas. Habitat specialisation in the densely populated western border of its distribution constitute a major threat, as only unsuitable areas remain following habitat destruction. *Rana arvalis* is therefore in part highly endangered or at risk of extinction in France and southwest Germany, and sustainable and comprehensive conservation programmes are thus urgently necessary. Large-scale agricultural extensification measures and the creation of new breeding sites are key towards establishing connectivity between remaining populations and a restoration of their habitats. Additionally, further research into the species' conservation biology is necessary.

Key words: Amphibia, Ranidae, *Rana arvalis*, distribution, variability, blue colouration, habitats, regional habitat specialisation, conservation status, conservation measures, research activities.

Zusammenfassung

Der Moorfrosch (*Rana arvalis*) bewohnt das größte Areal einer eurasischen Art der Echten Frösche (Familie Ranidae). Die West-Ost-Ausdehnung des Verbreitungsgebietes reicht von Nordfrankreich über mehr als 7200 km bis hinter den Baikalsee. In diesem riesigen Areal variiert die Art außerordentlich stark in Bezug auf morphologisch-ekologische Merkmale, die aquatischen und terrestrischen Habitate sowie in Südosteuropa in Hinblick auf mitochondriale Haplotypen. Trotzdem lassen sich mit

Ausnahme der umstrittenen Taxa *R. arvalis arvalis* und *R. a. wolterstorffi* keine geographische Unterarten abgrenzen. Während letztere ein kleines Areal im pannonischen Raum besiedelt, findet sich im Rest des Areals die Nominatform. Eine Sonderstellung nehmen randliche Populationen auf dem Balkan (Slowenien, Kroatien) und in der Ukraine ein, deren genetisch-taxonomischer Status noch zu klären ist. Eine auffällige Besonderheit ist die violette oder himmelblaue Verfärbung der Männchen in der kurzen Paarungszeit, deren Zustandekommen wie auch biologische Bedeutung ungeklärt sind. In Nordskandinavien, aber auch in manchen südlicher lebenden Populationen fehlt diese Blaufärbung oder tritt hier nur in bestimmten Jahren auf. Die vom Moorfrosch bewohnten Lebensräume sind äußerst vielfältig. Hochmoorränder, Heideweiher, Flussauen und ihre Wälder sowie Bruchwälder, Graben-Grünlandgebiete und sogar trockene Kiefernforste werden besiedelt. Dabei gibt es zu den Arealrändern hin auffällige regionale Stenökien, während die Art zum Zentrum euryök erscheint. Gerade die Stenökien werden der Art an der vom Menschen dicht besiedelten westlichen Arealgrenze immer mehr zum Verhängnis, da sie hier bei Biotopzerstörung nicht auf andere Lebensraumtypen ausweichen kann. In Frankreich und Südwestdeutschland ist *R. arvalis* deshalb teils akut vom Aussterben bedroht, teils stark gefährdet. Nachhaltige und umfassende Schutzkonzepte sind dringend geboten. Großflächige landwirtschaftliche Extensivierungsmaßnahmen und die Neuschaffung von Laichgewässern sind entscheidende Bausteine, um eine (Wieder-)Vernetzung der letzten Bestände und eine Restaurierung ihrer Habitate zu erreichen. Dringend erforderlich sind zudem weitere Forschungen zu zentralen Fragen der Artenschutzbiologie von *R. arvalis*.

Schlüsselbegriffe: Amphibia, Ranidae, *Rana arvalis*, Verbreitung, Variabilität, Blaufärbung, Lebensräume, regionale Stenökie, Gefährdungssituation, Schutzkonzepte, Forschungsaktivitäten.

Einleitung

Die internationale Moorfroschtagung in Osnabrück ist schwerpunktmäßig einer einzigen Amphibienart gewidmet, dem Moorfrosch (*Rana arvalis*). Das ist sicher ungewöhnlich, doch gibt es einige Besonderheiten, die dies sinnvoll erscheinen lassen. Die beträchtliche Ausdehnung des Areals der Art, ihre eidonomisch-morphologische Vielfalt, die Vielschichtigkeit der ökologischen Einbindung, verhaltensbiologisch-physiologische Besonderheiten, die starke Regression des Areals an seinem Südwestrand und hiermit verbunden die Listung in Anhang IV der FFH-Richtlinie sind zweifelsohne Gründe genug, sich eingehend dieser Amphibienart zu widmen, wobei auch vergleichende und allgemeinere Gesichtspunkte behandelt werden.

Angesichts der großen Bandbreite der im Tagungsprogramm und -band behandelten Aspekte ist deren Einordnung vor allem für Nicht-Spezialisten nicht immer leicht. Der vorliegende Beitrag gibt deshalb eine gestraffte Einführung in die Art. Dabei werden die Themen wie Morphologie, Verbreitung, Ökologie und Verhalten exemplarisch behandelt. Der spezieller Interessierte findet eine detailliertere Darstellung in GLANDT (2006b). Ein besonderes Anliegen der nachfolgenden Ausführungen ist es, aktuelle Probleme und auch Forschungsdefizite aufzuzeigen. Dabei soll der Bezug zur Tagung hergestellt und den nachfolgenden Spezialbeiträgen Rechnung getragen, ihnen aber

nicht vorgegriffen werden. Ein weiteres Anliegen des Beitrags ist es, die Notwendigkeit umfassender Schutzmaßnahmen zu verdeutlichen.

Merkmale

Der Moorfrosch ist ein kleiner und schlanker, manchmal etwas gedrungen wirkender, insgesamt aber zierlicher Vertreter der Braunfrösche. Sein Kopf ist deutlich zugespitzt. Bei seitlich an den Rumpf angelegtem Hinterbein reicht das Fersen- oder Tibiotarsalgelenk meist bis zum Auge oder Nasenloch, im Süden (Österreich, Ungarn) bis zur Schnauzenspitze oder etwas darüber hinaus. Die Kopf-Rumpf-Länge adulter Tiere beträgt meist 40–60 mm, selten werden 80–82 mm erreicht. Der Trommelfelldurchmesser erreicht $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ des Augendurchmessers. Der Abstand des Augenhinterrandes zum Trommelfellvorderrand ist größer als der halbe Trommelfelldurchmesser. Vom Schläfenfleck bis auf Höhe der Hinterbeinansätze ziehen beiderseits dorsolaterale, meist durchgehend geschlossene Längswülste, die sich hell von der dunkleren Umgebung abheben.

Eine wichtige Bedeutung für die Determination von *Rana*-Arten hat die Beschaffenheit des inneren Fersenhöckers (Callus internus) an der Basis der 1. (= kürzesten) Zehe, der sich deutlich von anderen europäischen Braunfröschen unterscheidet. Er ist bei adulten *R. arvalis* hart, in Seitenansicht groß, halbkreisförmig, und in Aufsicht seitlich zusammengedrückt. Der Quotient aus Länge Digitus primus (1. Zehe) : Länge Callus internus beträgt 1,2–2,2.

Der Moorfrosch ist eine in Färbung und Zeichnung äußerst variable Braunfroschart. In Europa variiert in dieser Artengruppe nur noch der Grasfrosch (*R. temporaria*) derart stark (NOVITZKY 1996). Die Bandbreite reicht auf der Oberseite von nahezu einfarbig rötlich-braunen, ungezeichneten Tieren, die Springfröschen ähneln, z. B. bestimmte Tiere aus Slowenien, Kroatien und offenbar der Ukraine (GROSSENBACHER in GLANDT 2006b, VEENVLIET briefl. Mitt., KOTSERZHYNKA & RADCHENKO 2008) bis zu intensiv gefärbten, oft auch kräftig schwarz gefleckten Exemplaren, wie man sie häufig vom Grasfrosch kennt. Viele Tiere weisen ein in der Breite variierendes Rückenband auf, das zwischen oder vor den Augen beginnt und bis in Nähe der Kloake reicht. Es ist hell, bräunlich bis gelblich gefärbt, oft ungefleckt, manchmal fein bis kräftig dunkel gefleckt, und wird seitlich durch je eine Wärrchenreihe scharf begrenzt.

Die Unterseite ist normalerweise weißlich oder beigefarben und zumeist ungefleckt. Es gibt aber Abweichungen hiervon, die regional häufig sein können. Auf Gotland haben alle Moorfrosche dunkel gefleckte Bäuche und Kehlen. Sofern die Kehlen intensiv gefleckt sind, weisen sie oft eine helle Mittelzone auf (NILSON & ANDRÉN 1981). Auch Moorfrosche in Jämtland (nördliches Schweden) haben gefleckte Bäuche und Kehlen, letztere aber nur selten mit heller Mittellinie (ELMBERG 1978). Von 31 Moorfroschen aus dem Raum Karlsruhe waren 7 Tiere (23 %) ungefleckt, 15 (48 %) dagegen schwach gefleckt und immerhin 9 Tiere (29 %) stark gefleckt (LAUFER & PIEH 2007). Für Weißrussland werden z. T. relativ hohe Anteile von ventral gefleckten Moorfroschen angegeben (DROBENKOV et al. 2006). Für eine sibirische Population gibt ISHCHENKO (1978) sogar 71,6 % der Tiere mit gefleckten Kehlen (Morphe »nigricollis«) an.

Geschlechtsdimorphismus

Im mittleren und westlichen Europa unterscheiden sich die Geschlechter in der Regel nicht in der mittleren Kopf-Rumpf-Länge (KRL, VAN GELDER & OOMEN 1970, LOMAN 1978, PINTAR 1984a, HELLBERND 1987, HARTUNG 1991). HEDENGREN (1987) gibt für eine mittelschwedische Population signifikante Unterschiede an (Mittelwert Männchen 51,99 mm, Weibchen 50,29 mm; $p < 0,001$). LYAPKOV (2008) fand z. T. signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern, die geografisch innerhalb Russlands und der Ukraine variierten.

Laichreife Weibchen sind schwerer als adulte Männchen (GÜNTHER & NABROWSKY 1996), büßen jedoch durch das Abbläuen erheblich an Gewicht ein. HELLBERND (1987) gibt für eine Population im Mittel 42 % Masseverlust an. Die Wertespanne liegt für adulte Männchen zwischen 8 und 49,5 g, für Weibchen zwischen 8 und 58 g (PINTAR 1984a, JUSZCZYK 1987, HELLBERND 1987).

Die Männchen haben auf dem 1. Finger (»Daumen«) Brunftschwielen, die im Frühjahr zur Paarungszeit besonders stark ausgebildet und schwarz-braun gefärbt sind; den Rest des Jahres sind sie weniger entwickelt und blass-grau. Im Rasterelektronenmikroskop zeigt die Oberfläche kleine, kegelförmige Höcker. HERRMANN (1996) fand in der sog. Quartärstruktur Unterschiede zwischen *R. a. arvalis* und *R. a. wolterstorffi*. Erstere hat sehr spitz auslaufende und dicht beieinander stehende Höcker. Deutlich weniger dicht stehen die Höcker bei *wolterstorffi*, die zudem niedriger sind und weniger spitz auslaufen.

In der Paarungszeit sehen die Männchen »schwabblig« aus, was durch Lymphansammlungen unter der Haut hervorgerufen werden soll (z. B. MERTENS 1947, GÜN-



Abb. 1: Extreme Blaufärbung beim Männchen des Moorfrosches während der Paarung. Pärchen im NSG Eiblhofmoor in Kärnten, Österreich, April 2006. Foto: M. SZTATESCNY.
Extreme blue colouration of a male moor frog during mating. Couple in the nature reserve Eiblhofmoor, Carinthia, Austria, April 2006.



Abb. 2: Vorderkörper der Tiere eines Moorfrosch-Pärchens. Links: Weibchen, rechts: Männchen. Man beachte den breiten Kopf, die kräftigen Arme und die Brunftschwieneln sowie die bläuliche Kehlfärbung des Männchens. NSG Harskamp, Ochtrup, nördliches Westfalen. 12. März 2007. Foto: B. THIESMEIER.

Front bodies of a moor frog pair. Left: female, right: male. Note the broad head, the muscular arms and the nuptial pads as well as the blue colouration of the throat of the male. Nature reserve Harskamp, Ochtrup, Northern Westphalia. March 12, 2007.



Abb. 3: Nur einen ganz schwachen Blauanflug zeigt dieses Männchen während der Verpaarung in einer Population im nördlichen Westfalen (NSG Schnippenpohl bei Ochtrup), 12. März 2007. Foto: B. THIESMEIER.

An only slightly blue colouration is shown by this male during mating in Northern Westphalia (nature reserve Schnippenpohl near Ochtrup), March 12, 2007.

THER & NABROWSKY 1996). Möglicherweise wird durch die glatte schwabbelige Körperoberfläche ein Klammern durch andere Männchen erschwert. Nach ELMBERG (briefl. Mitt.) haben die Weibchen oberseits eine rauere Hautstruktur, und lassen sich hieran durch Darüberstreichen von den Männchen unterscheiden.

Zur Paarungszeit sind die meisten Männchen im Großteil der Populationen oberseits himmelblau, dunkelblau oder violett gefärbt, im Extremfall auf der gesamten Oberseite einschließlich Extremitäten (Abb. 1), außerdem auf der Kehle (Abb. 2). Bei sehr intensiver Blaufärbung kann man den dunklen Schläfenfleck kaum noch oder gar nicht mehr erkennen.

Bemerkenswert ist, dass sich die Männchen im nördlichen Schweden nur sehr selten blau verfärben (ELMBERG 2008). Es können auch in demselben Vorkommen die Männchen in manchen Jahren oberseits himmelblau gefärbt sein, in anderen Jahren aber bräunlich aussehen, bestenfalls einen ganz leichten Blaureif zeigen (Abb. 3). Solche Vorkommen gibt es z. B. im Münsterland/Westfalen.

Die sekundären Geschlechtsmerkmale (Brunftschwielen, Blaufärbung, »schwabbeliges« Aussehen) fehlen bei subadulten und juvenilen Männchen. Brunftschwielen sind bei nord- und mitteleuropäischen Tieren in der Regel erst ab etwa 40 mm KRL ausgeprägt (VAN GELDER & OOMEN 1970, TOMASIK 1971, LOMAN 1978, HARTUNG 1991, GÜNTHER & NABROWSKY 1996), für österreichische Tiere gibt PINTAR (1984a) ab 50 mm an.

Verbreitung

Der Moorfrosch kommt in 25–26 Staaten Eurasiens vor. Das sehr ausgedehnte Verbreitungsgebiet reicht in West-Ost-Richtung von Nordfrankreich (3° 20' E, vgl. GODIN et al. 2008) bis zum Mittellauf der Lena (bei etwa 124° E) östlich des Baikalsees, und erstreckt sich dabei über mehr als 7 200 km. In Nord-Süd-Richtung reicht es von Ivalo (68° 40' N, KAISILA 1955) nahe der Südspitze des Inariensees (Nordfinnland) bis zum Donau-Delta (45° 02' N, KUZMIN 1999). Dabei werden rund 2 600 km überbrückt.

Nachfolgend werden die Länder aufgeführt und die relevante, jeweils neueste Literatur zitiert. Eine ausführliche Darstellung, besonders detailliert für die deutschen Bundesländer, findet sich bei GLANDT (2006b).

Finnland: TERHIVUO (1993); Schweden: ELMBERG (1995), AHLÉN et al. (2001); Norwegen: DOLMEN (2008); Dänemark: FOG (1993), FOG et al. (1997); Deutschland: GÜNTHER & NABROWSKY (1996), LAUFER (2006), GLANDT (2006b); Niederlande: VAN DELFT & CREEMERS (2008); Belgien: DUGUET & MELKI (2003); Frankreich: GODIN et al. (2008), VACHER et al. (2008); Österreich: GRILLITSCH & CABELA (2008); Polen: RYBACKI (2008); Estland: TALVI (1992); Lettland: ISHCENKO (1997); Litauen: TRAKIMAS (2008); Tschechien: ŠANDERA et al. (2008). Slowakei: ISHCENKO (1997); Ungarn: PUKY & SCHAD (2008); Slowenien: POBOLJŠAJ et al. (2008); Kroatien: TVRTKOVIĆ & KLETEČKI (2008); Serbien und Montenegro: hier scheint die Art nur im nordwestlichsten Zipfel vorzukommen, nahe der kroatischen und südungarischen Grenzen, doch fehlt es an einer aktuellen Bestätigung einer alten, von DELY (1964) zitierten Fundmeldung (PUKY briefl. Mitt.); Rumänien: SAS et al. (2008); Weißrussland: DROBENKOV et al. (2006); Moldawien: BORKIN et al. (1997); Ukraine: PISANETS (2007), KOTSERZHYNSKA & RAD-



Abb. 4: Das Areal des Moorfrosches. Nach LAUFER (2006), verändert.
The distribution area of the moor frog. Following LAUFER (2006), modified.

CHENKO (2008); Russland: KUZMIN (1999); Kasachstan: BLINOVA & BLINOV (1997), KUZMIN (1999); China: ZHAO & ADLER (1993).

Während für die meisten Länder jetzt moderne Rasterverbreitungskarten (auf MTB- oder UTM-Basis) existieren, fehlen solche noch für Schweden, Estland, Lettland, Russland, Moldawien, Kasachstan, China und die Slowakei. Für Weißrussland und die Ukraine gibt es Punktverbreitungskarten (DROBENKOV et al. 2006, PISANETS 2007, KOTSERZHYNKA & RADCHENKO 2008), aber offenbar noch keine Rasterkarten. In Hinblick auf eine spätere Überarbeitung der im SEH-Atlas (ISHCHENKO 1997) gebrachten, sehr lückigen Karte wäre es wünschenswert, wenn es für diese Länder auch Rasterkarten auf UTM-Basis geben würde.

Die Art kommt von Meeresspiegellhöhe (z. B. einige Nordseeinseln wie Texel) bis in die Höhen des Altaigebirges in 2 140 m NN vor, wobei es eine gewisse Verwirrung hinsichtlich dieser Höhenangabe gibt (siehe GLANDT 2006b). Schwerpunktmäßig findet sie sich in den Tiefländern Europas und Nordasiens. Aus Europa sind keine Funde über 1 000 m NN bekannt geworden, stellenweise werden aber Werte nahe dieser Grenze erreicht. Die höchsten Werte sind: Schweden 500–510 m NN (ELMBERG 2008), Norwegen: 340 m NN (DOLMEN 2008); Deutschland 700 m NN (LAUFER & PIEH 2007), Österreich: 980 m NN (GRILLITSCH & CABELA 2008), Tschechien: 807 m NN (ZAVADIL 1993), Slowakei: 520 m NN (ZAVADIL 1993), Rumänien: 844 m NN (SAS et al. 2008, eventuell auch noch höher, bis an 995 m NN), Ukraine: 987 m NN (ISHCHENKO 1997).

Geografische Merkmalsvariation

Über die Fragen einer großräumigen geografischen Variation von Färbung und Zeichnung und etwaiger Beziehungen zu den Habitaten, insbesondere über die Ver-

teilung ungestreifter und gestreifter Morphen, ist seit langem geschrieben und diskutiert worden. In einer das gesamte Areal abdeckenden ersten Synthese kommt STUGREN (1966) zu dem Ergebnis, dass es großräumig gesehen keine Regelmäßigkeit der Verbreitung und Häufigkeiten gestreifter und ungestreifter Morphen und keine kausalen Beziehungen zwischen diesen und der Beschaffenheit der Habitate gibt. Er kommt stattdessen zu der Auffassung, dass für solche Fälle Zufallsprozesse (genetische Drift) verantwortlich sein könnten (vgl. auch NILSON & ANDRÉN 1981, KUZMIN 1999). Demgegenüber vertreten DROBENKOV et al. (2006) die Auffassung, dass (in Weißrussland) die Morphe *striata* (und einige andere Zeichnungsvarianten) durchaus Anpassungscharakter (an Klima und Relief) habe. Überzeugende Beweise und eine kausale Erklärung liefern die Autoren hierfür jedoch nicht.

Ein neuer Versuch zu einer kontinentalen Synthese wurde von FOG (2008) unternommen. Der Autor betont, dass die Morphe *striata* vor allem in den randlichen Bereichen des Areals häufig ist, in zentralen Teilen des Areals hingegen weitgehend oder gänzlich fehlt. Letzteres kann man für das Baltikum (GLANDT 2006b), das südöstliche Polen (RYBACKI 2008) und anscheinend auch für den zentralen Teil des europäischen Russlands (FOG 2008) feststellen. Indes: Das Fehlen von *striata* in mehreren Randbereichen des Areals, z. B. in Norwegen (GLANDT 2006b, DOLMEN 2008) und im südlichen Schweden (von wenigen gestreiften Individuen, die in über 100 Jahren gefangen wurden, abgesehen, GLANDT 2006b), im größten Teil Finnlands (FOG 2008), sowie das deutliche Überwiegen ungestreifter Tiere in Slowenien (VEENVLIET briefl. Mitt.) und in der Ukraine (PISANETS 2007, KOTSERZHYNKA & RADCHENKO 2008) lassen sich in diese Vorstellung nicht integrieren. Erst recht gilt dies für den großen Arealanteil östlich des Urals (Sibirien), da hier überall unterschiedliche Anteile gestreifter Moorfrosche, sowohl im Zentrum als auch an den Arealrändern, vorkommen (ISHCHENKO 1978). In großen Teilen des Areals hat man vielmehr den Eindruck eines komplizierten »Patchwork«-Gebildes, bei dessen Entstehung unter dem Einfluss der postglazialen Wiederbesiedlungswege selektionsbedingte Anpassungen einerseits und genetische Drift andererseits eine Rolle gespielt haben könnten (vgl. STUGREN 1966). Auch wenn die Datengrundlage von STUGREN (1966) nicht immer kritischen Ansprüchen genügt, scheinen seine wesentlichen Schlussfolgerungen nicht grundsätzlich falsch zu sein.

Unterartgliederung

Längere Zeit wurden beim Moorfrosch bis zu vier Unterarten unterschieden (vgl. MERTENS & WERMUTH 1960, DELY 1964, KUZMIN 1999, FROST 1998–2004): *R. a. arvalis* Nilsson, 1842, *R. a. altaica* Kashenko, 1899, *R. a. issaltschikovi* Terentjev, 1927 und *R. a. wolterstorffi* Fejérváry, 1919. Deren Beschreibung gründete sich entsprechend der Vorgehensweise der klassischen Systematik der Anuren auf verschiedene morphologische Parameter, die meist als Relativmaße berechnet wurden. Dabei wurden Indizes gebildet, z. B. KRL : Tibiallänge, Tibiallänge : Callus internus-Länge, Länge Digitus primus : Callus internus und andere. Hinzu kamen Färbungs- und Zeichnungsunterschiede. Eine entscheidende Bedingung für eine berechnete Unterartabgrenzung ist dann erfüllt, wenn solche Parameter geografisch gesehen nicht kontinuierlich variieren, sondern sprunghafte Änderungen auf kurzer Strecke zeigen. Die gefundenen

Unterschiede sollten zudem keine Reaktion auf aktuelle Umweltbedingungen darstellen, sondern genetisch fixiert sein.

STUGREN (1966) hatte das seinerzeit bekannte Datenmaterial aus dem gesamten Moorfroschareal neu bewertet und kam zu der Auffassung, dass die entscheidenden Merkmale kontinuierlich (klinal) variieren, der Moorfrosch somit eine monotypische, nicht in Unterarten gliederbare Art ist. Hinzu kam, dass innerhalb der Areale der Unterarten jeweils auch Tiere mit Merkmalen anderer Unterarten auftauchten. Auch konnte er wahrscheinlich machen, dass klimatische Faktoren z. B. für die Ausprägung der Tibiallänge in verschiedenen Gebieten Rumäniens verantwortlich sind. Auch KUZMIN (1999) führt derartige Beispiele aus Russland an.

Untersuchungen an Tieren aus Polen, Ungarn und Rumänien ergaben, dass die mittlere relative Hinterbeinlänge (ausgedrückt als Quotient KRL:Tibiallänge) in Ungarn größer ist (BABIK & RAFIŃSKI 2000), wodurch frühere Untersuchungen bestätigt wurden. Aber alle bislang als diagnostisch betrachteten Indizes ergaben eine breite Überlappung, was ihren Wert für die Unterscheidbarkeit von *R. a. wolterstorffi* gegenüber der Nominatform nach Auffassung der Autoren in Frage stellt. Sie vermuten vielmehr, dass die größere Hinterbeinlänge im Karpatenbecken durch das wärmere Klima bedingt ist (vgl. schon STUGREN 1966). Dann wäre dies kein rein genetisch fixiertes Merkmal. Jüngste, experimentelle Ergebnisse mit Tieren von Gotland und Festland-Schweden von KNOPP et al. (2007) stützen diese Vorstellung. Demnach wären die langbeinigen Moorfrösche von Gotland, die von ANDRÉN & NILSON (1981) als ein Beispiel für »Mikroevolution« angesehen wurden, lediglich Ökotypen.

Genetische Daten an Moorfröschen Europas zeigen sowohl für verschiedene Enzyme (RAFIŃSKI & BABIK 2000) als auch für mitochondriale cytochrom b-Gene (BABIK et al. 2004), dass zwei gut unterscheidbare Populationszweige existieren. Allerdings ist die genetische Distanz zwischen den beiden Zweigen gering ($D_N = 0,062$). Der eine Zweig (A) umfasst Populationen nördlich und östlich der Karpaten einschließlich Tschechien, Slowakei, östliches Ungarn und Rumänien, der sich in zwei Unterzweige (AI und AII) gliedern lässt. Auch im nordwestlichen Österreich und in den Donau-Auen nordwestlich von Wien (Stockerau) kommt der A-Zweig vor. Der andere Zweig (B) umfasst Populationen im zentralen und westlichen Ungarn sowie im östlichen Österreich, ab Wien und weiter östlich sowie in Kärnten.

Es gibt jedoch Diskrepanzen. Nach den mtDNA-Daten zählen die Tiere aus dem östlichen Ungarn zum Zweig A, zu dem auch alle Tiere nördlich und östlich der Karpaten – traditionellen Gebieten der Nominatform (*R. a. arvalis*) – gehören, während sie nach den klassischen morphometrischen Daten zu *R. a. wolterstorffi* gestellt werden müssten (DELY 1964). Nur die Tiere aus dem zentralen und westlichen Ungarn gehören nach den mtDNA-Daten zum Zweig B. Zudem zeigt eine multivariate statistische Behandlung der morphometrischen Daten eine breite Überlappung vermeintlich diagnostischer Merkmale der Tiere aus den Gebieten beider Zweige (RAFIŃSKI & BABIK 2000). Trotz einer gewissen genetischen Eigenständigkeit der Tiere des östlichen und südöstlichen Österreichs und des westlichen Ungarns halten es deshalb RAFIŃSKI & BABIK (2000) und BABIK et al. (2004) nicht für gerechtfertigt, die Unterart *R. a. wolterstorffi* beizubehalten. Die Autoren empfehlen aber, den Moorfrosch im östlichen Österreich und westlichen Ungarn als »separate conservation unit« zu behandeln.

Tab. 1: Unterschiede zwischen den beiden eventuell validen Unterarten *Rana a. arvalis* und *R. a. wolterstorffi* des Moorfrosches.

Differences between the potentially valid moor frog subspecies *Rana a. arvalis* and *R. a. wolterstorffi*.

Merkmal	<i>R. a. arvalis</i>	<i>R. a. wolterstorffi</i>	Autoren
Verbreitung	Das gesamte Artareal mit Ausnahme des größten Teils Österreichs und des westlichen und zentralen Ungarns	Im größten Teil Österreichs und mindestens im westlichen und zentralen Ungarn	GRILLITSCH & CABELA (2008), BABIK & RAFIŃSKI (2000), RAFIŃSKI & BABIK (2000), BABIK et al. (2004)
KRL (adult)	Mittelgroße bis große Unterart, meist 50–60 mm, lokal/regional kleiner oder größer werdend	Größere bis sehr große Unterart, etwa 50 bis 80 mm	DELY (1953), PINTAR (1984a)
KRL/T	Im Mittel etwa 1,8–1,9	Im Mittel kleiner 1,8	BABIK & RAFIŃSKI (2000)
T/cint	Mittelwerte 9–10	Mittelwerte 10–11	BABIK & RAFIŃSKI (2000)
mtDNA Cytochrom b; Haplotypen	»Zweig A« der Haplotypen	»Zweig B« der Haplotypen	BABIK et al. (2004)
mittlerer Kern-DNA-Gehalt in pg	12.89	12.63	LITVINCHUK et al. (2008)
Brunftschwielen	Dorsalansicht: einteilig, Ventralansicht: zwei unterschiedlich große Polster; im REM spitz auslaufende, kegelartige, sehr dicht stehende Höcker	Dorsalansicht: dreiteilig, ein großes Polster, zwei sehr kleine Polster; Ventralansicht: vierteilig, zwei größere, zwei kleine Polster; im REM nicht so dicht stehende, stumpfere Höcker mit breiter Basis	HERRMANN (1996)
Schädel	Parasphenoid 1,2- bis 1,3-mal so lang wie caudaler Teil breit; Lamella alaris squamosi mit zwei etwa gleichlangen Ästen. Linea medialis der Frontoparietalia im hinteren Abschnitt oft bis an den medialen Rand gebogen	Parasphenoid 1,1- bis 1,18-mal so lang wie caudaler Teil breit; vorderer Ast der Lamella alaris squamosi etwas länger als hinterer Ast. Linea medialis der Frontoparietalia im hinteren Abschnitt bis an den medialen Rand geradlinig verlaufend	DELY (1953) BÖHME (1977)
Mundfeldbezahnung (Lippenzähnen) der älteren Larve	oZR3 fehlt häufig	oZR3 meist ausgebildet	GRILLITSCH & GRILLITSCH (2008)

In die Bewertung einer Unterart-Validität sollten jedoch auch andere deutliche Merkmalsunterschiede zwischen der Nominatform und *R. a. wolterstorffi* eingehen. Dies betrifft den Feinbau der Brunftschwielen (HERRMANN 1996), die Lippenbezahnung der älteren Larven (GRILLITSCH & GRILLITSCH 2008) und osteologische Unterschiede (DELY 1953, BÖHME 1977). Hinzu kommen, wenn auch geringe, Unterschiede in der Genomgröße (Kern-DNA-Gehalt, LITVINCHUK et al. 2008). Letztere betrachten die beiden Formen als im Entstehen befindliche Unterarten. In Tabelle 1 sind die derzeit bekannten Unterschiede für die beiden sehr wahrscheinlich validen Unterarten *R. a. arvalis* und *R. a. wolterstorffi* zusammengestellt.

Anders verhält es sich mit den beiden früher anerkannten Unterarten aus Sibirien und Nordrussland. *Rana a. altaica* Kashenko, 1899, aus dem Altaigebirge wurde zeitweilig sogar als eigene Art (»*Rana altaica*«) aufgefasst (WEI et al. 1992, ZHAO & ADLER 1993).

FROST (1998–2004) führt »*altaica*« als Synonym von *R. arvalis* auf, und die molekulargenetischen Daten von BABIK et al. (2004) sprechen klar für diese Auffassung. Demnach gehören die Populationen im Altai und in Sibirien zum Zweig A. *Rana a. issaltshikovi* Terentjev, 1927, aus dem nördlichen Russland ist nach den molekulargenetischen Untersuchungen von BABIK et al. (2004) ebenfalls eindeutig den nördlichen Populationen (Zweig A) zuzuordnen.

Leider sind bislang noch keine Moorfrosche von der südlichen Arealgrenze in Slowenien, Kroatien, Moldawien und der Ukraine in nähere morphologische und genetische Untersuchungen einbezogen worden (von ersten morphologischen Daten abgesehen: POBOLJŠAJ et al. 2008). Viele der hier lebenden Moorfrosche weisen morphologisch-eidonomische Besonderheiten auf, die nicht mit der Beschreibung von *R. arvalis (wolverstorffi)* übereinstimmen, sondern eher an *Rana dalmatina* erinnern. Möglicherweise verbergen sich hier ein bis zwei weitere Unterarten.

Habitate

Entsprechend der außerordentlich weiten Verbreitung der Art und ihrer großen ökologischen Amplitude wird eine nur schwer überschaubare Fülle an Lebensraum-Typen besiedelt. Dies gilt vor allem für die zentraleren Teile des Areals, wo die Art als ausgesprochen euryök einzustufen ist, während an den Rändern (zumindest im westlichen Mitteleuropa) auffällige Beispiele regionaler Stenökologie feststellbar sind, die mit ein wesentlicher Grund für die starke Gefährdung sind.

Fortpflanzungsgewässer

In der Regel dienen flache, stehende, nur ausnahmsweise langsam fließende Gewässer mit ausdauernder oder temporärer Wasserführung, vor allem Tümpel, Teiche und Kleinweiher als Laichgewässer (zur limnologischen Terminologie siehe GLANDT 2006a). Seen und Stauseen werden nur selten genannt. Die Gewässer decken eine breite Amplitude im Chemismus und in der Produktivität ab, von nährstoffarmen bis nährstoffreichen, von sauren über neutralen bis leicht alkalischen. Die wichtigsten Laichgewässertypen sind:

- größere und tiefe, nährstoffreiche Altwässer und Altarme, z. B. im Oberrheingraben (SCHADER 1987, BOBBE 2006) und im Bereich der Donau-Auen (DITTLER 1994, PINTAR 2001a, b). Für Österreich wird sogar eine starke Bevorzugung von Altwässern (und Teichen), also großen und auch tiefen Gewässern angegeben (GRILLITSCH & CABELA 2008).
- periodisch überflutete Bruchwälder mit oft sehr flachen Gewässern unterschiedlicher Größe und Wasserhaltung (temporär – permanent), vor allem in Ostdeutschland, Ost- und Südosteuropa. Es handelt sich um lichte Laubwälder, in denen vor der Belaubung zur Laichzeit genügend Licht einfällt. Auch staunasse Bruchwälder, z. B. Erlenbruchwälder, dienen als Laichgewässer (GLANDT 2006b).
- Hochmoor- und Heideweiher. Auf basenarmen Urgesteinen (Skandinavien) und ausgelaugten Sanden (Niederlande, Norddeutsches Tiefland) werden sehr oft saure, dystrophe Gewässer der Moorrandbereiche sowie oligo- bis mesotrophe

Heideweiher besiedelt, wozu die Art dank einer gewissen Säureresistenz von Laich und Larven in der Lage ist (RÄSÄNEN 2002, RÄSÄNEN et al. 2003a, b, 2005, SÖDERMAN 2006). Im Falle der Hochmoore dürften die Laichgewässer ursprünglich in den Randsümpfen (sog. Lagg-Bereiche) gelegen haben, in denen sich das saure Wasser des Moorinneren mit weniger saurem Wasser des mineralischen Bodens außerhalb der Moore vermischt (GLANDT 2005, 2006b, 2008).

- temporäre Kleingewässer natürlichen oder anthropogenen Ursprungs, z. B. Überschwemmungs- und Druckwassertümpel in der Rhein- und Elbaue (LAUFER & PIEH 2007), Tümpel in Abgrabungsflächen, Wiesentümpel und andere Gewässer.
- Gräben und Grabensysteme, d. h. zeitweise langsam fließende Gewässer, zeitweise stehende Gewässer, sind regional, vor allem in Grünlandgebieten, von großer Bedeutung (WEISHAAR & TOTZKE 1993, KÄSTNER et al. 1993). Auch Straßengräben werden genannt (GLANDT 2006b).
- Grünlandblänken. Dies sind sonnenexponierte, flache, selten mehr als 1 m tiefe rundliche oder ovale Gewässer, die ganzjährig Wasser halten oder zum Sommer austrocknen. Im NSG Meerbruchswiesen am Steinhuder Meer (Niedersachsen) waren in der Saison 2006 8 von 35 (d. s. 23 %) der zwischen 1994 und 2005 angelegten Blänken vom Moorfrosch besiedelt (BRANDT & GEBHARD 2008).
- Fischteiche haben in manchen Regionen eine große Bedeutung für die Existenz des Moorfrosches. Lange Zeit bildeten im Sundgau/Elsass Karpfenteiche die Grundlage für die erfolgreiche Etablierung und Fortpflanzung der Moorfrösche an ihrer südwestlichsten Arealgrenze (GROSSENBACHER 1987). Auch im Aischgrund nordwestlich von Erlangen (Nordbayern) sind teilweise heute noch Fischteiche (meist mit extensivem Karpfenbesatz) für den Moorfrosch wichtig (PANKRATIUS 2008).

Sommerlebensräume

Sommerlebensräume sind bislang weitaus weniger untersucht worden als Laichgewässer. Hier ist noch ein großer Forschungsbedarf, denn ohne intakte und ausreichend dimensionierte Landlebensräume lässt sich kein erfolgreicher Moorfroschschutz betreiben. Die wichtigsten Typen der Landhabitats sind:

- Auwälder. Die Untersuchungen von PINTAR (1984b) in den Donau-Auen oberhalb Wiens (bei Stockerau, Niederösterreich) ergaben, dass ältere Moorfrösche die feuchtesten Wälder, die zur Weichholzaue gehörende Weidenau, bevorzugten. Charakterbaum ist die Silber-Weide (*Salix alba*).
- Bruchwälder. Hohe Moorfroschdichten wurden in Erlenbruchwäldern (Fraxino Pannonicae – Alnetum) im Kiskunság Nationalpark im südlichen Ungarn ermittelt (GYOVAI 1989).
- Kiefernforste. In einem ausgedehnten Kiefernforst auf trockenem Sanduntergrund bei Coesfeld im westlichen Münsterland (Nordrhein-Westfalen) konnte HARTUNG (1991) zahlreiche Moorfrösche, z. T. bis über 1000 m entfernt vom Laichgewässer, erfassen. Der extensiv genutzte Forst bestand aus einem lichten Bestand von ca. 30–40 Jahre alten Kiefern. Bei meist fehlendem Kronenschluss erreichte die Kiefer Deckungsgrade von nur ca. 35 %. Hierdurch drang viel Sonnenlicht auf den Waldboden, was die Ausbildung einer stellenweise dichten Krautschicht ermöglichte.

- Hochmoore und ihre Randbereiche dürften neben Auwäldern zu den Primärlebensräumen der Art gehören. Größere intakte, d. h. vor allem auch baumfreie Hochmoorflächen schieden aber als Lebensraum aus (vgl. PEUS 1928). Die Übergangsbereiche zwischen Moorflächen und angrenzenden Wäldern, mit Zwergsträuchern (vor allem *Erica tetralix*) und Pfeifengras (*Molinia caerulea*) bewachsene Moorrandflächen dürften in großen Teilen Norddeutschlands einstmals das »ökologische Rückgrad« der Art gestellt haben.
- Graben-Grünland-Gebiete. Vor allem große baumfreie Graben-Grünland-Gebiete, z. T. in Stromauen gelegen, wurden als bedeutsame Moorfroschlebensräume in Norddeutschland gemeldet (LUTZ 1992, WEISHAAR & TOTZKE 1993, HOCHKIRCH 2001). Hier halten sich die Tiere im Sommer überwiegend in den Abzugsgräben oder an ihren Grabenrändern auf (LUTZ 1992).

Winterquartiere

Zumindest in Mitteleuropa bevorzugt der Moorfrosch terrestrische Winterquartiere. Dabei werden vorzugsweise feuchte Geländebereiche, die über eine dichte Krautschicht verfügen und sich innerhalb oder an bewaldeten Flächen befinden, genutzt (HARTUNG 1991). Dass sich die Tiere in den Boden eingraben, hält HARTUNG (1991) für unwahrscheinlich, sondern eher die Nutzung vorhandener Lücken- und Hohlraum-systeme. Dies wird durch funktelemetrische Untersuchungen von LUTZ (1992) gestützt, der im Herbst Moorfrosche in Kleinsäugergängen und -bauten ortete.

Aquatisches Überwintern ist in Mitteleuropa die Ausnahme (HARTUNG 1991). In der borealen Zone von Schweden dagegen überwintern Moorfrosche laut ELMBERG (2008) in der Regel aquatisch. Besonders geeignet sind kleine, nicht zufrierende Fließgewässer, in denen einerseits keine größeren Raubfische leben, andererseits auch bei geschlossener Eisdecke genügend Sauerstoff vorhanden ist. In stehenden, vor allem flachen Gewässern sind die Sauerstoffverhältnisse im Winter ungünstiger. Dies gilt erst recht für moorige, dystrophe Weiher, die in den Wintermonaten aufgrund der starken Sauerstoffzehrung gefährliche Winterquartiere darstellen würden.

Verhalten

Migrationen

Bei den adulten Tieren können mindestens zwei, oft auch drei saisonale Wanderphasen unterschieden werden (vgl. Abb. 5): die frühjährliche Anwanderung zum Laichgewässer, das Abwandern in Richtung Sommerlebensräume und im Herbst eine erneute Wanderung. Letztere führt entweder Richtung Laichgewässer, wo die Tiere gewässernah terrestrisch einwintern (HARTUNG & GLANDT 2008) oder aber zu Überwinterungsgewässern (ELMBERG 1978, 2008). Über die Orientierungsmechanismen (Fernorientierung) im Rahmen der saisonalen Wanderungen ist bei *R. arvalis* nichts bekannt.

In Mitteleuropa verlassen Moorfrosche ihre Winterquartiere meist im März und wandern zu ihren Laichgewässern (BÜCHS 1987, HARTUNG 1991, GÜNTHER & NABROWSKY 1996, TOBIAS 1997). In milden Jahren geschieht dies bei einem Teil der Tiere bereits im

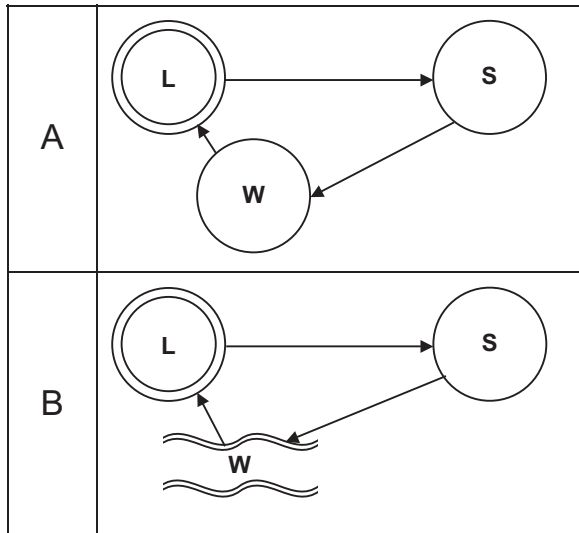


Abb. 5: Raum-Zeit-Verhalten von Moorfrösch-Populationen bei terrestrischer (oben) und aquatischer (unten) Überwinterung. Die Pfeile geben saisonale Migrationen an. L = Laichgewässer, S = Sommerhabitate, W = Winterquartiere. Mit Doppellinien sind aquatische, mit einfachen terrestrische Habitate angegeben. Aus GLANDT (2006b).

Spatio-temporal habitat use of moor frogs with terrestrial (above) and aquatic (below) hibernation. Arrows refer to seasonal migrations. L = reproductive sites, S = summer habitats, W = winter habitats. Double and single lines are aquatic and terrestrial habitats, respectively. From GLANDT (2006b).

Februar (GÜNTHER & NABROWSKY 1996). Auch kann man in solchen Jahren manchmal schon Ende Februar die ersten Laichballen finden, wie z. B. in der Saison 2002 im nördlichen Münsterland. Zumeist werden die Laichballen in Mitteleuropa jedoch im März/April abgelegt (GÜNTHER & NABROWSKY 1996, GLANDT 2006b).

Nach Norden und in die Höhe der Gebirge verschieben sich der jährliche Aktivitätsbeginn und mit ihm auch die Fortpflanzungsaktivitäten. In Mittelschweden (Raum Karlstad, rund 59° N) wanderten die Moorfrösche 1986 kurz nach dem Abschmelzen des Eises um den 26. April in ihr Gewässer ein (BERGLIND 1994), und an einem Kleingewässer im Raum Stockholm im selben Jahr vom 23. bis 29. April (HEDENGREN 1987). Im Raum Umeå (Västerbotten) bei fast 64° N verlassen die Moorfrösche Ende April/Anfang Mai ihre Winterquartiere, Rufe und Eiablage fallen schwerpunktmäßig in die Zeit vom 10. bis 20. Mai (ELMBERG briefl. Mitt.). Im nördlichen Münsterland (Raum Ochtrup, etwa 52° N) rufen und laichen die Moorfrösche meist in der 1. bis 3. Märzwoche, das sind rund zwei Monate früher als bei Umeå. Im Altai-Naturschutzgebiet wurden die ersten Moorfrösche außerhalb des Winterquartiers je nach Höhenlage im mehrjährigen Mittel zwischen dem 18. April und dem 16. Mai beobachtet, letzteres allerdings auf einer Höhe von ca. 1660 m NN (JAKOVLEV 1979). Auf 1860 m NN kam es in diesem Gebirge erst Ende Mai zur Laichabgabe (JAKOVLEV 1981).

An den Laichplatzwanderungen nehmen in Mitteleuropa auch subadulte Tiere teil (BÜCHS 1987, HARTUNG 1991, HARTUNG & GLANDT 2008, TOBIAS 1997, 1998, PANKRATIUS 2008). In Schweden ist dieses Verhalten der Jungtiere sehr unüblich, und ELMBERG (briefl. Mitt.) sieht hierin auch keinen Vorteil, da um diese Zeit Nahrungsmangel herrscht. HARTUNG (1991) vermutet, dass die Tiere durch die Teilnahme an dieser Laichplatz orientierten Wanderung die zeitliche Einnischung »einüben«, um mit Erreichen der Geschlechtsreife im straffen Raum-Zeit-System eines »explosive breeder« optimal eingepasst zu sein. Dabei nimmt er eine genetische Disposition für dieses Verhalten an und hält eine von den Adulti auf die Subadulti übertragene Verhaltensweise für unwahrscheinlich.

Die frisch metamorphosierten Jungtiere gehen in Mitteleuropa ab Juni an Land. Das Gros verlässt aber erst im Juli/August das Gewässer (BÜCHS 1987, HARTUNG 1991, HARTUNG & GLANDT 2008, GÜNTHER & NABROWSKY 1996). Auch im Hochgebirge (Altai, JAKOVLEV 1981) und in Nordskandinavien (Nordschweden, ELMBERG briefl. Mitt.) beenden offenbar alle Larven ihre Metamorphose vor Wintereinbruch. Überwinterung im Larvenstadium scheint bei dieser Art nicht vorzukommen.

Die Winterquartiere werden spätestens im November aufgesucht (HARTUNG 1991, GÜNTHER & NABROWSKY 1996). Ausnahmsweise und nur bei milder Witterung konnten wandernde Moorfrösche im Dezember und Januar beobachtet werden (HENLE 1999). Die meisten Individuen verbringen allerdings eine gewisse Zeit im Winterquartier, in Mitteleuropa z. B. zwischen Anfang November und Anfang März (GÜNTHER & NABROWSKY 1996), in Nordschweden (Umgebung von Umeå) zwischen Mitte September und Anfang Mai (ELMBERG briefl. Mitt.).

Die Laichgewässer und die distalen Bereiche der Sommerlebensräume liegen je nach örtlicher Situation, z. B. der jeweiligen Biotop- und Landschaftsstruktur und vielleicht auch geografischer Region, recht unterschiedlich weit auseinander. HARTUNG (1991) fand im Münsterland/Westfalen bis zu 1,2 km. Er kommt zu der Auffassung, dass bei günstigen Bedingungen junge Moorfrösche in der Lage sind, vor ihrer ersten Überwinterung mehr als 3 000 m weit in terrestrische Lebensräume vorzudringen. Es dauert mehrere Wochen, bis sich die Tiere nach dem Abwandern vom Laichgewässer in derart ausgedehnten Sommerlebensräumen verteilt haben.

Fortpflanzungsverhalten

Nach den Befunden schwedischer Autoren (HEDENGREN 1987, BERGLIND 1994, SHELDON et al. 2003) ist die Partnerwahl beim Moorfrosch selektiv. Leider sind die beiden erstgenannten Studien unveröffentlicht geblieben und finden deshalb auch keine Berücksichtigung bei den Diskussionen durch andere Autoren (GÜNTHER & NABROWSKY 1996, RIES et al. 2008). Es wird ausdrücklich von nicht-selektiver (zufälliger) Verpaarung ausgegangen (GÜNTHER & NABROWSKY 1996), obwohl die mittlere KRL verpaarter Männchen bei BERGLIND (1994) $53,6 \pm 3,9$ mm ($n = 56$) und unverpaarter Männchen $51,1 \pm 4,1$ mm aufwies ($n = 198$, $p < 0,001$). Von den verpaarten Männchen wiesen diejenigen, die sich nachweislich fortpflanzten im Mittel sogar $54,8$ mm auf ($n = 33$). Zwei Männchen pflanzten sich vier- bzw. fünfmal fort, sie maßen $62,4$ und $58,3$ mm. Auch HEDENGREN (1987) fand einen signifikanten Längenunterschied zwischen verpaarten und nicht verpaarten Männchen.

In der Studie von HEDENGREN (1987) waren verpaarte Männchen zudem signifikant stärker blau gefärbt als unverpaarte ($p < 0,05$). Zwischen der KRL und dem Grad der Blauausprägung resultierte ebenfalls eine signifikante positive Korrelation.

Andererseits verpaaren sich Moorfrösche nicht nur tagsüber sondern auch nachts, wenn die blaue Farbe mit Sicherheit keine Rolle spielen kann. In einem Dunkelexperiment von GÜNTHER (1969) verpaarten sich in einem geschlossenen Behälter gemeinsam untergebrachte Gras- und Moorfrösche innerhalb weniger Stunden, wobei es zu keiner Fehlpaarung kam. Dies zeigt, dass optische (und auch akustische Reize) nicht zwingend erforderlich sind, um eine artgleiche Verpaarung zu gewährleisten. Vermutlich spielt im Dunkeln die taktile Kommunikation die entscheidende Rolle. Dabei

dürfte die unterschiedliche Struktur der Rückenhaut (schleimig-glatt beim Männchen, rau beim Weibchen, vgl. Abschnitt »Geschlechtsdimorphismus«) von großer Bedeutung sein (ELMBERG briefl. Mitt.).

Die Befunde hinterlassen ein großes Fragezeichen hinsichtlich der Bedeutung der akustischen Kommunikation im Rahmen der Paarbildung sowie der auffälligen Blaufärbung der Männchen. RIES et al. (2008) diskutieren, dass die Blaufärbung entweder ein Signal für die Weibchen (»Hochzeitskleid«) oder für die Männchen (Anzeige eines gleichgeschlechtlichen Konkurrenten) bedeutet. Die Frage muss einstweilen mangels experimenteller Daten unbeantwortet bleiben.

Analysen von Moorfroschrufen mittels Oszillo- und Sonagrammen stammen von GÜNTHER (1969), GÜNTHER & NABROWSKY (1996), OLDERS (1987), SCHNEIDER (1973, 2005) sowie SCHNEIDER & GLANDT (2008). Danach äußern Moorfrösche Einzelrufe (Kurzlaute) ohne wechselnde Impulsfolge. Bei stärkerer Erregung werden Serien von 2–15 gleich aufgebauten Impulsgruppen abgegeben. Diese Serien sind die charakteristischen blubbernden Rufe, die gerne mit dem Geräusch verglichen werden, das entsteht, wenn man eine leere Flasche unter Wasser taucht. Manchmal erinnern sie an ein entferntes hohes Hundebellen.

GÜNTHER (1969), GÜNTHER & NABROWSKY (1996), SCHNEIDER (2005) sowie SCHNEIDER & GLANDT (2008) vermuten, dass die Einzelrufe, die jeweils aus nur einer Impulsgruppe bestehen, mehr die Funktion einer Revieranzeige haben, mit denen sich die in großen Rufergemeinschaften während der Rufperiode oft sehr dicht gedrängten Männchen auf Distanz halten. SCHNEIDER (2005) sowie SCHNEIDER & GLANDT (2008) bezeichnen sie deshalb vorläufig als »Revierrufe«. Die aus mehreren Impulsgruppen zusammengesetzten Rufe könnten dagegen eine Bedeutung im Rahmen der Paarbildung haben, weshalb sie zunächst als »Paarungsrufe« bezeichnet werden (SCHNEIDER 2005, SCHNEIDER & GLANDT 2008). Playback-Experimente, die abschließende Gewissheit zur biologischen Bedeutung der Rufe bringen würden, fehlen für den Moorfrosch bislang und wären bei dieser scheuen Art extrem schwierig.

Nach GÜNTHER & NABROWSKY (1996) läuft die Laichabgabe folgendermaßen ab: Das Weibchen taucht mit dem klammernden Männchen ca. 10–30 cm unter die Wasseroberfläche, bis es auf einer Pflanzenunterlage oder dem Gewässerboden Halt findet. Nach ca. 2–5 Minuten biegt es den Rücken konkav durch (»Hohlkreuzhaltung«), d. h. Kopf und Hinterende werden nach oben gebogen. Diese Signalstellung zeigt dem Männchen an, dass der Laichaustritt aus der Kloake unmittelbar bevorsteht. Auch kommt hierdurch die Kloake des Weibchens näher an die des Männchens. Sobald der Laich austritt, formt das Männchen mittels Hautfalten seiner Oberschenkel eine Art Halbtrichter unterhalb seiner eigenen Kloakenöffnung, den es alternierend über dem austretenden Laich hin und her bewegt. Dabei nimmt das Männchen eine gekrümmte Buckelhaltung ein, wodurch sich die eigene Kloakenöffnung noch mehr dem Laich nähert. Nach einigen Sekunden hören Laichaustritt und Besamungsbewegungen auf, und das Paar verharrt minutenlang völlig ruhig. Nach einer kurzen Unterbrechung nimmt das Weibchen erneut die Signalstellung ein, und eine weitere Laichportion wird abgegeben und besamt. 2–5 solcher Laichschübe können innerhalb eines Zeitraumes von 5–15 Minuten beobachtet werden, wobei der gesamte Laich als ein zusammenhängender Laichballen abgegeben wird. Sofort nach Ende des Austritts der

gesamten Laichportion lösen sich die Männchen von den Weibchen und schwimmen davon. Nach BERGLIND (1994) verpaaren sich einzelne Männchen mehrmals innerhalb einer Paarungssaison (s.o.).

JAKOVLEV (1979) hat die Laichabgabe im Altai-Naturschutzgebiet beobachtet, wo diese nur 1,5 bis 2 Minuten in Anspruch nahm. Übereinstimmend mit den voranstehenden Beobachtungen stellt der Autor fest, dass der Laich nicht in einem durch abgelegt wird, sondern mit kleinen zeitlichen Unterbrechungen von 5–10 Sekunden.

BERGLIND (1994) konnte wiederholt beobachten, wie ein nicht verpaartes Männchen erfolgreich ein bereits verpaartes von »seinem« Weibchen trennte. Dies erreichte der Übernahmewillige dadurch, dass er das Weibchen zunächst knapp oberhalb der Hinterbeine klammerte, sich sodann unter das bereits verpaarte Männchen schob oder entlang der Körperseite dieses Männchens. Wenn dann der Konkurrent die Achselgegend des Weibchens erreichte, ließ das zunächst klammernde Männchen los und überließ dem Konkurrenten das Weibchen. Wenn mehrere unverpaarte Männchen gleichzeitig um ein verpaartes Weibchen konkurrieren, kommt es zur Bildung von »Bällen« wie von BERGLIND (1994) beobachtet und wie dies vor allem von der Erdkröte bekannt ist. Auch »Ketten« kommen vor. JAKOVLEV (1979) beobachtete mehrmals »Ketten«, die aus einem Weibchen und 3–4 Männchen bestanden.

Es ist anzunehmen, dass durch solche Vorgänge auch beim Moorfrosch multiple Vaterschaften vorkommen (für Spring- und Grasfrosch siehe LODÉ & LESBARRÈRES 2004, VIEITES et al. 2006).

Gefährdung

In der »Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie« (FFH-RL) der Europäischen Union wird der Moorfrosch im Anhang IV geführt, und gehört damit zu den »streng zu schützenden Tier- und Pflanzenarten von gemeinschaftlichem Interesse« (SCHULZE & MEYER 2004). In Deutschland wird er als stark gefährdet eingestuft (BEUTLER et al. 1998). Während in den nördlichen und östlichen Bundesländern die Art jedoch weit verbreitet und zumeist auch noch häufig bis sehr häufig ist, ist die Art im südlichen und südwestlichen Teil Deutschlands nur regional/lokal verbreitet und zumeist selten bis sehr selten (LAUFER 2006, GLANDT 2006b). Auch wenn die Gefährdungseinstufung in einzelnen Bundesländern kritisch zu hinterfragen ist und die Einstufungen in den Bundesländern nur bedingt miteinander vergleichbar sind, muss festgehalten werden, dass nach den neuesten verfügbaren »Roten Listen« in 9 von 16 Bundesländern (= 56 %) die Art ausgestorben, vom Aussterben bedroht, oder stark gefährdet ist. Das erfordert in den betroffenen Ländern verstärkte Artenschutzanstrengungen!

Besonders problematisch ist die Situation an der südwestlichen Arealgrenze. In geradezu beängstigendem Tempo verschwindet die Art aus Frankreich und Südwestdeutschland (Oberrheingraben, Rhein-Main-Gebiet, GLANDT 2006b, LAUFER & PIEH 2007). Im Saarland ist sie bereits ausgestorben (FLOTTMANN mündl. Mitt.), in Frankreich (VACHER et al. 2008, GODIN et al. 2008) und Hessen (BOBBE 2006) ist sie akut vom Aussterben bedroht. Ähnlich prekär sieht ihre Situation in Baden-Württemberg (LAUFER & PIEH 2007) und Rheinland-Pfalz (BLUM & SIMON 2008) aus.

An Gefährdungsfaktoren werden genannt: Straßentod (GÖTTSCHE et al. 2003), Überbauung (siehe das eindrucksvolle Beispiel aus Berlin, KRONE & KITZMANN 2008), Ausbau der Fließgewässer und hierdurch bedingte Einschränkungen der Wasserstandsdynamik sowie eine Grundwasserabsenkung (LAUFER 2001), Fischbesatz (VIERTEL 1980, GUYÉTANT 1989), Gewässerversauerung (CLAUSNITZER 1979, PANKRATIUS 2008, BELLEMAKERS & VAN DAM 1992, GLANDT 2006a), Intensivierung der Landnutzung (LOMAN & LARDNER 2006) und hiermit verbunden die Belastungen durch Pestizide (GREULICH & PFLUGMACHER 2003, GREULICH 2004). Durch die genannten Faktoren nimmt zumindest in Teilen des Areals die Fragmentierung der Populationen zu, die bereits von WESTHOFF (1892) beklagt, aber erst seit einigen Jahren mit modernen Methoden näher untersucht wird (VOS & CHARDON 1998, ARENS et al. 2007).

Schutzmaßnahmen

Entscheidend ist, die Fragmentierung der Populationen aufzuhalten und durch geeignete Maßnahmen wieder eine bessere regionale Vernetzung zu erzielen. Hierzu ist ein Bündel von Maßnahmen erforderlich, einzelne Schritte, z. B. Schutzzäune an Straßen oder Gewässerneuanlagen reichen hierfür nicht aus. Ganz besonders ist eine größerflächige Extensivierung der Landnutzung, insbesondere im Agrar-, zum Teil auch Forstbereich erforderlich. Dies hat vor allem das Moorfroschprojekt des Biologischen Instituts Metelen e. V. im Westmünsterland/Westfalen gezeigt (GLANDT et al. 1990, HARTUNG et al. 1995, GLANDT 2008). Die Extensivierung der Landnutzung, z. B. Brachfallenlassen von Maisäckern, Reduzierung der Schnitthäufigkeit in Wiesenflächen, noch besser die Beweidung der Grünlandflächen bei einer Viehdichte von 2–4 Rindern/ha, hat sich positiv auf die Bestandsentwicklung ausgewirkt. Auch LOMAN & LARDNER (2006) betonen für Südschweden, dass eine gute Qualität der Laichgewässer innerhalb der Agrarlandschaft allein nicht ausreicht, sondern die Landbiotope gleichermaßen in den Blickpunkt von Schutzbemühungen gerückt werden müssen.

Sowohl der Schutz der aquatischen als auch der terrestrischen Biotope erfordert früher oder später die Steuerung der Sukzession, d. h. die Durchführung gezielter Pflegemaßnahmen. Diese lassen sich oftmals günstig durchführen durch die Einbeziehung traditioneller Landnutzungsformen, z. B. durch eine extensive Grünlandnutzung (NITSCHKE & NITSCHKE 1994, GLANDT 2008). Schwierig kann im Einzelfall das Management frisch angelegter Stehgewässer sein (vgl. BOBBE 2008), in vielen Fällen erfordert es regelmäßig wiederkehrende Freistellungs- und andere Maßnahmen (GLANDT 2008).

In den Stromauen ist der Erhalt der naturnahen Wasserstandsdynamik wichtig, soweit sie überhaupt noch vorhanden ist. Hinzu müssen eine Reihe weiterer Maßnahmen kommen, die die zwischenzeitlichen Veränderungen berücksichtigen. Dort wo die natürlichen Überschwemmungen nicht mehr stattfinden, kann man z. B. mit künstlichen Flutungen, wie in der Elster-Pleisse-Luppe-Aue nordwestlich Leipzig praktiziert, wenigstens teilweise ähnliche Effekte erzielen (MÄKERT & ZITSCHKE 2001). Ein Maßnahmenbündel stellen MANZKE & SCHOLZ (2002) für das EU-life-Projekt im Naturraum Untere Mittelbe vor, wo der Moorfrosch die verbreitetste Amphibienart darstellt. Hierzu gehört auch die Einbindung der traditionellen Landbewirtschaftung.

Schwierig ist es, die Ursachen der Gewässerversauerung und ihre negativen Auswirkungen zu minimieren. Eine Drosselung saurer Emissionen kann nur im großräumig-internationalen Kontext erfolgreich sein. Therapiemaßnahmen vor Ort sind schwierig und stets mit Nebenwirkungen verbunden. Die kompensatorische Kalkung versauerter, schwach gepufferter kalkarmer Gewässer (CLAUSNITZER 1979), wie sie in hohem Maße von *R. arvalis* in Nordwest- und Nordeuropa besiedelt werden, ist nicht unproblematisch. Eutrophierungsschübe können die Folge sein, und in temporären Gewässern muss die Kalkung mehr oder weniger regelmäßig wiederholt werden (BELLEMAKERS & VAN DAM 1992). Auch können floristisch-vegetationskundliche Bedenken erhoben werden (GLANDT 2006a). Die Anlage von Hochmoorrandgewässern mit Mischwassereinfluss und nur mäßig sauren pH-Werten kann dagegen eine sinnvolle Strategie sein, wie im NSG Fürstenkuhle zu beobachten (GLANDT 2005, 2008).

Danksagung. Für konstruktive Anmerkungen zum Manuskript sowie für die englische Übersetzung der Zusammenfassung und der Legenden danke ich ROBERT JEHL (University of Salford, GB). Für die Mitteilung von Beobachtungen aus Nordschweden bin ich JOHAN ELMBERG (Universität Kristianstad) dankbar und für die Fotos MARC SZTATESCNY (Universität Wien) und BURKHARD THIESMEIER (Bielefeld).

Literatur

- AHLÉN, I., C. ANDRÉN & G. NILSON (2001): Sveriges grodor, ödlor och ormar. 2. Aufl. – Helsingborg.
- ARENS, P., T. VAN DER SLUIS, W. P. C. VAN 'T WESTENDE, B. VOSMAN, C. C. VOS & M. J. M. SMULDERS (2007): Genetic population differentiation and connectivity among fragmented moor frog (*Rana arvalis*) populations in The Netherlands. – *Landscape Ecology* 22: 1489–1500.
- BABIK, W. & J. RAFIŃSKI (2000): Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) in Central Europe. – *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 38: 239–247.
- BABIK, W., W. BRANICKI, M. ŠANDERA, S. LITVINCHUK, L. J. BORKIN, J. T. IRWIN & J. RAFIŃSKI (2004): Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. – *Molecular Ecology* 13: 1469–1480.
- BELLEMAKERS, M. J. S. & H. VAN DAM (1992): Improvement of breeding success of the moor frog (*Rana arvalis*) by liming of acid moorland pools and the consequences of liming for water chemistry and diatoms. – *Environmental Pollution* 78: 165–171.
- BERGLIND, S.-Å. (1994): Sexual strategies and size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis* Nilsson). – Honour's thesis (unveröff.), Department of Zooecology, University of Göteborg.
- BEUTLER, A., A. GEIGER, P. M. KORNACKER, K.-D. KÜHNEL, H. LAUFER, R. PODLOUCKY, P. BOYE, & E. DIETRICH (1998): Rote Liste der Kriechtiere (Reptilia) und Rote Liste der Lurche (Amphibia). In: BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands: 48–52. – Bonn-Bad Godesberg.
- BLINOVA, T. K. & V. N. BLINOV (1997): Distribution and abundance of amphibians in the forested steppes and steppes of southern Transuralia. – *Advances of Amphibian Research in the Former Soviet Union* 2: 31–44.
- BLUM, S. & L. SIMON (2008): Die Situation des Moorfrosches (*Rana arvalis*) in Rheinland-Pfalz: Artenschutzkonzept und Maßnahmen für eine akut vom Aussterben bedrohte Art. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 367–376.
- BOBBE, T. (2006): Moorfrosch (*Rana arvalis*). In: *Natura 2000. Die Situation der Amphibien der Anhänge II und IV der FFH-Richtlinie in Hessen*: 105–123. – Wiesbaden (Hessisches Ministerium für Umwelt, ländlichen Raum und Verbraucherschutz).
- BOBBE, T. (2008): Erfahrungen und praktische Hinweise zur Pflege eines von Sukzession und Wasserstandsschwankungen bedrohten Moorfrosch-Habitats in Südhessen. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 377–386.

- BORKIN, L. J., S. N. LITVINCHUK & J. M. ROSANOV (1997): Amphibians and reptiles of Moldavia: additions and corrections, with a list of species. – Russian Journal of Herpetology 4: 50–62.
- BÖHME, G. (1977): Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe 26: 283–300.
- BRANDT, T. & A. GEBHARD (2008): Bestandszunahme des Moorfrosches (*Rana arvalis*) in den Meerbruchswiesen am Steinhuder Meer, Niedersachsen, infolge von Schutzmaßnahmen. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 387–398.
- BÜCHS, W. (1987): Aspekte der Populationsökologie des Moorfrosches (*Rana arvalis* Nilsson) – Ergebnisse der quantitativen Erfassung eines Moorfroschbestandes im westlichen Münsterland. – Schriftenreihe für Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Beiheft 19: 97–110.
- CLAUSNITZER, H.-J. (1979): Durch Umwelteinflüsse gestörte Entwicklung beim Laich des Moorfrosches (*Rana arvalis*). – Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens 32: 68–78.
- DELFT, J. VAN & R. CREEMERS (2008): Distribution, status and conservation of the moor frog (*Rana arvalis*) in the Netherlands. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 255–268.
- DELY, O. G. (1953): Examen systématique et osteo-biométrique de la *Rana arvalis* Nilss. et de la var. *wolterstorffi* Fejérváry. – Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, N. S. 3: 231–243, Tafeln 9–11.
- DELY, O. G. (1964): Contribution à l'étude systématique, zoogéographique et génétique de *Rana arvalis arvalis* Nilss. et *Rana arvalis wolterstorffi* Fejérv. – Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 10: 309–361.
- DITTLER, C. (1994): Analyse der Laichgewässer des Moorfroschs (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) im Isarmündungsgebiet, Lkr. Deggendorf (Niederbayern). – Mitteilungen des Landesverbandes Amphibien- und Reptilienschutz Bayern e. V. 14: 1–22.
- DOLMEN, D. (2008): Distribution, habitat ecology and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Norway. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 167–178.
- DUGUET, R. & F. MELKI (Hrsg.) (2003): Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg. – Mèze (Collection Parthénope, édition Biotope).
- DROBENKOV, S. M., R. V. NOVITSKY, L. V. KOSOVA, K. K. RYZHEVICH & M. M. PIKULIK (2006): The amphibians of Belarus. – Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union 10: 1–164.
- ELMBERG, J. (1978): Åkergrodan. En artöversikt samt nya rön om dess utbredning i Nord- och Mellansverige. – Fauna och flora 73: 69–78.
- ELMBERG, J. (1995): Grod- och kräldjurens utbredning i Norrland. – Natur i Norr 14: 57–82.
- ELMBERG, J. (2008): Ecology and natural history of the moor frog (*Rana arvalis*) in boreal Sweden. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 179–194.
- FOG, K. (1993): Oplæg til forvaltningsplan for Danmarks padder og krybdyr. – København (Skov- og Naturstyrelsen, Miljøministeriet).
- FOG, K. (2008): Colour pattern morphs of the moor frog (*Rana arvalis*) in Europe. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 35–56.
- FOG, K., A. SCHMEDES & D. ROSENØRN DE LASSON (1997): Nordens padder og krybdyr. – København (G. E. C. Gads Forlag).
- FROST, D. (1998–2004): Amphibian Species of the World 3.0, an Online reference. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia>.
- GELDER, J. J. VAN & H. C. J. OOMEN (1970): Ecological observations on Amphibia in the Netherlands. I. *Rana arvalis* Nilsson: reproduction, growth, migration and population fluctuations. – Netherlands Journal of Zoology 20: 238–252.
- GLANDT, D. (2005): Die Amphibien und Reptilien des Naturschutzgebietes Fürstenkuhle (Kreis Borken, Westfalen) und ihre Förderung durch Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen. – Zeitschrift für Feldherpetologie 12: 19–30.
- GLANDT, D. (2006a): Praktische Kleingewässerkunde. – Bielefeld (Laurenti).
- GLANDT, D. (2006b): Der Moorfrosch. – Bielefeld (Laurenti).

- GLANDT, D. (2008): Praktische Schutzmaßnahmen für den Moorfrosch (*Rana arvalis*) und Effizienzkontrolle im Naturschutzgebiet »Fürstenkuhle«, Nordwestdeutschland. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 411–430.
- GLANDT, D., H. HARTUNG, J. HEUSER, K. KAPLAN & T. MUER (1990): Extensivierung und Artenschutz. Praktische Maßnahmen und erste Forschungsergebnisse eines Modellprojektes im Westmünsterland (Nordrhein-Westfalen). – Metelener Schriftenreihe für Naturschutz 1: 19–30.
- GODIN, J., S. RONDEL, G. LEMOINE & M. MARCHYLLIE (2008): The moor frog (*Rana arvalis*) in the North of France. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 269–282.
- GÖTTSCHE, M., M. GÖTTSCHE & H. MATTHES (2003): Auswirkungen eines Straßenausbaus am Parsteiner See (Brandenburg) auf die Amphibienfauna. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 2: 69–84.
- GREULICH, K. (2004): Einfluss von Pestiziden auf Laich und Larven von Amphibien. – Studien und Tagungsberichte des Landesumweltamtes 49: 1–104. Potsdam (Landesumweltamt Brandenburg).
- GREULICH, K. & S. PFLUGMACHER (2003): Differences in susceptibility of various life stages of amphibians to pesticide exposure. – Aquatic Toxicology 65: 329–336.
- GRILLITSCH, H. & A. CABELA (2008): Verbreitung und Lebensraumsprüche des Moorfrosches (*Rana arvalis*) in Österreich. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 291–308.
- GRILLITSCH, H. & B. GRILLITSCH (2008): The tadpole of *Rana arvalis wolterstorffi* in comparison to that of *Rana dalmatina* and *Rana temporaria*. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 81–94.
- GROSSENBACHER, K. (1987): Moorfrosche an der südlichen Arealgrenze (Elsaß, Schweiz, Jugoslawien). – Schriftenreihe für Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Beiheft 19: 73–76.
- GÜNTHER, R. (1969): Paarungsrufe und reproduktive Isolationsmechanismen bei europäischen Anuren der Gattung *Rana* (Amphibia). – Forma et functio 1: 263–284.
- GÜNTHER, R. & H. NABROWSKY (1996): Moorfrosch – *Rana arvalis* Nilsson, 1842. In: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands: 364–388. – Jena (Fischer).
- GUYÉTANT, R. (1989): *Rana arvalis*. In: CASTANET, J. & R. GUYÉTANT (coord.): Atlas de repartition des amphibiens et reptiles de France: 82–83. – Paris (Société Herpétologique de France).
- GYOVAL, F. (1989): Demographic analysis of the Moor frog (*Rana arvalis wolterstorffi* Fejérváry 1919) population in Fraxino Pannonicae-Alnetum of the Tisza basin. – Tiscia 24: 107–121.
- HARTUNG, H. (1991): Untersuchungen zur terrestrischen Biologie von Populationen des Moorfrosches (*Rana arvalis* Nilsson 1842) unter besonderer Berücksichtigung der Jahresmobilität. – Dissertation Universität Hamburg.
- HARTUNG, H. & D. GLANDT (2008): Seasonal migrations and choice of direction of moor frogs (*Rana arvalis*) near a breeding pond in North West Germany. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 455–465.
- HARTUNG, H., J. HEUSER & D. GLANDT (1995): Untersuchungen zum Einfluß von Extensivierungsmaßnahmen in der Agrarlandschaft auf eine Population des Moorfrosches (*Rana arvalis*), mit Berücksichtigung weiterer Anurenarten. – Metelener Schriftenreihe für Naturschutz 5: 9–22.
- HEDENGREN, I. (1987): Selection of body size, arm length and colour in male and female moor frogs (*Rana arvalis*). – Vertiefungsarbeit, Zoologisches Institut der Universität Stockholm, unveröff.
- HELLBERND, L. (1987): Zweijährige Untersuchungen am Laichplatz vom Moorfrosch (*Rana arvalis* Nilsson) und vom Grasfrosch (*Rana temporaria* L.). – Schriftenreihe für Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Beiheft 19: 119–130.
- HENLE, K. (1999): Winteraktivität des Moorfrosches (*Rana arvalis*). – Zeitschrift für Feldherpetologie 6: 221–222.
- HERRMANN, H.-J. (1996): Die Brunftschwielen der paläarktischen eurasischen Braunfrösche der Gattung *Rana* (Amphibia: Anura: Ranidae). – Acta Biologica Benrodis 8: 1–17.
- ISHCHENKO, V. G. (1978): Dynamic polymorphism of brown frogs of USSR. – Moscow (Nauka Publ.) [Russisch].
- ISHCHENKO, V. G. (1997): *Rana arvalis* Nilsson, 1842. In: GASC, J.-P. et al. (eds.): Atlas of amphibians and reptiles in Europe: 128–129. – Paris (Societas Europaea Herpetologica, Muséum national d'Histoire Naturelle).

- JAKOVLEV, V. A. (1979): Über Vermehrung und Entwicklung des Moorfrosches, *Rana arvalis*, im Altai-Naturschutzgebiet. – Doklady Akademii Nauk SSSR, Seriya Biologiya, Leningrad 89: 109–117 [Russisch].
- JAKOVLEV, V. A. (1981): Materialien zur Fortpflanzung des Moorfrosches unter den Bedingungen des Hochgebirges. – Ekologija, Sverdlovsk, (1): 97–101 [Russisch].
- JUSZCZYK, W. (1987): Płazy i gady krajowe, 2: Płazy – Amphibia. 2. Auflage. – Warszawa (Państwowe Wydawnictwo Naukowe).
- KAISILA, J. (1955): Herpetologische Notizen. II. Ein nördlicher Fund von *Rana arvalis* Nilss. in Finnland. – Archivum Societas Zoologiae Botanicae Fennicae-Vanamo 9, Supplement: 88–91.
- KÄSTNER, A., M. PARTZSCH & J. BUSCHENDORF (1993): Phytozönose und Herpetofauna der Gewässer- und Grabensysteme in einer stark anthropogen beeinflussten Landschaft. – Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 32: 243–271.
- KNOPP, T., J. M. CANO, P.-A. CROCHET & J. MERILÄ (2007): Contrasting levels of variation in neutral and quantitative genetic loci on island populations of moor frogs (*Rana arvalis*). – Conservation Genetics 8: 45–56.
- KOTSERZHYNKA, I. & V. RADCHENKO (2008): The ecology and distribution of the moor frog in Ukraine, with notes on morphology and colouration. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 359–366.
- KRONE, A. & B. KITZMANN (2008): Zur Habitatwahl des Moorfrosches (*Rana arvalis*) im urbanen Raum, am Beispiel einer Berliner Population. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 467–476.
- KUZMIN, S. L. (1995): Die Amphibien Rußlands und angrenzender Gebiete. – Magdeburg (Westarp).
- KUZMIN, S. L. (1999): The Amphibians of the Former Soviet Union. – Sofia, Moscow (Pensoft).
- LAUFER, H. (2001): Auswirkungen von Oberrheinkorrektion und -ausbau auf den Moorfrosch (*Rana arvalis*). – Zeitschrift für Feldherpetologie 8: 195–201.
- LAUFER, H. (2006): Die Verantwortlichkeit Deutschlands für die Erhaltung von Tierarten: Methodendiskussion am Beispiel von Gelbbauchunke (*Bombina variegata*) und Moorfrosch (*Rana arvalis*). – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 10: 225–236.
- LAUFER, H. & A. PIEH (2007): Moorfrosch – *Rana arvalis* Nilsson, 1842. In: LAUFER, H., K. FRITZ & P. SOWIG (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Baden-Württembergs: 397–414. – Stuttgart (Ulmer).
- LITVINCHUK, S. N., L. J. BORKIN & J. M. ROSANOV (2008): Genome size variation in *Rana arvalis* and some related brown frog species, including taxonomic comments on the validity of the *R. arvalis* subspecies. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 95–112.
- LODÉ, T. & D. LESBARRÈRES (2004): Multiple paternity in *Rana dalmatina*, a monogamous territorial breeding anuran. – Naturwissenschaften 91: 44–47.
- LOMAN, J. (1978): Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilsson and *R. temporaria* L. in south Sweden. – Ekologia Polska 26: 287–296.
- LOMAN, J. & B. LARDNER (2006): Does pond quality limit frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in agricultural landscapes? A field experiment. – Journal of Applied Ecology 43: 690–700.
- LUTZ, K. (1992): Zur Ökologie von Froschlurchen in der Agrarlandschaft. Untersuchungen zur Habitatnutzung von Gras- und Moorfröschen im Sommerlebensraum in der Landschaft Stapelholm. – Hamburg (Bericht, im Auftrag des Landesamtes für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein), unveröff.
- LYAPKOV, S. M. (2008): Geographical variation of sexual size dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) in East Europe. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 113–120.
- MANZKE, U. & M. SCHOLZ (2002): Amphibien in der Niedersächsischen Elbtalaue: Bestandsaufnahme, Bewertung und Konsequenzen für den Artenschutz am Beispiel eines EU-life-Projektes. – Zeitschrift für Feldherpetologie 9: 39–59.
- MÄKERT, R. & R. ZITSCHKE (2001): Das Wiedervernässungsprojekt in der nordwestlichen Leipziger Aue. – Zeitschrift für Feldherpetologie 8: 227–232.
- MERTENS, R. (1947): Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes. – Frankfurt/Main (Kramer).

- MERTENS, R. & H. WERMUTH (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. – Frankfurt/Main (Kramer).
- NILSON, G. & C. ANDRÉN (1981): The moor frog, *Rana arvalis* Nilsson (Amphibia: Ranidae) on the Baltic island Gotland, a case of microevolution. – *Amphibia-Reptilia* 1: 347–351.
- NITSCHKE, S. & L. NITSCHKE (1994): Extensive Gründlandnutzung. – Radebeul (Neumann).
- NOVITZKY, R. V. (1996): Characteristics of polymorphism in the common frog (*Rana temporaria*) in Byelorussia. – *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* 1: 91–108.
- OLDERS, J. (1987): Acoustic communication in two European brown frogs. In: GELDER, J. J. VAN, H. STRIJBOSSCH & P. J. M. BERGERS (eds.): Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica: 297–302. – Nijmegen.
- PANKRATIUS, U. (2008): Der Moorfrosch (*Rana arvalis*) im Aischgrund in Mittelfranken/Bayern. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 477–496.
- PEUS, F. (1928): Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 12: 533–683.
- PINTAR, M. (1984a): Zur Bionomie von Anuren aus Lebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau). – *Folia Zoologica* 33: 263–276.
- PINTAR, M. (1984b): Die Ökologie von Anuren in Waldlebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau, Niederösterreich). – *Bonner Zoologische Beiträge* 35: 185–212.
- PINTAR, M. (2001a): Die Amphibien der österreichischen Donauauen. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 8: 147–156.
- PINTAR, M. (2001b): Langzeitbeobachtungen an Amphibienlaichplätzen in einem Auenwald westlich von Wien. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 8: 157–167.
- PISANETS, E. M. (2007): Amphibien der Ukraine (ein Führer der Amphibien der Ukraine und angrenzender Gebiete). – Kiew (Zoologisches Museum der Nationalen Wissenschaft und Naturkundemuseum der Nationalen Akademie der Wissenschaften der Ukraine) [Russisch].
- POBOLŠAJ, K., M. CIPOT & A. LEŠNIK (2008): Distribution and conservation status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Slovenia. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 317–328.
- PUKY, M. & P. SCHAD (2008): Distribution and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Hungary. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 309–316.
- RAFIŃSKI, J. & W. BABIK (2000): Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in central Europe. – *Heredity* 84: 610–618.
- RÄSÄNEN, K. (2002): Evolutionary implications of acidification: a frog's eye view. – Dissertation, Uppsala Universität.
- RÄSÄNEN, K., A. LAURILA & J. MERILÄ (2003a): Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. I. Local adaptation. – *Evolution* 57: 352–362.
- RÄSÄNEN, K., A. LAURILA & J. MERILÄ (2003b): Geographic variation in acid stress tolerance of the moor frog, *Rana arvalis*. II. Adaptive maternal effects. – *Evolution* 57: 363–371.
- RIES, C., M. SZTATECSNY & W. HÖDL (2008): Geschlechtsspezifischer Farbwechsel beim Moorfrosch (*Rana arvalis*) während der Paarungszeit. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 127–134.
- RYBACKI, M. (2008): Distribution, morphology, ecology and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Poland. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 231–248.
- ŠANDERA, M., L. JEŘÁBKOVÁ & Z. KUČERA (2008): *Rana arvalis* in the Czech Republic: Recent occurrence and surveillance problems. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 249–254.
- SAS, I., S.-D. COVACIU-MARCOV, L. DEMETER, A.-Ș. CICORT-LUCACIU & A. STRUGARIU (2008): Distribution and status of the moor frog (*Rana arvalis*) in Romania. – *Zeitschrift für Feldherpetologie*, Supplement 13: 337–354.
- SCHADER, H. (1987): Der Moorfrosch in Rheinland-Pfalz: Verbreitung, Bestand, Gefährdung und Schutzmaßnahmen. – Schriftenreihe für Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Beiheft 19: 55–64.
- SCHNEIDER, H. (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). – *Bonner Zoologische Beiträge* 24: 51–61.

- SCHNEIDER, H. (2005): Bioakustik der Froschlurche. – Bielefeld (Laurenti).
- SCHNEIDER, H. & D. GLANDT (2008): Beitrag zur Kenntnis der Rufe des Moorfrosches (*Rana arvalis*). – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 159–166.
- SCHULZE, M. & F. MEYER (2004): *Rana arvalis* Nilsson, 1842. In: Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland. Band 2: Wirbeltiere. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 69/2: 129–135.
- SHELDON, B. C., H. ARPONEN, A. LAURILA, P.-A. CROCHET & J. MERILÄ (2003): Sire coloration influences offspring survival under predation risk in the moorfrog. – Journal of Evolutionary Biology 16: 1288–1295.
- SÖDERMAN, F. (2006): Comparative population ecology in moor frogs with particular reference to acidity. – Dissertation Uppsala Universität.
- STUGREN, B. (1966): Geographic variation and distribution of the moor frog, *Rana arvalis* Nilss. – Annales Zoologici Fennici 3: 29–39.
- TALVI, T. (1992): Amphibians and reptiles of Estonia: list, geographic relationships and current situation. In: KORSÓS, Z. & I. KISS (eds.): Proceedings of the 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica: 429–432. – Budapest (Hungarian Natural History Museum).
- TERHIVUO, J. (1993): Provisional atlas and status of populations for the herpetofauna of Finland in 1980–92. – Annales Zoologici Fennici 30: 55–69.
- TOBIAS, M. (1997): Bestand und Wanderverhalten von Amphibien im Landschaftsschutzgebiet »Schapenteich« bei Braunschweig. – Braunschweiger naturkundliche Schriften 5: 269–279.
- TOBIAS, M. (1998): Zur Frühjahrswanderung subadulter Moor- und Grasfrösche (*Rana arvalis*, *R. temporaria*). – Zeitschrift für Feldherpetologie 5: 31–41.
- 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 16: 217–280.
- TRAKIMAS, G. (2008): The moor frog (*Rana arvalis*) in Lithuania: distribution and status. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 207–210.
- TVRTKOVIĆ, N. & E. KLETEČKI (2008): Distribution of *Rana arvalis* in Croatia with remarks on habitats and phenology. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 329–336.
- VACHER, J.-P., A. FALGUIER, H. PINSTON & E. CRANEY (2008): The moor frog (*Rana arvalis*) in Alsace and Franche-Comté (France) – past and present distribution. – Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement 13: 283–290.
- VIEITES, D. R., S. NIETO-ROMAN, M. BARLUENGA, A. PALANCA, M. VENCES & A. MEYER (2004): Post-mating clutch piracy in an amphibian. – Nature 431: 305–308.
- VIERTTEL, B. (1980): Die Amphibien des hessischen Naturschutzgebietes Kühkopf-Knoblochsaue. – Natur und Museum 110: 19–27.
- VOS, C. C. & J. P. CHARDON (1998): Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*. – Journal of Applied Ecology 35: 44–56.
- WEI, G., N. XU, D. LI & M. WU (1992): Karyotypes of two *Rana* from Xinjiang, China. – Asiatic Herpetological Research 4: 141–145.
- WEISHAAR, I. & H.-D. TOTZKE (1993): Amphibien in den »Kirchwerder Wiesen«. Eine Untersuchung über Moorfroschvorkommen im Naturschutzgebiet »Kirchwerder Wiesen«. – Naturschutz in den Vier- und Marschlanden 4/93. Hamburg (NABU-Landesverband Hamburg e. V.).
- WESTHOFF, F. (1892): Über die Neigung zu Rassebildungen durch lokale Absonderung bei *Rana arvalis* Nils. und einigen Vertretern der heimatischen Tierwelt. – Jahresberichte der Zoologischen Sektion des Westfälischen Provinzialvereins für Wissenschaft und Kunst, Münster 1891/92: 51–63.
- ZAVADIL, V. (1993): Vertikale Verbreitung der Amphibien in der Tschechoslowakei. – Salamandra 28: 202–222.
- ZHAO, E.-M. & K. ADLER (1993): Herpetology of China. – Oxford, Ohio, USA (Society for the Study of Amphibians and Reptiles).