

# *Pelophylax*

De groene wachters aan de waterkant



Robert Jooris



Natuurpunt Studie vzw  
Kard. Mercierplein 1  
2800 Mechelen  
tel. 015/29 72 20 - fax 015/42 49 21  
[www.natuurpunt.be](http://www.natuurpunt.be)

# *Pelophylax...*

de groene wachters  
aan de waterkant

Robert Jooris

# Colofon:

Robert Jooris, 2002.-*Pelophylax*, de groene wachters aan de waterkant, 161pp.

©: Natuurpunt, Kardinaal Mercierplein, 1, 2800 Mechelen

Druk: E&D Printing, Nieuwe Kouterstraat 25, 2880 Bornem

Depotnummer: D/2002/8586/1

november 2002

Natuurpunt

Vereniging voor Natuur en Landschap in Vlaanderen

Steeds meer Vlamingen vinden natuur belangrijk en nodig. Om te wandelen, te fietsen, tot rust te komen, te genieten... Steeds meer mensen willen ook echt iets doen om die natuur te bewaren.

Natuurpunt bundelt al dat enthousiasme. De vereniging telt bijna 48.000 aangesloten gezinnen en beheert in Vlaanderen ruim 400 natuurgebieden, met een totale oppervlakte van 11.000 ha. Duizenden enthousiaste vrijwilligers, gestructureerd in 140 lokale afdelingen en in verschillende natuurhistorische werkgroepen, vormen het kloppend hart van de vereniging. Ze organiseren wandelingen, cursussen, maken een plaatselijk tijdschrift of nieuwsbrief, zamelen geld in om natuurgebieden aan te kopen, werken aan de uitbouw en het beheer van natuurgebieden, inventariseren planten en dieren, enz.

Natuurpunt

K. Mercierplein 1

2800 Mechelen

015-29 72 20

fax: 015-42 49 21

[info@natuurpunt.be](mailto:info@natuurpunt.be)

[www.natuurpunt.be](http://www.natuurpunt.be)

***"Er zijn niet overal kikkers waar water is,  
doch waar zich kikkers bevinden, zal ook water zijn"  
(Johann Wolfgang von Goethe)***

# Inhoudstafel

Voorwoord	7
Inleiding	9
Een stukje "zoögeografie"...	11
Systematiek en nomenclatuur van de groene kikkers	12
Supra- en subgenerieke classificatie	12
Genus: <i>Rana</i> Linnaeus 1758	12
Subgenus: <i>Pelophylax</i> Fitzinger, 1843	12
Kenmerken van <i>Pelophylax</i>	13
Soorten	13
Evolutie en fylogenie: van vroege tetrapood tot groene kikker	15
Anatomie en fysiologie van de groene kikkers	21
Huidstructuur	21
Skelet	22
Spijsverteringsstelsel	27
Ademhalingsstelsel en bloedcirculatiesysteem	29
Urogenitaal stelsel	31
Spierstelsel	32
Zenuwstelsel	34
Zintuigen	36
Gezichtsziintuig	36
Gehoorzintuig	37
Chemische zintuigen: de reuk- en smaakzintuigen	39
Eenvoudige zintuigen: de gevoelszintuigen	40
Hormoonstelsel of de endocriene klieren	40
Voortplanting bij de groene kikkers: wie paart met wie met welk resultaat?	42
Een stukje biologie: cellen, celdeling en vorming van gameten	42
De begrippen hybridogenese en gynogenese	44
Oorsprong van het "groenekikkercomplex" ( <i>Rana esculenta</i> -synklepton)	45
Populatiestructuur en populatiegenetica van het groenekikkercomplex	49
<i>Lessonae-esculenta</i> -populaties (l-e-P) en <i>esculenta-lessonae</i> -populaties (e-l-P)	50
<i>Esculenta-ridibunda</i> -populaties (e-r-P)	52
<i>Ridibunda-esculenta</i> -mannetjes-populaties (r-eM-P)	52
Zuivere <i>esculenta</i> -populaties (eP)	54
Hybridogenetische voortplanting bij andere groene kikkers in Europa	56
De voortplantingsstrategie van de hybriden, een gevaar voor het voortbestaan van de Mendeliaanse soorten?	58
Biologische pollutie: introductie van "vreemd" <i>ridibunda</i> -genoom, een gevaar voor de autochtone vormen zelf?	59
Nomenclatuur van de hemiklonen van het groenekikkercomplex	61

Levenscyclus van de groene kikkers	62
Embryonale ontwikkeling	66
Larvale ontwikkeling	68
Voedselpredatie en nicheverdeling bij groene kikkers	71
Het roepgedrag bij groene kikkers	73
Groene kikkers en andere amfibieën als "bio-indicatoren"	77
Achteruitgang van populaties van groene kikkers en andere amfibieën	78
Anomalieën bij groene kikkers	80
Historiek, morfologie en biologie van de verschillende soorten groene kikkers	83
<i>Rana lessonae</i> Camerano, 1882 – Poelkikker - Kleine groene kikker	83
<i>Rana</i> kl. <i>esculenta</i> Linnaeus, 1758 - Middelste groene kikker -	
Groene kikker	89
<i>Rana ridibunda</i> Pallas, 1771 – Meerkikker - Grote groene kikker	94
<i>Rana perezi</i> Seoane, 1885 - Iberische groene kikker	102
<i>Rana</i> kl. <i>grafi</i> Crochet, Dubois, Ohler & Turner, 1995 -	
Graf's groene kikker	105
<i>Rana bergeri</i> Günther, 1986 - Italiaanse groene kikker	107
<i>Rana</i> kl. <i>hispanica</i> Bonaparte, 1839 - Italiaanse hybride groene kikker	109
<i>Rana kurtmuelleri</i> Gayda, 1940 - Schneiders groene kikker	111
<i>Rana epirotica</i> Schneider, Sofiaridou & Kyriakopoulou-	
Sklavounou, 1984 - Epirus groene kikker	113
<i>Rana shqipERICA</i> Hotz, Uzzell, Günther, Tunner & Heppich, 1987 -	
Balkan groene kikker	116
<i>Rana cerigensis</i> Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994 -	
Günthers groene kikker	118
<i>Rana cretensis</i> Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994 -	
Groene kikker van Kreta	120
<i>Rana bedriagae</i> Camerano, 1882 - Bedriaga's groene kikker	121
<i>Rana</i> cf. <i>bedriagae</i> en <i>Rana</i> cf. <i>ridibunda</i> : naar een nieuwe taxonomie	
en nomenclatuur voor de meerkikkers uit het oostelijk	
Middellandse Zee-gebied?	124
<i>Rana susana</i> Boulenger, 1905 - Heppich's groene kikker	126
<i>Rana terentievi</i> Mezhzherin, 1992 - Terentjevs groene kikker	127
<i>Rana "saharica"</i> Boulenger, 1913 - Camerano's groene kikker	128
Addendum: De Noord-Amerikaanse stierkikker ( <i>Rana catesbeiana</i> )	131
Subgenus: <i>Aquarana</i> Dubois, 1992	132
Kenmerken	132
<i>Rana catesbeiana</i> Shaw, 1802 – Stierkikker – Brulkikker	132
Kort overzicht van het groenekikkercomplex	138
Dankwoord	140
Verklarende woordenlijst	141
Acroniemen musea en andere collecties in synonymielijst	146
Literatuur	146
Register	159

# Voorwoord

Op een warme avond in de lente, zowat vijftientig jaar geleden, werd de auteur geconfronteerd met een opvallend luidruchtig roepkoor van groene kikkers. Het gekwaak droeg heel ver en hun roep was duidelijk verschillend van de roep van onze inheemse groene kikker. Het geroep klonk bekend van vakanties in het zuiden van Europa en de dieren werden vrij vlug gedetermineerd als meerkikkers. Pas twee jaar later kwam Robert Jooris de herkomst van deze allochtone populatie te weten: de kikkers waren afkomstig uit Bulgarije en werden door toedoen van een Bulgaarse vrachtwagenbestuurder hier uitgezet. Maar wat de auteur tijdens de daaropvolgende jaren vooral intrigeerde, was de snelle toename van hun aantal in de regio en hun potentieel om nieuwe biotopen te koloniseren. Op nog geen tien jaar tijd hadden ze een groot deel van de Scheldevallei tussen Wetteren en Gent veroverd, een kolonisatie die spijtig genoeg parallel liep met een afname van het aantal inheemse groene kikkers. Dit fenomeen was de aanzet voor Robert om zich te verdiepen in de biologie van de groene kikkers.

Als gedreven natuurliefhebber had hij uiteraard reeds gehoord van het groenekikkercomplex en van het hybride karakter van bepaalde soorten ervan. Maar met een sterkere verdieping in hun ingewikkeld voortplantingsmechanisme groeide langzaam maar zeker de interesse voor deze merkwaardige dieren. De auteur vond het dan ook bijzonder spijtig dat er in het Nederlands geen specifiek werk over de biologie en ecologie van de groene kikkers bestond. Over het bijzonder voortplantingssysteem van de hybride vormen van het complex bleef het tot op heden beperkt tot enkele verwijzingen of korte publicaties. Deze monografie beoogt dit hiaat op te vullen. Ze is het resultaat van een jarenlange opzoeking naar specifieke literatuur over de biologie van de groene kikkers. De voortplantingsstrategie van de hybriden zelf en de populatiegenetica vormen het centrale thema van dit boek. Enkele hoofdstukken zoals anatomie, fysiologie en ontwikkeling zijn vooral gebaseerd op Rainer Günthers' werk uit 1990. Maar in deze monografie zijn naast dit basiswerk een hele resem publicaties verwerkt met nieuwe gegevens. Vooral recent onderzoek bracht een nieuwe kijk op de oorsprong en de evolutie van de verschillende soorten groene kikkers. De heterogeniteit van de meerkikkergroep, de belangrijkste oudersoort die aan de basis ligt van de verschillende complexen, is daar een voorbeeld van. Aan de hand van kruisingsexperimenten en moleculair onderzoek heeft men immers kunnen aantonen dat populaties van Zuid-Europese meerkikkers het bijzondere voortplantingssysteem van de hybriden grondig kunnen verstoren. Het mag hierbij een waarschuwing zijn voor sommige mensen die maar al te vlug en ondoordacht dieren uitzetten in bestaande populaties.

Maar naast de hybriden van het groenekikkercomplex bestaan er heel wat normale soorten met een klassieke Mendeliaanse wijze van overerving en hoogstwaarschijnlijk zullen er in de nabije toekomst zelfs nieuwe taxa beschreven worden. In deze monografie is dan ook een groot deel gewijd aan de bespreking van de diverse soorten groene kikkers. Allemaal taxa die gevormd werden tijdens de

klimaatsveranderingen die zich hebben voorgedaan sedert de eerste koude periode van het Pliocene.

Tot slot wordt in dit boek ook een soort behandeld die als een heel verre verwant mag beschouwd worden van de groene kikkers uit de Oude Wereld. Het is de Noord-Amerikaanse bukkikker die in diverse Europese landen werd uitgezet. De soort blijkt zich her en der verder uit te breiden zodat menig natuurliefhebber wellicht vroeg of laat zal geconfronteerd worden met deze reus onder de kikkers. Bij dit boek hoort ook een CD met unieke geluidsopnames, wat voor de vrijwilligers een mooie hulp bij determinatie in het veld betekent.

Naast Robert Jooris, wensen wij ook het bestuur van Hyla, de amfibieën- en reptielenwerkgroep van Natuurpunt, te bedanken voor hun uitgebreide morele en inhoudelijke steun.

Joris Bracquené  
Diensthoofd Natuurpunt Studie



# Inleiding

Toen Linnaeus in 1758 in de tiende editie van zijn welbekend werk "Systema Naturae" de algemeen voorkomende groene kikker uit Europa beschreef onder het binomen *Rana esculenta*, was hij zich uiteraard niet bewust van diens merkwaardige manier van voortplanten.

In de daaropvolgende eeuw werd *R. esculenta* door bekende taxonomen zoals Boulenger (1891, 1918) en Mertens & Wermuth (1960) steeds als een klassieke biologische soort beschouwd. Ruim 200 jaar na Linnaeus' werk heeft de Poolse bioloog Berger (1968, 1970, 1971a, b, 1973, 1988a) aan de hand van kruisingsexperimenten aangetoond dat *R. esculenta* geen echte Mendeliaanse soort is. Ze is van hybride oorsprong en resulteert uit eertijdse kruisingen van een grote soort, *Rana ridibunda*, met de kleinere *Rana lessonae*. Omwille van de verschillen in grootte draagt *R. ridibunda* in de volksmond soms de naam "grote groene kikker" en *R. lessonae* de naam "kleine groene kikker". De hybride vorm is, wat zijn grootte betreft, intermediair tussen beide Mendeliaanse soorten en wordt daarom "middelste groene kikker" genoemd. Maar de meest gebruikte vulgarisaties voor de 3 soorten zijn respectievelijk nog altijd "meerkikker", "poelkikker" en "groene kikker". Recent hebben Dubois & Ohler (1994a) voorgesteld om de ge vulgariseerde namen van alle groene kikkers van het subgenus *Pelophylax* te stabiliseren en ze te noemen naar een persoon (bv. een eminente persoon in de wereld van de taxonomie, een auteur, collector of zoöloog werkzaam op dit terrein). Ze stellen daarom voor de 3 bovengenoemde taxa te herdopen tot de "Pallas' groene kikker", "Lessonae's groene kikker" en "Roessels groene kikker". Van verwarring gesproken!

Onze groene kikker is geen toevallige bastaard tussen 2 soorten. In de biologie is het immers een vaststaand gegeven dat bastaarden tussen 2 soorten een verminderde vitaliteit en fertiliteit bezitten en hierdoor weinig kans maken op overleven (Mayr *et al.* 1953; Mayr & Ashlock 1991). De hybride vorm *R. esculenta* houdt zich echter reeds duizenden jaren in stand dankzij een heel bijzondere vorm van voortplanting die hybridogenese heet.

Onder de vertebraten kent men tegenwoordig meer dan 50 taxa (Hotz 1983; Turner & Heppich-Turner 1991) die zich voortplanten zonder recombinatie van de chromosomen, dankzij biologische mechanismen zoals parthenogenese, gynogenese en hybridogenese. Al deze taxa blijken van hybride oorsprong te zijn tussen 2 sterk verwante Mendeliaanse soorten. Parthenogenese komt bij de vertebraten enkel bij amnioten voor. De meest bekende parthenogenetische soorten zijn bepaalde soorten hagedissen (*Lacerta*) uit de Kaukasus en het noord-oosten van Anatolië, sommige Noord-Amerikaanse teju's (*Cnemidophorus*) en de blinde slang *Rhamphotyphlops braminus* die in de tropische en subtropische gebieden voorkomt. Bij parthenogenetische voortplanting is geen sperma vereist voor de ontwikkeling van de eicel en alle dieren zijn unisexueel, dus wijfjes. Gynogenese en hybridogenese komen bij anamnioten (vissen en amfibieën) voor. Deze unieke voortplantingsmechanismen worden in deze monografie uitvoerig besproken..



Uit Schürz, H.R.: Naturgeschichte und Abbildungen der Reptilien (1833-1835)

# Een stukje "zoögeografie"...

De zoögeografie bestudeert de verspreiding van de dieren op onze planeet en hun verspreiding binnen bepaalde gebieden. Alle levende dieren hebben een zeker verspreidingspatroon, dat sterk afhankelijk is van ecologische en historische omstandigheden. Op basis van een reeks gelijkaardige milieukarakteristieken, kan men de wereld onderverdelen in gebieden waar soortengroepen voorkomen met gelijkaardige milieueisen. Het vastleggen van de exacte begrenzing van deze gebieden is niet zo eenvoudig, omdat sommige diersoorten migreren tussen verschillende gebieden of omdat sommige soorten door de mens verplaatst werden, waardoor hun huidige areaalgrenzen grondig gewijzigd zijn. Toch is men er in geslaagd om onze biosfeer in 5 zoögeografische eenheden in te delen (fig. 1). Tussen deze eenheden bestaan er geen scherp afgebakende grenzen en komen soms brede overgangs- en menggebieden voor.

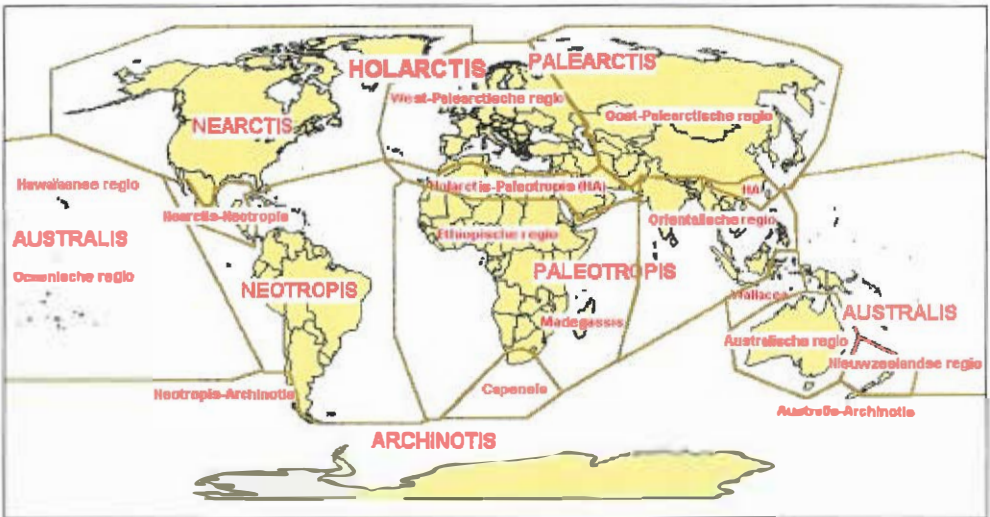


Fig. 1. De zoögeografische eenheden en hun regio's. (Naar Grzimek 1975)

Deze 5 zoögeografische eenheden zijn Holarctis, Paletropis, Australis, Neotropis en Archinotis. De Holarctis wordt onderverdeeld in een Nearctische en een Palearctische regio. De regio waar het in de rest van deze monografie over zal gaan, de Palearctische regio (Eurazië zonder Indië maar met IJsland, de Canarische eilanden, Selvagens eilanden, Azoren en Madeira, Korea, Japan en het noorden van Afrika), kan nog verder ingedeeld worden in een West-Palearctische (Europa tot de Oeral en de monding van de Oeral-rivier in de Kaspische Zee, de Kaukasus en Transkaukasië, Anatolië, Syrië, Irak, Libanon, Israël, Jordanië, de Sinai, het noorden van Saoedie-Arabië en het noorden van Afrika) en een Oost-Palearctische regio.

# Systematiek en nomenclatuur van de groene kikkers

## 1 Supra- en subgenerieke classificatie

De Palearctische groene kikkers behoren tot de superfamilie van de Ranoidea, een groep van amfibieën waarvan de classificatie nog vrij chaotisch mag genoemd worden. De in deze monografie gevolgde supra- en subgenerieke classificatie is gebaseerd op publicaties van Dubois (1983, 1992), Dubois & Ohler (1994a, b) en Frost (2002).

Klasse Amphibia Linnaeus, 1758

Subklasse Batrachia Brongniart, 1800

Superorde Salientia Laurenti, 1800

Orde Anura Rafinesque, 1815

Suborde Ranoidei Sokol, 1977

Superfamilie Ranoidea Gray, 1825

Familie Ranidae Rafinesque, 1814

Subfamilie Raninae Rafinesque, 1814

Stam Ranini Rafinesque-Schmaltz, 1814

Genus *Rana* Linnaeus, 1758

Subgenus *Pelophylax* Fitzinger, 1843

## 2 Genus: *Rana* Linnaeus 1758

*Rana* Linnaeus, 1758 (Syst. Nat., Ed. 10, 1: 210). Typesoort: *Rana temporaria* Linnaeus 1758, later beschreven door Fleming, 1822 (Philos. Zool. 2: 304).

*Ranaria* Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Specchio Sci. 2: 102). Nomen novum voor *Rana* Linnaeus, 1758.

*Crotaphitis* Schulze, 1890 (Jahrb. Naturwiss. Ver. Magdeburg 1890: 176). Typesoort: *Rana arvalis* Nilsson, 1907 door latere aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 183). Eerder werd *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 door Stejneger 1907 (Bull. U.S. Natl. Mus. 58: 93) als typesoort voor *Crotaphitis* Schulze, 1890 aangeduid, maar volgens Dubois & Ohler werd *Rana temporaria* niet geciteerd bij de originele soorten van het subgenus *Crotaphitis* Schulze, 1890.

## 3 Subgenus: *Pelophylax* Fitzinger, 1843

"*Palmirana*" Ritgen, 1828 (Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesar. Leopold. Carol. 14: 278). Een nomen nudum volgens Dubois 1981 (Monit. Zool. Ital., N.S., 15(Suppl.): 249-250).

*Pelophylax* Fitzinger, 1843 (Syst. Rept. 31). Typesoort: *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 door originele aanduiding. Door Dubois 1992 (Bull. mens. Soc. linn. Lyon 61: 332) als een subgenus beschouwd van *Rana* Linnaeus, 1758.

*Baliopygus* Schulze, 1890 (Jahrb. Naturwiss. Ver. Magdeburg 1890: 177). Typesoort: *Rana ridibunda* Pallas, 1771, door latere aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 183). De door Stejneger 1907 (Bull. U.S. Natl. Mus. 58: 93) aangeduide typesoort *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 is foutief aangezien *Rana esculenta* niet tot de nominale soortenlijst van Schulze behoorde.

### Derivatio nominis

Afgeleid van de woorden *pelos* (= modder) en *phylax* (= iemand die iets bewaakt). *Pelophylax* betekent dus letterlijk iemand die modderige gebieden bewaakt. Het is mogelijk dat Fitzinger die naam koos omwille van het gedrag en het geluid dat groene kikkers maken wanneer ze in hun biotoop verstoord worden. De wegspringende kikkers zouden hiermee andere bewoners in hun biotoop waarschuwen.

## 4 Kenmerken van *Pelophylax*

- Eerste vinger veel langer dan de tweede; externe metatarsusknobbel aanwezig of niet,
- aanwezigheid van dorsolaterale huidplooien,
- de mannetjes hebben wel of geen interne of externe kwaakblazen,
- bij de beide geslachten is de diameter van het trommelvlies kleiner dan de diameter van het oog,
- adulten middelmatig groot,
- donkere vlekken doorgaans aanwezig op het dorsum maar kleiner en minder opvallend dan bij het Amerikaanse subgenus *Pantherana* Dubois, 1992,
- geen zwarte streep op het midden van de rug.

*Pelophylax* onderscheidt zich van de Europese bruine kikkers (subgenus *Rana*) door het aantal rijen liptandjes op de lippen van de larven: 1 tot 3 reeksen op de bovenlip, 2 tot 3 op de onderlip (tegenover 2 tot 6 en 3 tot 5 bij *Rana* (Dubois 1992)).

## 5 Soorten

Momenteel bevat het subgenus *Pelophylax* 24 valide soorten (voor het merendeel "Mendeliaanse" soorten) en is het onderverdeeld in een westelijke en oostelijke groep. De West-Palearctische groep bezet nagenoeg geheel Europa, op de noordelijke gedeelten van het continent na. Zij komt ook voor in het noorden van Afrika en het zuidwesten van Azië tot Pakistan en Tadzjikistan.

Deze groep bevat volgende soorten (Schneider *et al.* 1984; Hotz *et al.* 1987; Günther 1990; Schneider *et al.* 1992, 1993; Beerli *et al.* 1994; Dubois & Ohler 1994a, b; Crochet *et al.* 1995):

- Rana (Pelophylax) bedriagae* Camerano, 1882  
 ge vulgariseerde namen: Levantijnse groene kikker, Bedriaga's groene kikker
- Rana (Pelophylax) bergeri* Günther, 1986  
 ge vulgariseerde namen: Italiaanse groene kikker, Bergers groene kikker
- Rana (Pelophylax) cerigensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994  
 ge vulgariseerde naam: Günthers groene kikker
- Rana (Pelophylax) cretensis* Beerli, Hotz, Turner, Heppich & Uzzell, 1994  
 ge vulgariseerde naam: Beerli's groene kikker
- Rana (Pelophylax) epeirotica* Schneider, Sofiaridou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984  
 ge vulgariseerde namen: Epirus groene kikker, Tunnens groene kikker
- Rana (Pelophylax) kl. esculenta* Linnaeus, 1758  
 ge vulgariseerde namen: groene kikker, middelste groene kikker, Roesels groene kikker
- Rana (Pelophylax) kl. hispanica* Bonaparte, 1839  
 ge vulgariseerde namen: Italiaanse hybride groene kikker, Uzzells groene kikker
- Rana (Pelophylax) kurtmuelleri* Gayda, 1940  
 ge vulgariseerde naam: Schneiders groene kikker
- Rana (Pelophylax) lessonae* Camerano, 1882  
 ge vulgariseerde namen: poelkikker, kleine groene kikker, Lessona's groene kikker
- Rana (Pelophylax) kl. grafi* Crochet, Dubois, Ohler & Tunner, 1995  
 ge vulgariseerde naam: Grafs groene kikker
- Rana (Pelophylax) perezi* Seoane, 1885  
 ge vulgariseerde namen: Iberische meerkikker, Perez' groene kikker
- Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771  
 ge vulgariseerde namen: meerkikker, grote groene kikker, Pallas' groene kikker
- Rana (Pelophylax) saharica* Boulenger in Hartert, 1913  
 ge vulgariseerde naam: Camerano's groene kikker
- Rana (Pelophylax) shqiperica* Hotz, Uzzell, Günther, Turner & Heppich, 1987  
 ge vulgariseerde namen: Balkan groene kikker, Hotz' groene kikker
- Rana (Pelophylax) susana* Boulenger, 1905  
 ge vulgariseerde naam: Heppichs groene kikker
- Rana (Pelophylax) terentievi* Mezhtzherin, 1992  
 ge vulgariseerde naam: Terentjevs groene kikker

De Oost-Palearctische groep van het *Rana nigromaculata*-complex telt 8 soorten en 4 ondersoorten, die voorkomen in grote delen van China en in Taiwan, Korea, Burma, Thailand, Cambodja en Japan. Een accidenteel geïntroduceerde *R. nigromaculata*-populatie komt voor in het areaal van de West-Palearctische groep, namelijk op een oppervlakte van amper 20 ha in Turkmenistan (Kuzmin 1999). In deze monografie beperken we ons enkel tot de opsomming van de wetenschappelijke en ge vulgariseerde namen van het complex en van hun verspreiding.

- Rana (Pelophylax) fukiensis* Pope, 1929: China (Jiangxi, Fujian en Taiwan)  
 ge vulgariseerde naam: Pope's groene kikker

- Rana (Pelophylax) hubeiensis* Fei & Ye, 1982: China (Sichuan, Hubei, Anhui, Hunan en Jiangxi)  
 ge vulgariseerde naam: Fei's groene kikker
- Rana (Pelophylax) lateralis* Boulenger, 1887: Birma, Thailand en Cambodja  
 ge vulgariseerde naam: Fea's groene kikker
- Rana (Pelophylax) nigrolineata* Liu & Hu, 1959: China (Yunnan)  
 ge vulgariseerde naam: Liu's groene kikker
- Rana (Pelophylax) nigromaculata* Hallowell, 1861: China, Korea, Japan en oostelijk Rusland  
 ge vulgariseerde naam: Hallowells groene kikker
- Rana (Pelophylax) plancyi* Lataste, 1880: China en Korea  
 ge vulgariseerde naam: Plancy's groene kikker
- R. p. plancyi* Lataste, 1880: Noordoost- en Centraal-China  
 ge vulgariseerde naam: Lataste's groene kikker
- R. p. chosenica* Okada, 1931: Korea  
 ge vulgariseerde naam: Kawamura's groene kikker
- Rana (Pelophylax) porosa* (Cope, 1868): Japan (Honshu en Shikoku)  
*R. p. porosa* (Cope, 1868): noordelijk Honshu  
 ge vulgariseerde naam: Cope's groene kikker
- R. p. brevipoda* Ito, 1941: zuidwestelijk Honshu en noordoostelijk Shikoku  
 ge vulgariseerde naam: Ito's groene kikker
- Rana (Pelophylax) shuchinae* Liu, 1950: China (westelijk Sichuan en Yunnan)  
 ge vulgariseerde naam: Hu's groene kikker

## Evolutie en fylogenie: van vroege tetrapood tot groene kikker

De amfibieën komen over de gehele wereld voor, met uitzondering van de poolstreken, en zijn onderverdeeld in 3 orden: de wormsalamanders (Gymnophiona), de salamanders (Caudata of Urodela) en de kikkers en padden (Anura). De voorouders van de amfibieën, de "Vroege Tetrapoden", ontwikkelden zich in het Devoon (400-350 miljoen jaar geleden) uit een van de groepen van de spiervinnigen (Sarcopterygii), een vroege afsplitsing binnen de beenvissen (Osteichthyes). Drie groepen, namelijk de longvissen (Dipnoi), de coelacanthiden (Actinistia) - waarvan momenteel nog een mariene vorm bestaat - of de uitgestorven kwastvinnigen (Crossopterygii, Rhipidistia), komen in aanmerking als potentiële voorouders van de "Vroege Tetrapoden". De meeste paleontologen zijn er echter van overtuigd dat de rhipidistiden de werkelijke voorouders waren. De structuur van de beenderen en spieren in de gepaarde, vlezige vinnen van de vertegenwoordigers van die groepen zouden zich ontwikkeld hebben tot de ledematen van een primitieve amfibie. Deze vissen hadden bovendien longen, net als amfibieën.

De vroegste tetrapoden, zoals *Acanthostega*, *Ichthyostega* en *Tulerpeton*, combineerden typische visachtige kenmerken (zoals een platte staart, een zijlijnorgaan en interne kieuwen) met het bezit van 4 ledematen en een diepe ribbenkast. Ze leefden nog altijd aquatisch of hadden een gespecialiseerde levenswijze langs de mariene kusten. Hun ledematen hadden zich in dat aquatisch milieu zo ontwik-

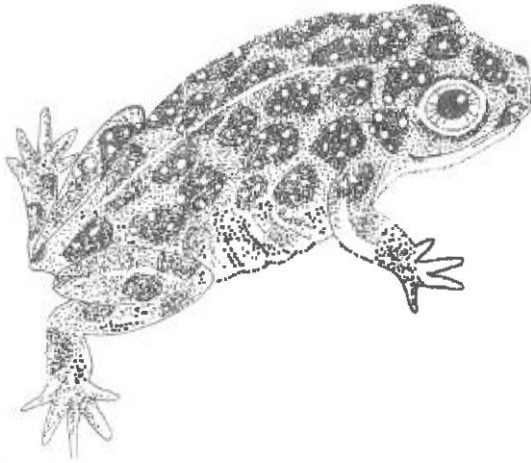


Fig. 2. *Triadobatrachus massinoti*.

kelde dat hun opvolgers uiteindelijk op het land konden leven (Ricqles 2000). Hieruit ontwikkelden zich vervolgens o.a. de eryopiden en de dissorophiden uit het Laat-Carboon tot het Vroeg-Perm (320 tot 260 miljoen jaar geleden). *Eryops* had een lengte van ongeveer 2 m en leefde volledig amfibisch en voedde zich met kleinere tetrapoden en met vissen. Zijn rug was bedekt met beenplaten die fungeerden ter versteviging van het lichaam en mogelijk als aanhechtingspunten voor de spieren. *Cacops*, die iets later ontstond, was zoals de meeste dissorophiden aan het leven op het land aangepast. Dit viervoetig dier bereikte een lengte van 40 cm, zijn lichaam was bezet met beenplaten en hij had grote poten waarmee hij zich goed kon voortbewegen. Achter de ogen bevonden zich openingen waarover een vlies was gespannen, dat fungeerde als een soort trommelvlies om geluiden op te vangen. De eryopiden en dissorophiden waren de eerste die een voet aan wal zetten. De evolutie naar het landleven ging gepaard met de ontwikkeling van een stevige huid (die hen tijdelijk beschermt tegen uitdroging), met de verdere ontwikkeling van de ledematen en met de ontwikkeling van longen in plaats van kieuwen. Luchtzuurstof kan immers, in tegenstelling met in het water opgeloste zuurstof, niet opgenomen worden door kieuwen. Maar ook andere aanpassingen waren nodig, zoals een bescherming tegen de ultraviolette stralen van de zon, aanpassingen aan drukveranderingen en aan nieuwe voedselbronnen.

De eerste amfibie met "kikkerachtige" kenmerken dateert uit het vroege Trias van het huidige Groenland (zo'n 220 miljoen jaar geleden) en draagt de naam *Triadobatrachus massinoti* (fig. 2).

In vergelijking met de wervelkolom van de primitieve amfibieën (24 wervels) was de wervelkolom van *Triadobatrachus* vrij kort (14 wervels), maar nog steeds lang ten opzichte van de wervelkolom van de moderne kikkers (5 tot 9 wervels). Deze primitieve kikker had ook 6 staartwervels, die bij de moderne kikkers volledig ontbreken. De schedel van *Triadobatrachus* lijkt sterk op deze van de nu levende kikkers en is opgebouwd uit fijne beentjes die door grote openingen gescheiden



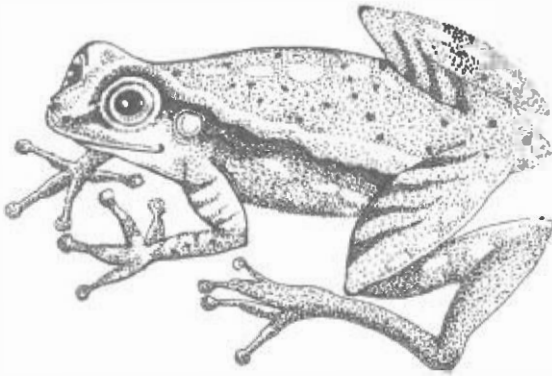


Fig. 3. *Vieraella herbstii*.

Een andere belangrijke fossiele vondst met betrekking tot de evolutie van de kikkers vinden we terug in het Vroeg-Jura van Argentinië, zo'n 30 miljoen jaar later. Ze wordt beschreven als *Vieraella herbstii* (fig. 3). De schedelkenmerken, de lange bekkengordel in de vorm van een drietand, de lange poten en de lichaamsbouw vinden we ook terug bij de recent levende kikkers. *Vieraella herbstii* was een van de vroege vormen van de Archaeobatrachia. De splitsing die leidde tot de Archaeobatrachia en de Neobatrachia vond zo'n 200 miljoen jaar geleden plaats (fig. 4) (Kumar & Hedges 1998).

De Archeobatrachia omvatten de nu levende amficoele taxa van Nieuw-Zeelandse oerkikkers (Leiopelmatidae) en staartkikkers (Ascaphidae), de opisthocoele schijftongkikkers (Discoglossidae) en gravende padden (Rhinophrynidae), de tongloze kikkers (Pipidae) en anomocoelen als de Aziatische hoornkikkers (Megophryinae), Amerikaanse (Scaphiopinae) en Europese knoflookpadden (Pelobatinae). Twee anomocoele taxa, de Eopelobatinae en Paleobatrachidae, stierven in de tweede helft van het Tertiair uit (zo'n 60 miljoen jaar geleden). *Palaeobatrachus* omvat kikkers die goed konden zwemmen. Ze hadden een gestroomlijnd lichaam met krachtige poten en goed ontwikkelde vliezen en worden daarom als verwant beschouwd met de nu levende klauwkikkers (*Xenopus*).

De Neobatrachia omvatten de bufonoïden en ranoïden. Tot de bufonoïden behoren de paradoxale kikkers (Pseudidae), echte padden (Bufonidae), klompvoetkikkers (Atelopodidae), kortkopkikkers (Brachycephalidae), boomkikkers (Hylidae), fluitkikkers (Leptodactylidae) en glaskikkers (Centrolenidae) en vermoedelijk (F. Bossuyt, mond. med.) ook de Seychellenkikkers (Sooglossinae) en de pijlgifkikkers (Dendrobatinae). Het belangrijkste taxon van de ranoïden is de familie van de echte kikkers (Ranidae). Deze herbergt een relatief groot aantal subfamilies, waarvan de bekendste de echte kikkers (Raninae), de gouden kikkers (Mantellinae) en de schuimnestboomkikkers (Rhacophorinae) zijn. Andere ranoïde families zijn de rietkikkers (Hyperoliidae), de smalbekkikkers (Microhylidae) en de draaihalskikkers (Phrynomeridae), alle met een diplasiocoel werveltype.

zijn. Hij bezat goedontwikkelde gehoorbeentjes en grote trommelvliezen aan weerszijden van de kop. Uit de bouw van de heupen kan men afleiden dat het dier zwom met trappende bewegingen van de achterpoten. *Triadobatrachus* wordt door de paleoherpetologen beschouwd als een tussenvorm tussen de primitieve amfibieën en de "moderne kikkers" en geklasseerd in de aparte orde "Proanura".

De periode waarin bufonoïden en ranoïden divergeerden is tot op heden niet bekend, evenmin de divergentie binnen de ranoïden die leidde naar de Ranidae. De fylogenie van de Archaeobatrachia en Bufonoidea wordt hier niet verder in detail weergegeven omdat paleontologische en morfologische gegevens nog vrij tegenstrijdig zijn.

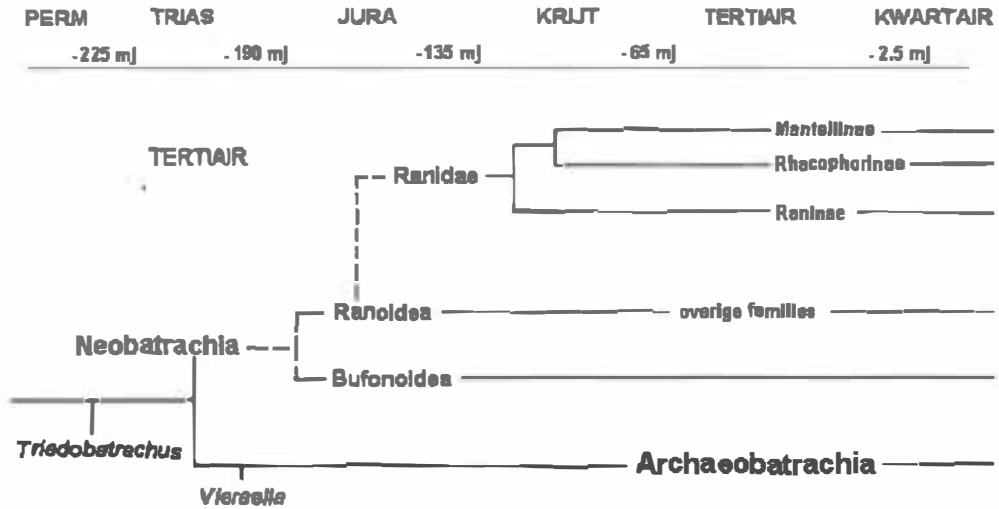


Fig. 4. Fylogenie van de hoofdgroepen van de anuren en van enkele belangrijke taxa van de echte kikkers. De groene kikkers maken deel uit van de Raninae. Divergenties binnen de voorraamste families van de Ranidae naar Bossuyt & Milinkovitch (2001).

De echte kikkers (Ranoidea) omvatten meer dan een vijfde van alle nu levende soorten amfibieën. Vertegenwoordigers van deze superfamilie vindt men over de gehele wereld, maar het merendeel van de families komt voor in Afrika, waardoor dit continent als de bakermat van de echte kikkers wordt beschouwd. Volgens een vroegere hypothese zouden de raniden zich vanuit Afrika over andere delen van de wereld verspreid hebben. Recent moleculair onderzoek heeft echter aangetoond dat de divergentie van een aantal taxa zoals de Raninae, Mantellinae en Rhacophorinae plaats had tijdens het Krijt (125-85 miljoen jaar geleden) (fig. 4) op het Indisch subcontinent, op een moment dat deze landmassa het huidige Madagascar, Indië en de Seychellen omvatte en reeds geïsoleerd was van Afrika. Sommige subfamilies zoals de Nyctibatrachinae, Micrixalinae en Ranixalinae zijn nu nog endemisch voor het Indisch subcontinent. De Raninae daarentegen migreerden verder door naar Eurazië, na de vereniging van Indië met het Euraziatisch continent (Bossuyt & Milinkovitch 2001).

Al het fossiel materiaal uit het Tertiair kan in verband worden gebracht met nu levende families. Toch verschilt de tertiaire anurenfauna in Centraal-Europa heel wat van de huidige. De Bufonidae en Hylidae ontbraken, terwijl de Discoglossidae en Ranidae volop aanwezig waren.

Tijdens het Laat-Krijt (83 tot 65 miljoen jaar geleden) waren Noord-Amerika en Eurazië nog 1 continent, Laurasië, dat gescheiden was van het zuidelijk gelegen continent Gondwana door de Tethys-Zee. Deze zee had zich gevormd in het Vroeg-Jura en had zich progressief omgevormd tot een epicontinentale zee. In het begin van het Tertiair werd Laurasië in 2 delen gesplitst door de "Oeral-Zee", die Europa van Azië scheidde. Europa en Noord-Amerika waren nog altijd met elkaar verbonden, zodat er zich een gemeenschappelijke fauna had ontwikkeld.

In de loop van het Eoceen (53 tot 34 miljoen jaar geleden) werd door de voltooiing van de Atlantische Oceaan de verbinding tussen Europa en Noord-Amerika verbroken en werden de Nearctische en Palearctische taxa van elkaar geïsoleerd (Rage 1988a, b). Dit wordt bevestigd door moleculair onderzoek dat aantoonde dat de divergentie tussen de Palearctische groene kikkers en de Nearctische "*Rana catesbeiana*-groep" (fig. 5) zo'n 43 miljoen jaar oud is (Uzzell 1982). Het Europees continent kwam geïsoleerd te liggen omdat de epicontinentale zee tussen Europa en Azië zich rond dat tijdstip nog niet teruggetrokken had. De van oorsprong Euramerikaanse fauna werd sterk endemisch en omvatte toen reeds heel wat moderne amfibieëngroepen, zoals de Salamandridae, Discoglossidae, Pelobatidae, Pelodytidae en Ranidae. De tot op heden vroegste fossiele vondsten van Raniden zijn afkomstig uit het Boven-Eoceen van Frankrijk (Laurent 1975; Rage 1984) en uit Engeland (Holman & Harrison 1999). De fragmenten zouden 37 tot 38 miljoen jaar oud zijn en heel veel gelijkenis vertonen met deze van de nu levende groene kikkers.

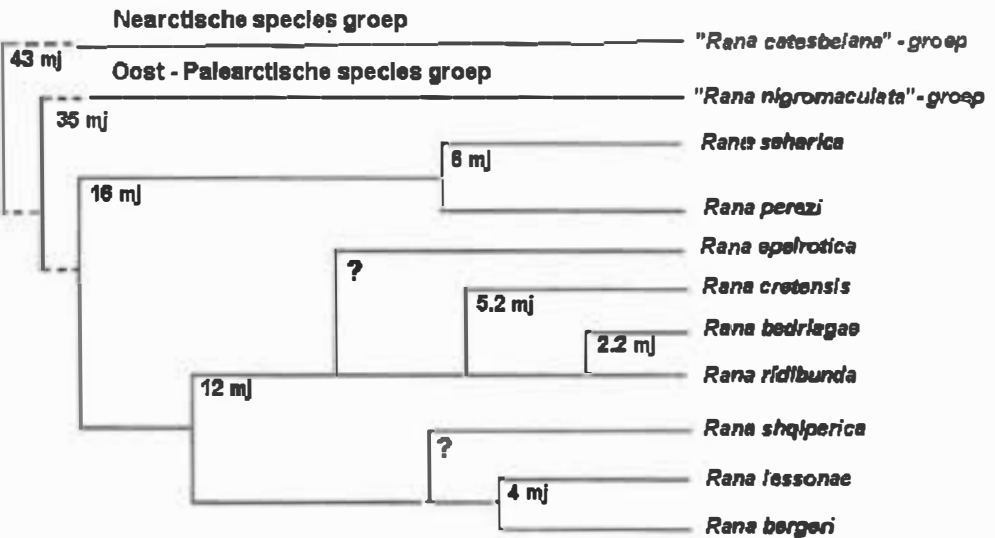


Fig. 5. Fylogenie van de Palearctische groene kikkers. (Naar Uzzell 1982)

In de overgangperiodes Eoceen en Oligoceen trok de zee tussen Europa en Azië zich gedeeltelijk terug zodat Aziatische soorten immigrerden naar Europa. Het tropisch vochtig klimaat uit het Eoceen veranderde in de loop van het Oligoceen; het werd kouder en droger. Alle Palearctische groene kikkers vormen een monofyletische entiteit die zich nadien splitste in 2 afzonderlijke fyletische vertakkingen, een West-Palearctische en een Oost-Palearctische. De divergentie zou vermoedelijk in het Neogeen (overgangperiode tussen het Oligoceen en het Mioceen) zijn gebeurd, zo'n 35 miljoen jaar geleden (Uzzell 1982). De latere Pleistocene glaciaties hebben de verspreiding en allopatrie van die 2 takken geenszins beïnvloed (Borkin 1986). Ook nu nog zijn hun natuurlijke verspreidingsgebieden gescheiden van elkaar. Bovendien zijn de soorten van beide groepen eveneens in hun voortplanting van elkaar geïsoleerd en hun bastaarden zijn steriel of niet levensvatbaar (Kawamura & Nishioka 1979).

Tijdens het Mioceen werd het klimaat terug vochtig en ontwikkelde er zich een vrij moderne fauna. De Hylidae en Bufonidae verrijkten de bestaande families, samen met enkele uitgestorven families zoals de Prosirenidae en de Paleobatrachidae. De West-Palearctische groene kikkers vormden in die periode een samenhangende ancestrale entiteit die zich tussen de 35 en 16 miljoen jaar geleden ontwikkeld zou hebben. De aanvangperiode van het Mioceen bracht hier verandering in. Tot voor die periode waren Eurazië en Afrika door de toenmalige Tethys-Zee nog altijd van elkaar gescheiden. Het zuidelijk deel van Europa leek min of meer op een archipel. Er ontstonden landbruggen ter hoogte van de huidige Rode Zee en de Middellandse Zee kreeg stilaan zijn definitieve vorm. Groene kikkers uit Eurazië migreerden naar het noorden van Afrika en divergeerden, zo'n 16 miljoen jaar geleden, van de "Centraal-Europese cluster". Hieruit ontstond de monofyletische "*saharica-perezi* vertakking" (Uzzell 1975, 1982; Beerli 1993).

In de overgangperiode van Mioceen naar Pliocene werd, ter hoogte van het huidige Gibraltar, de Middellandse Zee afgesloten van de Atlantische Oceaan en hadden uitwisselingen plaats tussen de fauna's van Noord-Afrika en het Iberisch Schiereiland. Noord-Afrikaanse groene kikkers veroverden het Iberisch Schiereiland en bij het opnieuw opengaan van de Straat van Gibraltar ontstond door isolatie *Rana perezi*, een divergentie die zo'n 6 miljoen jaar geleden plaats had (Uzzell 1982).

In het Pliocene (15 tot 1 miljoen jaar terug) bevat de Europese amfibieënfauna reeds heel wat recente vormen, zoals *Triturus*, *Discoglossus*, *Pelobates*, *Pelodytes*, *Bufo* en *Rana*, naast enkele uitgestorven taxa van *Mioproteus* (Proteidae), *Chelotriton* (Salamandridae) en *Latonia*. De koude periode van het Pliocene drong de warmteminnende ancestrale populaties van groene kikkers terug naar refugia in het Apennijns Schiereiland en Anatolië. De lange isolatie van de populaties leidde tot het ontstaan van nieuwe soorten. De "meerkikker-groep" uit Europa divergeerden zo'n 12 miljoen jaar geleden van de ancestor (fig. 5) en uit deze afsplitsing divergeerde op zijn beurt *Rana epeirotica*. De andere vertakking leidde tot de "poelkikker-groep". De meeste taxa zagen hun geboorte in het Laat-Pliocene en

het Pleistoceen. De afsplitsing van *Rana cretensis* van de "Anatolische meerkikkers" valt uiteraard samen met de geologische geschiedenis van het eiland Kreta. Zo'n 4 miljoen jaar geleden ontstonden *Rana lessonae* en zijn zustersoort *Rana bergeri*. *Rana bedriagae* vond zijn oorsprong zo'n 2.2 miljoen jaar geleden. De hybridogenetische taxa zoals de groene kikker (*Rana esculenta*), de kikker van Graf (*Rana grafi*) en het Italiaanse hybride (*Rana hispanica*) zagen hun geboorte pas veel later in het Kwartair (Uzzel 1975, 1982, 1983; Günther 1990; Beerli 1993; Plötner 1998; Plötner & Ohst 2001; Plötner *et al.* 2001). In dat Kwartair verdwenen trouwens nog een aantal amfibieëntaxa en werd de huidige herpetofauna gevormd (Bailon 1991).

## Anatomie en fysiologie van de groene kikkers

De groene kikkers behoren tot de "moderne" amfibieën. Amfibieën zijn koudbloedige, gewervelde dieren met 4 ledematen (tetrapoden), die bij veel soorten echter gereduceerd zijn. De handen hebben doorgaans 4 vingers en de voeten 5. De opperhuid is verhoornd en wordt regelmatig afgestoten. De lederhuid bevat talrijke slijm-, gif- en pigmentcellen. Ademhaling gebeurt door kieuwen, longen, de slijm huid in de mondholte en de lichaamshuid. Amfibieën hebben een amnioot eitype, m.a.w. ze ontwikkelen zich niet direct maar via meerdere larvale stadia. De schaapshuid (amnion) en de embryonale uitstulping van de einddarm (allantois) zijn bij deze vertebraten niet aanwezig. Dit is een in wezen belangrijk kenmerk dat hen onderscheidt van de reptielen die amnioten zijn en waarbij het embryo wel door een schaapshuid omgeven is. De kenmerken van de groene kikkers en verschillen met andere amfibieën worden hier in detail besproken.

### 1 Huidstructuur

Groene kikkers en de meeste andere amfibieën differentiëren zich van de vissen door het vermogen om zich buiten het water te begeven. Hun gladde huid is niet door schubben bedekt, maar door een "hoornlaag" (gevormd door de buitenste laag cellen die regelmatig afsterft). Deze hoornlaag biedt een vrij grote bescherming tegen uitdroging. De huid van groene kikkers (fig. 6) is dikker dan deze van de andere inheemse anuren en bevat verschillende holle ruimten die met lymfevocht gevuld zijn. Ook in de huid gelegen klieren scheiden een slijmerige substantie af die uitdroging tegengaat. Dit lymfevocht en huidslijm geven een gevoel van glibberigheid aan de kikker. Dankzij deze slijmsecretie en hun relatief klein gewicht kunnen juveniele groene kikkers bijvoorbeeld gladde wanden beklimmen. Naast de slijmklieren bezitten groene kikkers ook klieren die een giftige substantie afscheiden waardoor ze een zekere bescherming hebben tegen predatoren en allerlei andere parasieten (zoals eencelligen, bacteriën, gisten en schimmels).

Van de Europese groene kikkers zou de meerkikker het sterkste gif bezitten. Voor de mens is het gif echter weinig of niet gevaarlijk. Het kan enkel wat irritatie

geven wanneer men het in de ogen wrijft.

Dorsolateraal op de huid bezitten de Europese groene kikkers 2 klierlijsten, die vanaf de achterkant van het oog tot bijna op het einde van het lichaam lopen. Op de rugzijde (vooral op de achterste helft) zijn wratten aanwezig.

De opperhuid wordt regelmatig vernieuwd. Bij het afstoten van de huid zal de kikker zich behelpen door herhaaldelijk zijn lichaam op te blazen, waar- bij hij dan, met behulp van zijn voorste en achterste ledematen, delen van de huid afstrooft. De stukken huid worden vervolgens opgegeten.

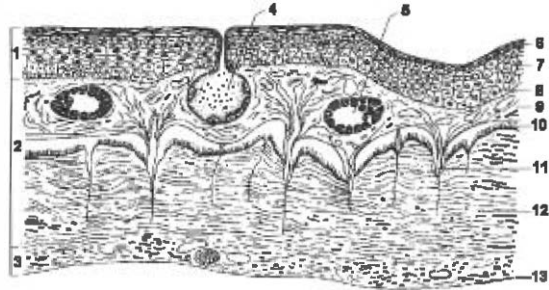


Fig. 6. Dwarsdoorsnede door de huid van een groene kikker (*R. esculenta*).

1 opperhuid (epidermis), 2 huid (cutis), 3 onderhuid (subcutis), 4 gifklier, 5 slijmklier, 6 hoorndlaag van de epidermis (stratum corneum), 7 kiemlaag (stratum germinativum), 8 lamellen, 9 sponslaag (stratum spongiosum), 10 zeflamellen, 11 spiervezels, 12 laag met compacte cellen (stratum compactum), 13 grenslaag met de subcutane lymfevaten. (Uit Günther 1990, naar Kämpfe et al. 1966)

## 2 Skelet

Alhoewel de amfibieën als de meest primitieve tetrapoden beschouwd worden, mogen we hieruit zeker niet afleiden dat de moderne vormen sterk gelijken op hun "oerouders". Bij de recente orden is het skelet (fig. 7) vrij sterk gedegenerereerd. Zo is er een verlies van beenderen in de kop en is er een sterke verkorting van de romp.

Zoals bij alle andere gewervelde dieren vormt de wervelkolom het belangrijkste deel van het geraamte. De centrale wervelzuil van de groene kikkers bezit 9 wervels (fig. 8) waarvan de 1e wervel of atlas de drager is van de schedel. De atlas is de enige wervel die geen dwarsuitsteeksels bezit. Hij heeft aan de bovenkant, links en rechts, 2 gewrichtsvlakjes waarin de achterhoofdsknobbels passen. Hij fungeert als de drager van de schedel. De atlas en ook de negende wervel hebben geen doornuitsteeksel. Deze negende wervel vormt het heiligbeen (sacrum) en is door verbrede transversale uitsteeksels lateraal gearticuleerd met het darmbeen (os ilium) aan zijn voorzijde en met het stuitbeen (os coccygis, urostyl) aan zijn achterzijde. Het distale einde van het os coccygis is een kraakbeenachtige epifyse. De achtste wervel is aan beide zijden uitgehold (amficoel). Dwarsuitsteeksels zijn aanwezig op alle wervels, behalve – zoals reeds gezegd – op de atlas. De uitsteeksels vormen de aanhechtingspunten voor de spieren.

De verschillende wervellichamen zijn door een gewrichtskop, die in de gewrichtsholte van zijn voorgaande past, en door gewrichtspezen met elkaar verbonden. Samen vormen ze een staaf die het gehele lichaam van de kikker steunt. De

dwarsuitsteeksels op de wervels mogen niet als ribben worden beschouwd. Groene kikkers hebben geen ribben, een kenmerk dat ze delen met alle moderne anuren. Enkel de primitieve kikkers en padden (Leiopelmatidae, Ascaphidae, Pipidae, Discoglossidae en Pelobatidae) bezitten ribben.

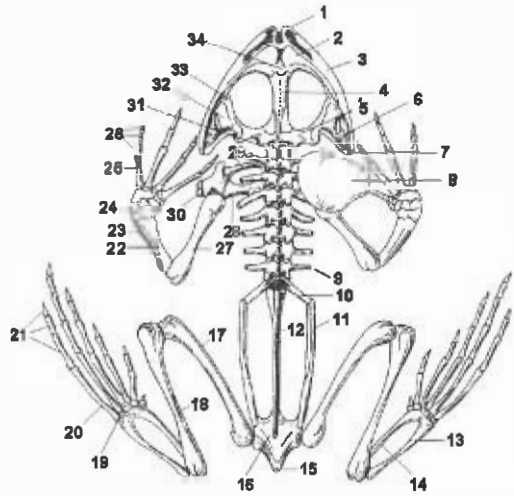


Fig. 7. Skelet van de groene kikker (*R. esculenta*).  
 1 intermaxillare, 2 nasale, 3 maxillare, 4 frontoparietale,  
 5 prooticum, 6 squamosum, 7 tympanicum, 8 suprascapula,  
 9 processus transversus, 10 vertebra sacralis, 11 os ilium,  
 12 os coccygis, 13 fibulare, 14 tibiale, 15 os ischii, 1  
 6 os ilium, 17 femur, 18 os cruris, 19 tarsus, 20 metatarsus,  
 21 phalanges, 22 radius, 23 ulna, 24 carpus, 25 metacarpus,  
 26 phalanges, 27 humerus, 28 coracoid, 29 clavicula,  
 30 scapula, 31 occipitale laterale, 32 processus zygomaticus,  
 33 pterygoid, 34 ethmoid.  
 (Uit Günther 1990, naar Kämpfe et al. 1966)

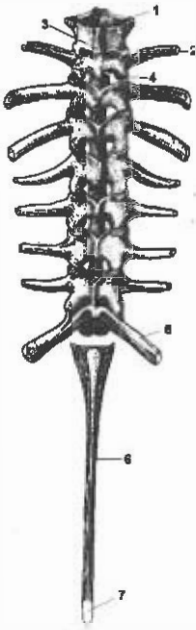


Fig. 8. Wervelkolom van de groene kikker (*R. esculenta*).  
 1 atlas, 2 processus transversus,  
 3 processus spinosus, 4 processus obliquus,  
 5 vertebra sacralis, 6 os coccygis, 7 kraakbenige epifyse.  
 (Uit Günther 1990, naar Gray 1896)

De schedel van de moderne kikkers (fig. 9) is samengesteld uit kleine beentjes die door grote holten gescheiden zijn. De belangrijkste beentjes, die tevens een taxonomische betekenis hebben, zijn de frontoparietalen. Dorsaal hebben die een zeker reliëf dat soortspecifiek is en waarbij vooral de verhouding tussen totaallengte en -breedte belangrijk is. Zo zijn de frontoparietalen bij *R. ridibunda* zeer robuust en is de verhouding tussen totaallengte en -breedte kleiner dan 2.6. Bij *R. lessonae* ligt deze verhouding tussen 2.5 en 3.0 en is het frontoparietale ook slanker. De frontoparietalen bij *R. esculenta* hebben een intermediaire positie (Günther 1990).

De schoudergordel (fig. 10) van de groene kikkers bestaat uit meerdere beenderen, die zich vanaf de wervelkolom halfcirkelvormig tot midden de borstkas uitstrekken. De voornaamste functie van de schoudergordelbeenderen is de bescherming van de inwendige organen, zoals hart en longen. Eertijds

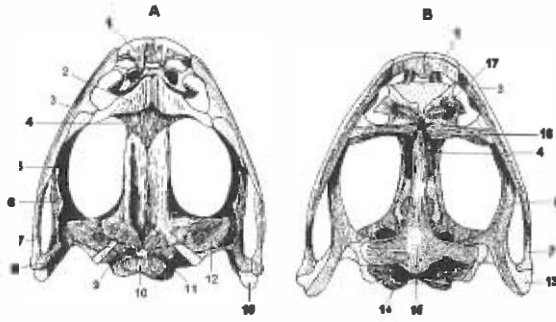


Fig. 9. Schedel van de groene kikker (*R. esculenta*).  
 A bovenaanzicht, B onderaanzicht.  
 1 intermaxillare, 2 nasale, 3 maxillare, 4 ethmoid, 5 pterygoidium,  
 6 processus zygomaticus, 7 quadratomaxillare,  
 8 tympanicum, 9 frontoparietale, 10 foramen magnum,  
 11 occipitale laterale, 12 prooticum, 13 quadratum,  
 14 condylus occipitalis, 15 parabasale, 16 palatinum, 17 vomer.  
 (Lijt Glinther 1990, naar Gaupp 1896 en Hempelmann 1908)

de voorkant met elkaar vergroeid zijn, maar aan de achterkant los zijn en elkaar overlappen (zoals bv. bij de Cubaanse dwergkikker).

Linker- en rechterhelft van de schoudergordel bestaan uit een dorsaal gelegen schouderblad (scapula) en een voorste (procoracoideum) en achterste ravebeksleutelbeen (coracoideum), die van de schoudergordel naar het midden van de borst lopen. De ravebeksleutelbeenderen zijn door een boogvormig kraakbeen (epicoracoid) met elkaar verbonden. Bij de groene kikkers zijn de boogvormige kraakbeenderen (cartilago epicoracoidea) van de beide helften van de schoudergordel, in de mediaanlijn aan de buikzijde van de romp, met elkaar vergroeid. Ze behoren dus tot het starre schoudergordeltype. Bij kikkers met een beweeglijk schoudergordeltype zijn de beide kraakbeenbogen niet met elkaar vergroeid zodat ze over elkaar kunnen schuiven.

De cartilago epicoracoidea scheiden eveneens het voorste en kraakbenig (episternum) en het achterste en verbeend borstbeen (sternum).

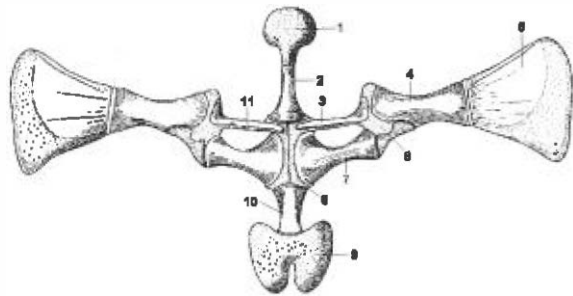


Fig. 10. Schoudergordel van de groene kikker (*R. esculenta*).  
 1 kraakbenig episternum, 2 verbeend episternum, 3 clavicula, 4 scapula,  
 5 suprascapula, 6 acromion, 7 coracoïd, 8 cartilago epicoracoidea,  
 9 kraakbenig sternum, 10 verbeend sternum, 11 procoracoïd.  
 (Lijt Glinther 1990, naar Gaupp 1896 en Hempelmann 1908)

heeft de bouw van de schoudergordel nog een belangrijke betekenis gehad in de systematiek van de kikkers. Ze werden op basis daarvan in 2 groepen verdeeld, nl. een groep met een star schoudergordeltype (firmistern) en een groep met een beweeglijk type (arcifeer). Groene kikkers bezitten een star schoudergordeltype. De differentiatie van de 2 groepen is echter niet altijd duidelijk, omdat er ook tussenvormen bestaan waarbij de kraakbeenbogen alleen aan



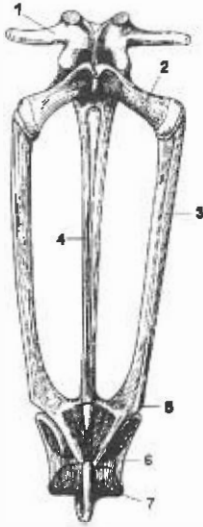


Fig. 11. Bekkengordel van de groene kikker (*R. esculenta*). 1 9e vertebra, 2 vertebra sacralis, 3 os ilium, 4 os coccygis, 5 processus posterior, 6 acetabulum, 7 os ischii. (Uit Günther 1990, naar Gaupp 1896)

De bekkengordel (fig. 11) is van geheel andere bouw dan de schoudergordel. Hij fungeert vooral als aanhechtingspunt van de onderste ledematen en biedt tevens een bescherming aan de eronder liggende lichaamsdelen. In tegenstelling tot de schoudergordel is de bekkengordel door de heiligbeenwervel (vertebra sacralis) stevig met de wervelkolom verbonden. De voornaamste delen ervan zijn de beide darmbeenderen (os ilium), het stuitbeen (os coccygis), het schaambeen (os pubis) en het zitbeen (os ischii). De beide darmbeenderen zijn bevestigd aan de dwarsuitsteeksels van de heiligbeenwervel en lopen evenwijdig aan het stuitbeen naar achteren, naar het schaam- en zitbeen, waarin de gewrichtskom (acetabulum) van het dijbeen ligt.

De voorste ledematen zijn door de krachtige bovenarm (humerus) (fig. 12) en door een gewricht aan de basis van het schouderblad met de schoudergordel verbonden. De kenmerken van de bovenarm verschillen tussen de wijfjes en de mannetjes. Bij de wijfjes van de groene kikkers is de bovenarm minder ontwikkeld en heeft hij een vrij glad opper-

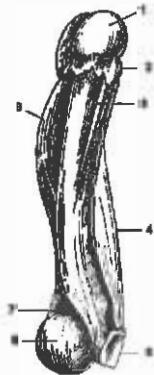


Fig. 12. Rechterbovenarm van de groene kikker (*R. esculenta*). 1 caput humeri, 2 tuberculum mediale, 3 spina tuberculum mediale, 4 crista medialis, 5 epicondylus ulnaris, 6 eminentia capitata, 7 fossa, 8 crista ventralis. (Uit Günther 1990, naar Gaupp 1896)

vlak. De mannetjes bezitten een meer robuuste en knokige bovenarm, waaraan de spieren stevige aanhechtingspunten hebben. De distale gewrichtsknobbel (eminentia capitata) is kogelvormig en past in de gewrichtsholte van de onderarm (os antibrachii). In de onderarm zijn de ellepijp (ulna) en het spaakbeen (radius) met elkaar versmolten (fig. 13).

Het aantal handwortelbeentjes (carpalia) is gereduceerd tot 6. Ook het aantal middenhandsbeentjes (metacarpalia) en vingers is gereduceerd. De eerste vinger is verloren gegaan, zodat alle anuren gekenmerkt zijn door tetradactylie in plaats van de klassieke pentadactylie. Op de metacarpale van de binnenste vinger (die als duim gezien wordt) bevindt zich bij de mannetjes van de groene kikker een ingekepte benige kam (fig. 13).

Door de gewrichtsknobbel van het dijbeen (femur) en de holte van de gewrichtskom van de bekkengordel zijn de achterste ledematen en de romp stevig met elkaar verbonden. Een sterk gewricht tussen dijbeen en bekkengordel is immers van groot belang voor de krachtige sprong die de kikker moet uitvoeren. Scheenbeen (tibia) en kuitbeen (fibula) zijn eveneens tot een geheel (os cruris) versmolten (fig. 14).

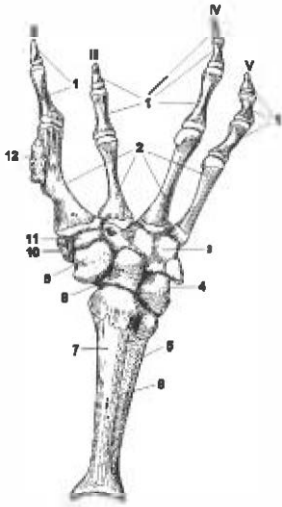


Fig. 13. Rechter onderarm en hand van een mannetje groene kikker (*R. esculenta*).  
 1 phalanges, 2 metacarpalia, 3 caryalia III-V;  
 4 ulnare, 5 ulna, 6 sulcus intermedius, 7 radius,  
 8 radiale, 9 centrale, 10 carpale I,  
 11 carpale II, 12 beenham op de metacarpale  
 van de duim, II - V vingers.  
 (Uit Günther 1990, naar Gaupp 1896)

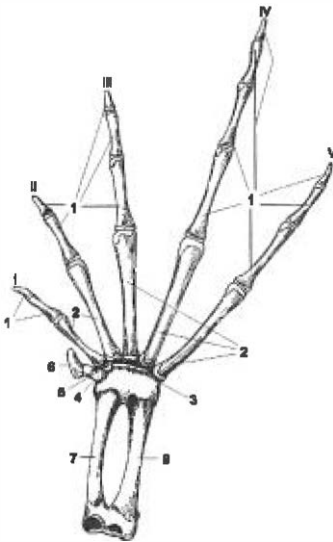


Fig. 15. Rechter voet van de groene kikker  
 (*R. esculenta*).  
 1 phalanges, 2 metatarsalia,  
 3 tarsalia II-III, 4 centrale, 5 tarsale I,  
 6 præhallux,  
 7 tibiale, 8 fibulare, I-V vingers.  
 (Uit Günther 1990, naar Gaupp 1896)

In de voet zijn 2 voetwortelbeentjes sterk verlengd en goed ontwikkeld, nl. het tibiale en fibulare (fig. 15). De 3 andere voetwortelbeentjes (tarsalia) zijn rudimentair aanwezig en soms met elkaar versmolten. In tegenstelling tot de hand bestaat de voet uit 5 middenvoetsbeentjes (metatarsalia) en evenveel tenen. De vierde teen heeft het hoogst aantal (4) teenkootjes. Aan het proximale einde van het eerste middenvoetsbeentje bevindt zich een kraakbeenachtig geheel (præhallux), dat de basis vormt van de metatarsusknobbel. Deze knobbel fungeert vooral om te graven en is vooral bij de op het land overwinterende en zich ingravende poelkikker zeer goed ontwikkeld.



Fig. 14. Rechter onderbeen van de groene kikker  
 (*R. esculenta*).  
 1 fossa intercondylia, 2 condylus lateralis,  
 3 condylus medialis, 4 tibia,  
 5 fibula, 6 foramen voor de tibia-ader,  
 7 sulcus intermedius.  
 (Uit Günther 1990, naar Gaupp 1896)

### 3 Spijsverteringsstelsel

Het spijsverteringsstelsel van de groene kikkers omvat mondholte, slokdarm, maag, dunne en dikke darm en cloaca.

Het voornaamste functionele orgaan in de mondholte is de tweepuntige tong (fig. 39), die naar buiten toe kan geslagen worden om de prooi te omvatten en naar binnen te werken. Groene kikkers bezitten ook rijen spitse tanden in de bovenkaak. De onderkaak is tandloos. De tanden van de groene kikkers bestaan uit 2 delen: een basale brede sokkel die door een ringvormige groef duidelijk van de smalle en tweespitsige kroon gescheiden is. De tanden zijn gefixeerd op de vomers. Dit zijn het eerste paar in het monddak gelegen beenderen (fig. 9), onmiddellijk achter de intermaxillare (eerste paar beenderen in het voorste deel van de schedel)

Het door de slijmvlies van de mondholte geproduceerde slijm bevat geen verteeringsenzymen, maar dient enkel om de prooi beter te transporteren naar de slokdarm.

Aansluitend op de mondholte bevindt zich de slokdarm (oesophagus), die dient om het voedsel naar de maag te transporteren. Wanneer een kikker de prooi vanuit de mondholte in de slokdarm perst, sluit hij veelal de ogen. Door deze reflex wordt immers de mondholte verkleind en het doorstuwende van het voedsel naar de slokdarm bevordert. In de slokdarmwand bevinden zich verschillende klieren die behalve slijm ook pepsine produceren. Dit pepsine wordt in het zure milieu van de maag omgezet tot pepsinogeen, dat op zijn beurt de vertering van de eiwitten van de prooi zal inzetten.

Tussen slokdarm en maag is er een kleine insnoering en de maag zelf ligt in de linkerhelft van het lichaam (fig. 16). De maag is sikkelvormig en versmalt naar achtertoe. De wand ervan is gespierd en rekbaar. Dankzij deze grote rekbaarheid van de maagwand kunnen groene kikkers grote hoeveelheden voedsel tegelijkertijd innemen.

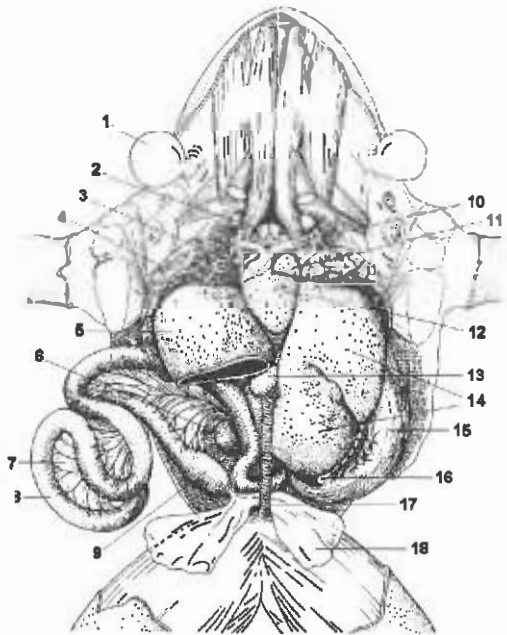


Fig. 16. Inwendige organen van de groene kikker (*R. esculenta*).  
1 kwaakblaas, 2 strottenhoofd, 3 bulbus cordis, 4 long, 5 rechterleverkwab, 6 milt, 7 mesenterium, 8 dunne darm, 9 endeldarm, 10 truncus arteriosus, 11 linker voorhof (atrium), 12 hartkamer, 13 galblaas, 14 linker-leverkwabben, 15 maag, 16 alveoleklier (pancreas), 17 vena abdominalis, 18 urineblaas.  
(Uit Günther 1990, naar Renner 1984)

In de zure maag wordt het voedsel onder invloed van enzymen verder afgebroken. De snelheid van het verteringsproces wordt bepaald door de temperatuur en zal tijdens koudere perioden veel langzamer gebeuren.

Na passage in de maag belandt het voorverteerde voedsel in de twaalfvingerige darm (duodenum) en wordt het vermengd met de enzymen van de alvleesklier (pancreas), trypsine, lipase en amylase. De alvleesklier is een geelkleurig orgaan dat onder de lever ligt, in een door de maag en twaalfvingerige darm gevormde hoek. Door de inwerking van deze enzymen worden respectievelijk de eiwitten, vetten en suikers verder afgebroken. Hierbij spelen ook de door de lever uitgescheiden galzuren een rol doordat ze de vetvertering bevorderen. Deze galzuren neutraliseren eveneens het maagzuur en regelen de darmperistaltiek.

De lever is vrij goot en is volgens de voedingstoestand van de kikker roodbruin tot vuilgeel gekleurd. De lever staat in verbinding met de eronder gelegen, donkergroen gekleurde, kogelvormige galblaas. Galblaas en lever hebben een gemeenschappelijke uitvoergang (ductus choledochus). Samen met de uitvoergang van de alvleesklier mondt deze uit in de twaalfvingerige darm. Andere belangrijke functies van de lever zijn het opstapelen van voedselreserves onder vorm van glycogeen, het synthetiseren van eiwitten, het omzetten van vetten in koolhydraten en het neutraliseren van schadelijke stoffen.

De dunne darm, die volgt op de twaalfvingerige darm, is bij de larven zeer lang en ligt spiraalvormig opgerold in het lichaam. Bij de volwassen kikkers is hij sterk verkort en bezit nauwelijks een paar kronkelingen. In de dunne darm worden de voedselresten uiteindelijk volledig verteerd en opgenomen in het lichaam en wordt er water onttrokken aan de niet-verteerbare resten, zodat ze vervolgens omgevormd worden tot uitwerpselen. Het door de dunne darm geproduceerd slijm bevordert het verder doorschuiven van de uitwerpselen naar de endeldarm en de cloaca.

Groene kikkers kunnen lang vasten, vooral bij lagere temperaturen. Ze teren dan op hun voorraden glycogeen, die in lever en spieren zijn geaccumuleerd. Hun larven daarentegen verdragen veel minder goed een langere periode zonder voedsel. Vermoedelijk heeft dit te maken met hun trofische gewoonten. Larven eten veel plantaardig materiaal, alhoewel ze ook dierlijke organismen zoals muggenlarven niet versmaden. Door dit minder energierijk plantaardig voedsel moeten ze dan ook regelmatig eten. Mogelijk is de sterk verlengde dunne darm van de larven een aanpassing aan hun dieet.

## 4 Ademhalingsstelsel en bloedcirculatiesysteem

De taak van het ademhalingsstelsel is tweërlei: zuurstof opnemen die door het bloed naar alle lichaamscellen moet vervoerd worden, waardoor de verbranding van de door het spijsverteringsstelsel opgenomen stoffen mogelijk wordt gemaakt, en koolzuur af geven die bij de verbranding in de cellen is ontstaan.

Volwassen groene kikkers ademen door longen, maar hebben daarnaast ook een keelademhaling. Ze kunnen ook zuurstof opnemen door de huid.

Bij de keelademhaling wordt verse lucht, als gevolg van keelbewegingen, door de neusgaten in de zakvormige mondbodem gevoerd. Wanneer echter bij de trillingen van de keel de luchtpijp (glottis) gesloten blijft, wordt de naar binnen gevoerde lucht onmiddellijk via de neusgaten uitgestoten. Deze keelademhaling is uitwendig duidelijk merkbaar aan de relatief snelle bewegingen van de keel zelf.

Bij de longademhaling wordt de mondbodem eerst met lucht gevuld, wordt de luchtpijp geopend en zal, door contracties van de buikspieren en de longwanden, de zich in de longen bevindende verbruikte en zuurstofarme lucht door de geopende neusgaten naar buiten geperst worden. Vervolgens worden de neusgaten gesloten en zullen de keelspieren de lucht in de mondbodem naar de longen persen. Deze longademhaling is uitwendig merkbaar aan de hand van de sterkere contracties van de keelzak. Onmiddellijk daarna wordt de luchtpijp gesloten en stroomt er nieuwe verse lucht in de mondbodem. Deze lucht kan vervolgens direct weer naar binnen (longademhaling) of direct naar buiten (keelademhaling) gepompt worden.

De zuurstof van de in de longen of in de mondbodem gepompte verse lucht wordt dan door het bloedcirculatiesysteem naar alle lichaamscellen gebracht.

Het belangrijkste orgaan van het bloedcirculatiesysteem is het hart, dat als een centrale motor functioneert. Het hart situeert zich onder het borstbeen en is omgeven door een weivlies (pericard). Dwars over het hart loopt een groef die de kegelvormige gespierde kamer (ventriculus cordis) van de daarboven gelegen boezem (atrium) scheidt. Andere belangrijke delen van het hart zijn de uit de kamer ont-

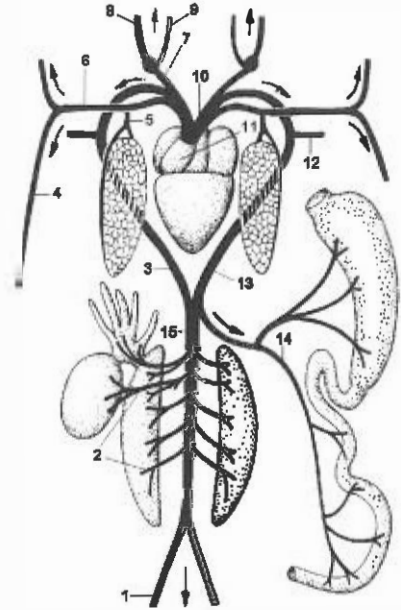


Fig. 17. Slagadersysteem van een mannetje groene kikker (*R. esculenta*).

1 aorta iliaca communis, 2 aorta urogenitalis, 3 rechteraorta, 4 aorta cutanea, 5 aorta pulmonalis, 6 aorta pulmocutanea, 7 aorta carotis communis, 8 aorta carotis interna, 9 aorta carotis externa, 10 truncus arteriosus, 11 bulbus aortae, 12 aorta subclavia, 13 linkeraorta, 14 aorta intestinalis, 15 aorta descendens.

(Uit Günther 1990, naar Renner 1984)

springende en over de rechtervoorkamer lopende aortawortel (bulbus aortae) (fig. 17), die overgaat in de arteriële stam (truncus arteriosus), en de dorsaal gelegen sinus venosus, die niet enkel het zuurstofarme bloed maar ook het zuurstofrijke bloed onder de huid en uit het huidweefsel van de mondzak vervoert. Verder zijn er ook nog de slagaders (arteriën), die bloed afvoeren uit het hart, en de aders, (venen) die bloed naar het hart brengen (fig. 18).

Groene kikkers hebben, zoals alle andere amfibieën, een niet-gedeelde hartkamer, zodat zuurstofarm (veneus) en zuurstofrijk (arterieel) bloed vermengd worden. Ventrikels in de kegelvormige kamer zorgen er echter voor dat de bloedstroom in die kamer zo geregeld wordt dat die vermenging minimaal blijft.

Op verschillende plaatsen in het lichaam bevinden zich de lymfeklieren. Ze zijn door een kapsel van bindweefsel omgeven. De lymfevaten daarentegen zijn opgebouwd uit kloven en holle ruimten en bezitten geen bindweefsel. Lymfeklieren en holle ruimten die met lymfe gevuld zijn, bevinden zich in de huid, de kop, de romp en de ledematen. Ze staan met elkaar en met de lymfevaten van de ingewanden in verbinding en staan in voor het transport van vocht uit de bloedhaartvaten van de verschillende organen en voor het transport van vocht met voedingsstoffen naar de verschillende weefsels. Het transport van lymfevocht wordt mogelijk gemaakt door kleine, zwak gespierde lymfeklieren, waarvan het eerste paar links en rechts aan het dwarsuitsteeksel van de derde wervel liggen en het andere paar bij het uiteinde van het stuitbeen. Een ander belangrijk orgaan is de milt, die tussen de dunne darm en de endeldarm ligt (fig. 16) en in bepaalde opzichten met de lymfeklieren overeenkomt. De voornaamste functies van de milt zijn de afbraak van rode bloedlichaampjes, het opslaan van lymfocyten, de aanmaak van bloedcellen in het beenmerg en de productie van antistoffen.

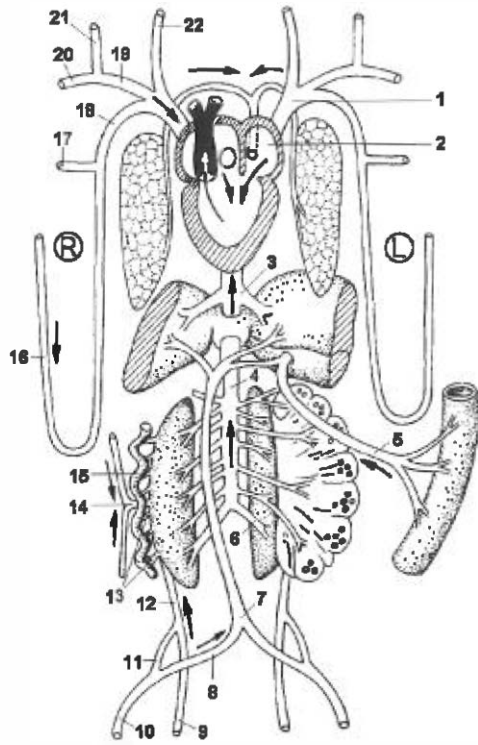


Fig. 18. Adersysteem van een wijfe groene kikker (*R. esculenta*).

1 vena cava superior, 2 linkerhoorlkamer, 3 vena hepatica, 4 vena cava posterior, 5 vena portae hepatis, 6 vena renalis reoehentis, 7 vena abdominalis, 8 en 10 vena femoralis, 9 vena ischiadica, 11 vena iliaca externa, 12 vena iliaca communis, 13 vena ovarica, 14 vena dorsolumbalis, 15 eileider, 16 vena cutanea magna, 17 vena brachialis, 18 vena subclavia, 19 vena anonyma, 20 vena subscapularis, 21 vena jugularis interna, 22 vena jugularis externa.

(Uit Günther 1990, naar Renner 1984)

## 5 Urogenitaal stelsel

Het urogenitaal stelsel (fig. 19 en 20) omvat de excretie- en geslachtsorganen, die bij de anamnioten functioneel in nauw verband staan. De nieren zijn de opvallendste organen en liggen naast elkaar, aan beide zijden van de wervelkolom. Het zijn langwerpige, roodbruin gekleurde organen, die grotendeels met het buikvlies (peritoneum) bedekt zijn. De smalle en goudgeel gekleurde bijnieren liggen op de nieren. De bijnieren scheiden een belangrijk hormoon af, adrenaline, dat de koolhydraatstofwisseling regelt en eveneens een regulerende werking heeft op het hart, de bloedvaten en de milt. Uit elke nier ontspringt een urineleider (ductus deferens), die uitmondt in de endeldarm, net voor de cloaca. Van hieruit wordt de urine overgebracht naar de urineblaas, die uit 2 ventraal aan de endeldarm gelegen delen bestaat.

De urineblaas heeft een wand van gladde spieren en is binnenin bekleed met een slijmvlies dat in netvormige plooien ligt. Bij het uitzetten van de blaas verstrijken deze plooien. De urineblaas mondt via een spleet uit in de ventrale wand van de cloaca. Tijdens het urineren gaan contracties van de blaas- en buikwandspieren de urine door de cloaca persen, wat doorgaans met een krachtige straal gebeurt.

De cloaca (cloaca is Latijns voor riool) is een ventraal en achterin de romp gelegen zakje, dat opent in de buitenwereld en waarin zowel het spijsverteringskanaal als de voortplantings- en uitscheidingsystemen uitmonden. Een van de belangrijkste functies van de nieren is de verwijdering van afbraakproducten, zoals ureum en overtollige zouten, vitaminen en hormonen.

Daarnaast regelen ze de waterhuishouding, waardoor de samenstelling en hoeveelheid van het bloed constant gehouden wordt.

De testikels zijn ovaalrond van vorm en lichtgeel tot vuilwit van kleur en hangen vrij aan een band van bindweefsel in het lichaam, ventraal ten opzichte van de nieren. Ze zijn opgebouwd uit talrijke zaadkanaaltjes, die door bindweefsel zijn verbonden tot een geheel en waarin zich ook bloedvaten en zenuwen bevinden. Aan de voorkant van de testikels zit een geelachtig vetlichaam dat in verschillende langwerpige lalletjes is verdeeld en waarvan de grootte (maximale ontwikkeling buiten de voortplantingsperiode) afhankelijk is van de seksuele toestand van de mannelijke kikkers.

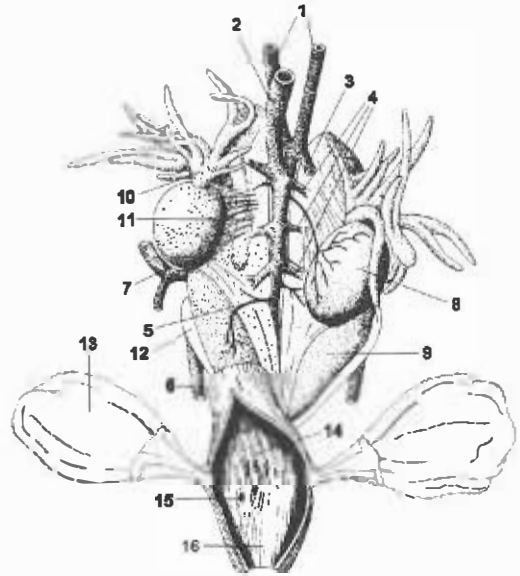


Fig. 19. Urogenitaal stelsel van een mannetje groene kikker (*R. esculenta*).

1 aortabogen, 2 vena cava posterior, 3 vena intestinalis, 4 vena renales revehentes, 5 aorta urogenitalis, 6 vena iliaca communis, 7 vena dorsolumbalis, 8 testis, 9 nier, 10 vetlichaampjes, 11 vasa efferentia, 12 urinezaadleider, 13 urineblaas, 14 endeldarm, 15 uitmondingen van de urinezaadleiders, 16 cloaca. (Uit Günther 1990, naar Renner 1984)

Bij de mannelijke kikkers spelen de nieren ook nog een belangrijke rol bij het transport van gameten naar de cloaca. De in de testikels geproduceerde spermatozoa worden via de zaadbuisjes (vasa efferentia) naar de nieren geleid, waar de zaadbuisjes aansluiten op de nierkanaaltjes en gemeenschappelijk uitmonden in een urinezaadleider of gang van Wolff (ductus deferens).

De voortplantingsorganen bij de vrouwelijke kikkers bestaan uit eierstokken (ovaria), met trilhaar beklede eileiders (oviducten) met vooraan een trechtervormige verwijding (ostium tubae) en die eindigen in een verbrede uterus. De ovaria zijn dunwandige zakjes, die in aparte ruimten, waarin de eieren rijpen, zijn onderverdeeld. De ovaria staan niet in direct contact met de eileiders. Tijdens de ovulatie gaan de eieren zich vrij bewegen in de buikholte en worden ze door de trilhaarcellen van het buikvlies (peritoneum) naar de trechtervormige verwijdingen van de eileiders gebracht. In de eileiders worden de eieren met slijm omhuld en migre- ren ze verder door naar de uterus. Tijdens de copulatie zal het wijfje door spiercontracties van de uteruswand ervoor zorgen dat de eieren door de cloaca naar buiten geperst worden, waarna ze normaliter bevrucht worden door de zaadcellen van het mannetje. Na contact met het water gaan ze zwellen en omgevormd worden tot de karakteristieke eiklompen.

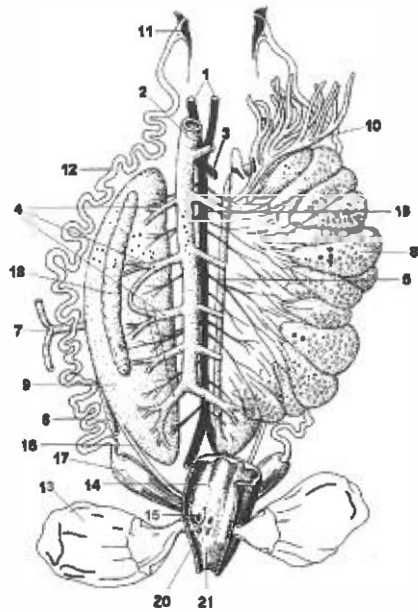


Fig. 20. Urogenitaal stelsel van een wijfje groene kikker (*R. esculenta*).

1 aortabogen, 2 vena cava posterior, 3 vena intestinalis, 4 vena renales rekehentas, 5 aorta urogenitalis, 6 vena iliaca communis, 7 vena dorsolumbalis, 8 eierstokken, 9 nier, 10 vet-lichaampjes, 11 ostium tubae, 12 eileider, 13 urineblaas, 14 endeldarm, 15 uitmondngen van de eileiders, 16 urineleider, 17 uterus, 18 bijnier, 19 aorta descendens, 20 uitmondngen van de urineleiders, 21 cloaca.

(Lit Günther 1990, naar Renner 1984)

## 6 Spierstelsel

Groene kikkers bezitten spieren op de rug, in de buik, de kop, de keelstreek en de ledematen (fig. 21). De voornaamste taken van de spieren zijn de lichaamshouding verzorgen en vooral de bewegingen tot stand brengen.

In het midden van de rug bevindt zich net onder de huid een fibreus membraan (fascia dorsalis), waaruit verschillende spierbundels vertrekken. Langs weerszijden van dit membraan is er een brede spierbundel, de musculus obliquus externus. Ter hoogte van de schouders liggen een aantal spieren die de bewegingen van de voorste ledematen (m. dorsalis scapulae, m. obliquus externus) en de



onderkaak (m. depressor mandibulae) mogelijk maken. Onder het fibreus membraan liggen dan ook nog een aantal spierbundels die instaan voor de kop- en rompbewegingen (m. ileolumbaris, m. coccygeo-sacralis, m. coccygeo-iliacus).

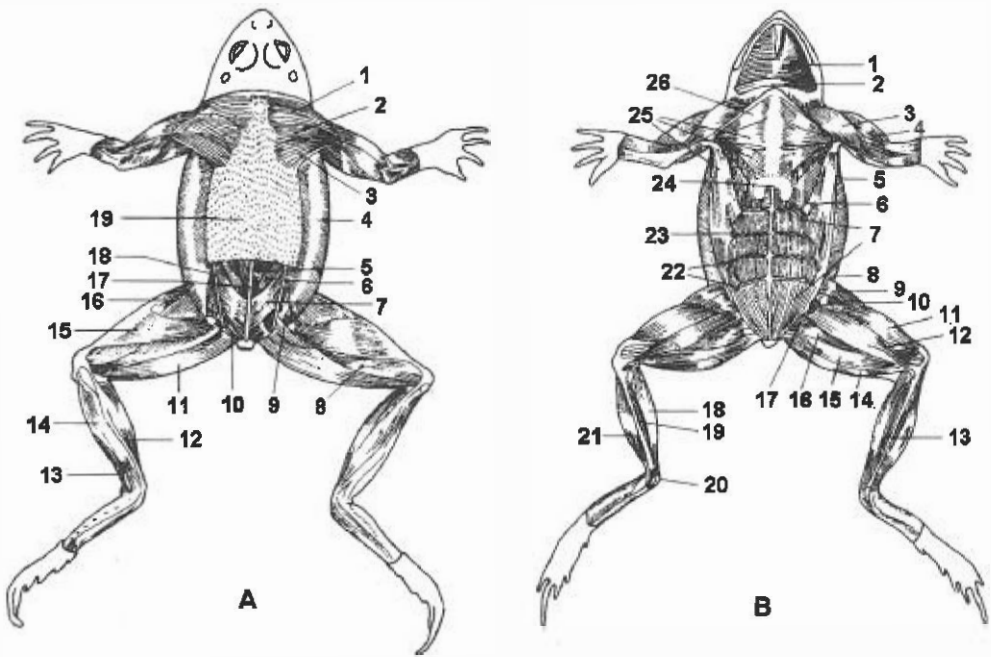


Fig. 21. Spierweefsel van de groene kikker (*R. esculenta*).

A. Dorsale kant: 1 *musculus depressor mandibulae*, 2 *musculus dorsalis scapulae*, 3 *musculus latissimus dorsi*, 4 *musculus obliquus abdominis externus*, 5 *musculus longissimus dorsi*, 6 *musculus coccygeo-sacralis*, 7 *musculus coccygeo-iliacus*, 8 *musculus ilio-fibularis*, 9 *musculus iliacus externus*, 10 *musculus pyriformis*, 11 *musculus semimembranosus*, 12 *musculus plantaris longus*, 13 *musculus tibialis anticus longus*, 14 *musculus peroneus*, 15 *musculus gluteus magnus*, 16 *musculus tensor fasciae latae*, 17 *ischium*, 18 *ilium*, 19 *fascia dorsalis*.

B. Ventrale kant: 1 *musculus submaxillaris*, 2 *musculus subhyoideus*, 3 *musculus scapularis*, 4 *musculus triceps*, 5 *musculus transversus*, 6 *musculus obliquus abdominis externus*, 7 *musculus rectus abdominis*, 8 *musculus obliquus abdominis externus*, 9 *musculus tensor fasciae latae*, 10 *musculus iliacus internus*, 11 *musculus cruralis*, 12 *musculus sartorius*, 13 *tibia*, 14 *musculus gracilis minor*, 15 *musculus gracilis major*, 16 *musculus adductor magnus*, 17 *musculus pectineus*, 18 *musculus plantaris longus*, 19 *musculus tibialis posticus*, 20 *musculus tendo muscili tricipitis surae*, 21 *musculus gluteus magnus*, 22 *inscriptiones tendinae*, 23 *linnae alba*, 24 *processus xyphoideus*, 25 *musculus pectoralis*, 26 *musculus cora-coradialis*.  
(Uit Günther 1990, naar Kämpfe et al. 1966)

Ter hoogte van het bekken staan een tweetal spierbundels in voor de beweeglijkheid van de achterste ledematen. Door de *m. pyriformis*, *m. iliacus externus* en *m. iliacus internus* kunnen de dijbeenderen bewogen worden. De *m. cruralis* en *m. tensor fasciae latae* strekken het met elkaar vergroeide scheen- en kuitbeen, terwijl de *m. ilio-fibularis* en de *m. semimembranosus* het scheenbeen buigen. Nog een andere groep spieren zijn verantwoordelijk voor de beweeglijkheid van de onderste ledematen, nl. de *m. sartorius*, *m. adductor magnus*, *m. gracilis major* en *m. gracilis minor* en de langs de zijkant van het os *cruris* gelegen *m. peroneus* en *m. tibialis anticus longus*.

Een belangrijke spier is eveneens de *m. plantaris longus* die de met de achillespees verbonden is en als stabilisator van de voet fungeert.

In het midden van de buik van de groene kikkers ligt een band bindweefsel (*linea alba*) met vlak daaronder een bloedvat (*vena abdominalis*). Het achterste deel van de buik wordt bijna geheel ingenomen door de *m. rectus abdominis*, die door 4 dwarslopende bindweefsels (*inscriptiones tendinae*) wordt doorkruist. Deze grote spierbundel in de buikstreek is verantwoordelijk voor het ondersteunen van de ingewanden. Lateraal van de buikspieren is er langs beide zijden de *m. obliquus* die tot op de rug doorloopt. De aan het borstbeen en de schoudergordel gefixeerde *m. deltoïdes* is verantwoordelijk voor de mobiliteit van de opperarm, de *m. cora-coradialis* buigt de onderarm en de *m. pectoralis* speelt een rol bij de bewegingen van de voorste ledematen en heeft een invloed op de buikwand tijdens de omklemming bij het paren. De keeloscillaties worden veroorzaakt door contracties van de *m. submaxillaris* en de er onder liggende *m. subhyoïdeus*.

## 7 Zenuwstelsel

Het zenuwstelsel van de groene kikkers bestaat uit een cerebrosпинаal en een autonoom deel. De taak van het zenuwstelsel is een coherente werking verzorgen tussen de verschillende delen van het lichaam en via de zintuigen het contact maken tussen de kikker en zijn omgeving.

Het cerebrosпинаal zenuwstelsel zorgt vooral voor de reacties van het lichaam van de kikker op veranderingen in zijn omgeving. Tot het cerebrosпинаal zenuwstelsel behoren de hersenen, het ruggenmerg, de hersen- en ruggenmergzenuwen. De hersenen zijn het dominerend centrum. Ze gaan over in een holle zenuwstreng, het ruggenmerg, dat zich verder voortzet tot het einde van het lichaam. Hieruit ontspringen talrijke gepaarde zenuwen, die zich soms organiseren in zenuwknoopen (*ganglia*) en samen het perifere zenuwstelsel vormen. De structuur van de hersenen van de groene kikkers (fig. 22) en alle andere amfibieën heeft nog veel gelijkenis met die van hun voorouders, de vissen. Aan de bovenkant van de hersenen zijn er 2 goed ontwikkelde, gepaarde voorste gedeelten van de hersenen, met daarvoor de *bulbus olfactorius* en nog meer naar voren de *nervus olfactorius*. Ze vormen samen het telencephalon. Het ongepaarde deel van de voorhersenen, dat ook de hypofyse omvat, is het diencephalon.

Caudaal van de voorhersenen liggen de zijwaarts uitstekende *lobi optici* en de

kleine hersenen (cerebellum) De achterhersenen (myelencephalon) hebben een goed ontwikkelde ventrikel (ventriculus quartus) en gaan langzaam over in het verlengde merg. Uit de hersenstam ontspringen dan de gevoelszenuwen (fig. 22: I, II en VIII) en de motorische zenuwen (fig. 22: III, IV, XI en XII) of de gemengde zenuwen die zowel het gevoel als de bewegingen coördineren (fig. 22: V, VII, IX en X). Reuk- en gezichtszienuwen zijn vooral in de voorhersenen geconcentreerd. De motorische zenuwen liggen hoofdzakelijk in de kleine hersenen en het verlengde merg. De kleine hersenen coördineren vooral de bewegingen van de skeletspieren.

Het ruggenmerg zet zich niet heel duidelijk af van de hersenen en loopt door tot het stuitbeen. Uit het ruggenmerg ontspringen een tiental zenuwen die respectievelijk verantwoordelijk zijn voor de activatie van de musculatuur van de tong, de voorste ledematen en de schoudergordel, de buik en de achterste ledematen en sommige ingewanden zoals de endeldarm en de urineblaas. Elke ruggenmergzenuw ontspringt met 2 zenuwwortels, een dorsale of achterste en een ventrale of voorste wortel. In de dorsale wortel ligt een verdikking, het spinale ganglion. Door deze wortel treden de gevoelszenuwen naar binnen die met de huidzintuigen van romp en ledematen verbonden zijn en prikkels voeren naar het ruggenmerg toe. Door de ventrale wortels treden de motorische zenuwvezels naar buiten. Deze zijn verbonden met de dwarsgestreepte spieren van de romp en de ledematen en voeren prikkels van het ruggenmerg af.

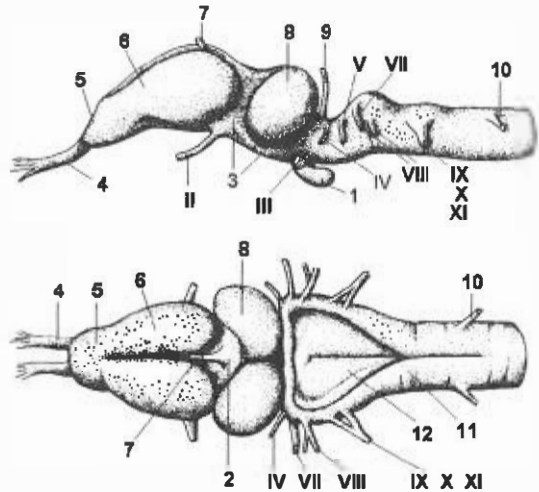


Fig. 22. Hersenen van de groene kikker (*R. esculenta*).  
 Boven: lateraal zicht. Onder: dorsaal zicht.  
 1 hypofyse, 2 dak van het diencephalon, 3 diencephalon,  
 4 nervus olfactorius (= I), 5 bulbus olfactorius, 6 voorste  
 hersenen, 7 epifyse, 8 lobus opticus, 9 cerebellum,  
 10 ruggenmergzenuw (= XII), 11 myelencephalon,  
 12 ventriculus quartus, II-XI hersenzenuwen.  
 (Uit Günther 1990, naar Kämpfe et al. 1966)

Het autonome zenuwstelsel regelt de samenwerking van de organen om die aan te passen aan de behoeften van het lichaam. De naam "autonoom" wijst erop dat dit deel van het zenuwstelsel zelfstandig werkt, onafhankelijk van de wil van het dier. Toch bestaat er een nauwe samenwerking en is er een innig anatomisch verband tussen het autonoom en cerebrospinaal zenuwstelsel. Zo liggen bijvoorbeeld de centra van het autonome zenuwstelsel in de hersenen en het ruggenmerg en maken vele zenuwvezels van het autonome stelsel deel uit van hersen- en ruggenmergszenuwen.

Het autonome zenuwstelsel bestaat uit een sympatisch, parasympatisch en intramuraal gedeelte. Het intramuraal stelsel zorgt voor de peristaltiek in het spijsver-

teringsstelsel, terwijl alle belangrijke organen geïnnerveerd worden door het sympathisch en parasymphatisch stelsel. Sympathicus en parasymphaticus werken hierbij als antagonistcn. Door een prikkeling van het sympathisch gedeelte wordt bijvoorbeeld de bloedsomloop versneld en worden verteringsprocessen vertraagd, waardoor het dier actiever wordt. Een prikkeling van het parasymphatisch gedeelte daarentegen maakt het dier minder actief en bevordert de spijsvertering. De zenuwen van beide stelsels brengen hun impuls over op de spieren of andere eindorganen door het afscheiden van specifieke stoffen aan de zenuwuiteinden. De sympathische zenuwvezels werken hierbij met adrenaline en noradrenaline, de parasymphatische met acetylcholine. De stoffen worden direct na hun werking op de desbetreffende organen vernietigd. De meest opvallende delen van het autonoom zenuwstelsel zijn 2 zenuwstrengen die onder de wervelkolom door de lichaamsromp lopen en van hieruit de darm, bloedvaten, nieren en geslachtsorganen innervcren.

## 8 Zintuigen

Zintuigen zijn organen die voor bepaalde prikkels gevoelig zijn en hierop gaan reageren door een gevoelige zenuw te prikkelen die de prikkel overbrengt naar het centraal zenuwstelsel. Er is dus een verbindingstelsel nodig voor het registrerende deel, de receptor, en het reagerende deel, de effector. Bij de vertebraten gebeurt het opnemen van prikkels doorgaans door gespecialiseerde zintuigcellen, die in het algemeen bijeen liggen in minder of meer ingewikkelde organen.

### 8.1 Gezichtszintuig

De ogen zijn bij de groene kikkers de meest opvallende zintuigen. Ze staan wijd uit elkaar en hoog op de kop ingeplant, waardoor elk oog een eigen gezichtsveld heeft. De donkere pupil is omgeven door een goudgele, donker gestippelde iris (fig.23). De beweging van de oogbol wordt mogelijk gemaakt door een aantal spieren, waarbij een spier (m. retractor bulbi) instaat voor het naar binnen trekken van de oogbol in de oogholte en een andere (m. levator bulbi) de oogbol terug naar buiten trekt. Het in- en uittrekken van de ogen heeft o.a. plaats tijdens het doorslikken van een prooi. Van de 2 oogleden is enkel het onderste beweeglijk. De bevochtiging van het oog gebeurt door het afscheiden van een sccret door klieren die in de binnenste hoek van het ooglid gelegen zijn en door de klier van Harder. De overvloedige secreten worden afgevoerd via een traankanaaltje, dat ontspringt ter hoogte van het onderste ooglid en het vocht afvoert naar de neusholte.

Het oog zelf bestaat uit een nagenoeg bolvormige oogbol, die met de hersenen verbonden is door de 2de hersenzenuw (nervus opticus). Deze zenuw bevindt zich in een steel die aan de binnenzijde van het oog ontspringt. De oogbol is radiaal symmetrisch opgebouwd en bevat binnenin een aantal kamers die met een waterige of gelatineuze vloeistof zijn opgevuld. Binnenin ligt aan de voorzijde de

lens. De wand van de holle oogbol bestaat uit 3 lagen: het harde oogvlies (sclera), waaraan de oogspieren zijn bevestigd en dat een beschermende functie heeft, het vaatvlies (chorioidea), dat veel bloedvaten bevat en dat instaat voor de voeding van het oog, en het netvlies (retina), dat gevormd is vanuit de hersenen en de eigenlijke zintuigcellen bevat. De sclera vormt een volledige bol; het vaatvlies en het netvlies zijn aan de voorkant open. De lagen van vaatvlies en netvlies zijn aan de buitenkant samengesmolten. Net voor de lens buigen de 2 versmolten lagen naar binnen en vormen ze een soort diafragma, de iris, met in het midden daarvan een opening, de pupil. De opening van de pupil kan door spieren in de iris nauwer of wijder worden gemaakt. Binnenvallend licht wordt op een gevoelig laag van het netvlies, de gele vlek, geconcentreerd en via de oog-zenuw zo doorgegeven naar de hersenen.



Fig. 23. Oog van de groene kikker (*R. esculenta*).  
(Foto: H. Willocx)

Het rustende oog van de groene kikker is ingesteld op oneindig ver, zodat het kijkende oog zo min mogelijk vermoeid wordt.

Onbeweeglijke prooidieren worden dan niet onmiddellijk opgemerkt. Pas als een beweeglijk voorwerp is vastgesteld zal het oog van de kikker zich hierop scherpstellen door een aanpassing van het brandpunt van de lens. Deze aanpassing van het oog heet "accommodatie" en de manier ervan verschilt bij de verschillende groepen van vertebraten. Bij de amfibieën gebeurt dit door een verplaatsing van de lens (door een verplaatsing naar voren wordt dichtbij zien mogelijk gemaakt).

Naast de ogen beschikken de anuren ook nog over een rudimentair lichtgevoelig orgaan dat zich in het midden van het voorste gedeelte van de kop bevindt, tussen de ogen en de neusgaten: het mediaan oog (synoniemen: orgaan van Leydig, derde oog, pariëtaal oog, pineaal oog). Bij de huidige amfibieën heeft het geen betekenis meer, maar bij de vroege voorouders van de tetrapoden had het als lichtgevoelig orgaan een grote betekenis. Dit derde oog is vooral bij de larven van de groene kikkers duidelijk waarneembaar als een licht blaasje in het midden van de voorkop. De respectieve afstanden van dit rudimentair orgaan tot ogen en neusgaten worden onder meer gebruikt om de larven van poelkikker en meerkikker te onderscheiden (Günther 1990).

## 8.2 Gehoorzintuig

Bij groene kikkers is het gehoor van zeer groot belang. Het lokken van de wijfjes tijdens de voortplantingsperiode gebeurt voornamelijk door het gekwaak van de mannetjes. Zowel mannetjes als wijfjes moeten zich op het soortspecifiek geluid oriënteren om potentiële partners te herkennen.

Bij groene kikkers is het uitwendig gelegen trommelvlies zeer goed ontwikkeld. Geluidsgolven die het trommelvlies doen trillen, worden door een gehoorbeentje (columella auris) dat door de middenoorholte loopt naar het ovale venster (fenestra ovalis) geleid. Dit ovale venster is een door een dun beentje (operculum) afgesloten ruimte in het oorkapsel. Van hieruit worden de geluidsgolven overgedragen naar de vloeistof en de zintuigcellen van het vliezige labrynt (fig. 24) en worden de prikkels via zenuwen verder doorgegeven naar de hersenen.

Het gehoororgaan heeft eveneens een functie als evenwichtsorgaan. De structuur van dit orgaan is bij de verschillende vertebratenklassen relatief weinig veranderd. Bij veel vissen, amfibieën en reptielen is het gepaarde binnenoor vrij uniform gebouwd en de meeste structuren hierin dienen voor de evenwichtszin. Het evenwicht was immers de primaire functie van het gehoororgaan. Het horen was bij de oudste vertebraten van minder belang.

De gewaarwording van het evenwicht vindt plaats in het middenoor, in het vliezige labrynt. Het middenoor is door de buis van Eustachius (tuba eustachii) verbonden met de keelholte.

Het vliezige labrynt bestaat uit een aantal gesloten zakjes en kanaaltjes en ligt in het benige labrynt of oorkapsel aan weerszijden van de hersenen. In het systeem van zakjes en kanaaltjes zijn 2 essentiële delen te onderscheiden (fig. 24): de helemaal onderaan gelegen sacculus en de hiermee verbonden en bovenliggende utriculus. In de wand van de sacculus en de utriculus bevinden zich plekjes met zintuigcellen (macula sacculi en macula utriculi). Op de utriculus staan 3 halfcirkelvormige kanalen. Ze liggen in 3 vlakken die min of meer loodrecht op elkaar staan en vertonen aan hun uiteinde een verwijding, de ampulla. 2 staan verticaal (canalis verticalis rostralis en c. v. caudalis), een derde (c. horizontalis) ligt lateraal. Ook de sacculus heeft een verwijding (de lagena) waarop zintuigcellen (macula lagenae) liggen. Vanuit de sacculus loopt er een fijn kanaal (ductus endolymphaticus) dat eindigt in een zakvormige holte (saccus endolymphaticus) binnen de hersenholte. Alle zintuigcellen lopen uit in fijne haartjes die door een geleachtige massa worden bijeengehouden. In deze massa ligt een calciumcarbonaatkristal, het zogenaamde oorsteentje of otoliet, dat naargelang de stand van de kop met een andere kracht op de haartjes van de zintuigcellen zal drukken of eraan trekken. Hierdoor worden de zin-

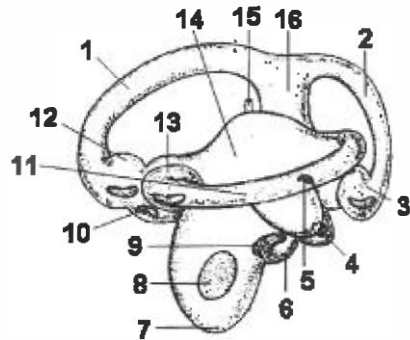


Fig. 24. Het vliezige labrynt van een kikker (*Rana sp.*). De zintuiggebieden zijn getekend alsof de membraan doorschijnend is.

1 canalis verticalis rostralis (voorste verticale kanaal), 2 canalis verticalis caudalis (achterste verticale kanaal), 3 ampulla van het achterste kanaal, 4 papilla basilaris, 5 papilla amphibiorium, 6 lagena, 7 sacculus, 8 macula sacculi, 9 macula lagenae, 10 macula utriculi, 11 canalis horizontalis (horizontaal kanaal), 12 ampulla van het voorste kanaal, 13 ampulla van het horizontale kanaal, 14 utriculus, 15 ductus endolymphaticus, 16 crus commune (waardoor de beide verticale kanalen met elkaar in verbinding staan).

(Naar Romer 1962)

tuigcellen geprikkeld, wat aanleiding geeft tot reflexen om het lichaam in evenwicht te houden. Het zijn hoofdzakelijk de zintuigcellen van de utriculus die uit het kantelen van de otoliet en het ombuigen van de haartjes de stand van de kop en de rechthoekige beweging registreren. Informatie over de draaibewegingen is de taak van de halfcirkelvormige kanalen. In de ampulla van deze kanalen ligt een veld van zintuigepitheel op een walvormige verdikking (crista). Ook hier zijn cellen met haren aanwezig die overdekt zijn door een geleachtige endolymfemassa (cupula) en die zullen ombuigen bij de verplaatsing van de geleachtige massa in de kanalen. De zintuigen van de ampulla dienen dus om de draaiende bewegingen in de verschillende vlakken te registreren.

### 8.3 Chemische zintuigen: de reuk- en smaakzintuigen

Alle anuren beschikken zowel over een orgaan van Jacobson als over een goed ontwikkeld reukslimvlies in de neusgaten. Bij de tetrapoden is de neus wel gekoppeld aan de ademhaling, maar de primaire functie ervan is toch wel het ruiken.

Bij de amfibieën leidt de uitwendige neusopening naar een ietwat langwerpige zakje. Vanuit dit zakje leidt een grote opening, de inwendige neusopening (choane), door het voorste deel van het monddak. Het inwendige oppervlak van dit zakje is meestal glad, slechts een deel ervan is bekleed met reukepitheel dat door de reukzenuw (nervus olfactorius) geïnnerveerd wordt. Het reukepitheel wordt door neusdruppels vochtig gehouden. Het orgaan van Jacobson of het vomeronasaal orgaan ligt bij de anuren in een afzonderlijk, blind beginnend zakje, dat dicht bij de inwendige neusopening in de neusgang uitmond (fig. 25). Met dit orgaan wordt de geur van het voedsel in de mond waargenomen.

De buitenste neusopeningen kunnen door een weefsel (septum) afgesloten worden.

De smaak wordt opgenomen door zogenaamde smaakkopjes (fig. 26). Dit zijn kleine, tonvormige groepjes langwerpige cellen. De "duigen" van de ton vormen de steuncellen; in het midden liggen de eigenlijke smaakcellen. Deze zijn lang en dun en lopen aan de buitenzijde uit in een gevoelige, haarvormige punt. De smaakkopjes bevinden zich in de mondslijmvlies en op de tong, maar ook op de huid.

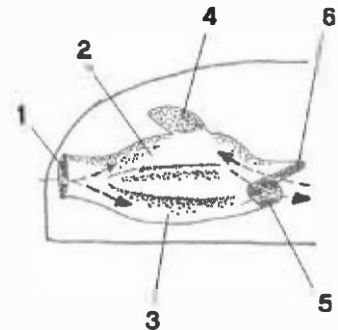


Fig. 25. Het neusgebied van een vertegenwoordiger van het geslacht *Pipa*. De neusholten zijn getekend als massief, de rest transparant. De pijlen geven de luchtstroom naar binnen en naar buiten.

1 neusholte, 2 lateraal reukkanaal, 3 mediaan reukkanaal, 4 vomeronasaalorgaan, 5 choane, 6 spleetvormige verlenging van choane. (Naar Romer 1962)

## 8.4 Eenvoudige zintuigen: de gevoelszintuigen

De amfibieën bezitten ook een aantal sensorische structuren in de huid, alhoewel deze, in vergelijking met de vogels en zoogdieren, relatief zeldzaam zijn. Ze concentreren zich vooral op de bovenzijde van het lichaam en op de voetzolen. Door deze gevoelszenuwen, die zowel vertakt als in bundeltjes liggen, nemen de groene kikkers veranderingen in druk en temperatuur waar.

De larven van de groene kikkers bezitten een zijlijnstelsel van groepjes epidermale zenuwcellen, die vooral op de kop maar ook op de romp te vinden zijn. Er zijn 2 soorten: de neuromasten, gevoelsorganen in de huid waarmee stromingen en drukveranderingen in het water worden waargenomen, en de ampullae, die als elektroreceptoren fungeren. Laatstgenoemde zijn in feite alleenstaande neuromasten die discontinu over de kop liggen. De eigenlijke neuromasten bestaan uit groepjes cellen die gewoonlijk langs een systeem van groeven of kanaaltjes over het lichaam liggen en die sterk gelijken op de smaakkopjes. Iedere langwerpige zintuigcel heeft een haarvormig uitsteeksel en boven al deze haren ligt een geleijachtige massa (cupula), die door de neuromastcellen afgescheiden wordt en ook de punten van de zintuigcellen omsluit. De neuromasten worden geïnnerveerd door hersenzenuwen, op de kop door de nervus facialis, op de romp door de nervus vagus.

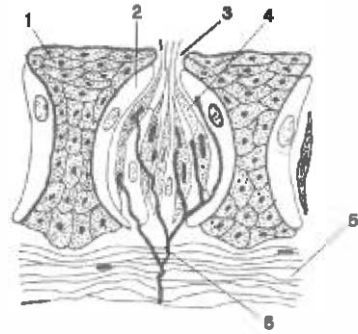


Fig. 26. Doorsnede van een smaakkopje.  
1 geïrrigeerd epitheel, 2 steuncel, 3 porus, 4 smaakcel, 5 bindweefsel, 6 vezel van smaakzenuw. (Naar Romer 1962)

## 9 Hormoonstelsel of de endocriene klieren

Endocriene klieren zijn cellen die hoofdzakelijk vloeistoffen aanmaken en afscheiden, maar die niet over een afvoerbuis beschikken. Hun product wordt als hormoon in het bloed opgenomen en heeft op sommige organen een prikkelende invloed. Men noemt ze ook hormoonklieren.

De belangrijkste endocriene klier is de hypofyse (glandula pituitaria) (fig. 27), die aan de onderkant van het diencephalon ligt en bestaat uit een voorkwab (adenohypofyse) en een achterkwab (neurohypofyse). Ze staat in verbinding met de hypothalamus, waarin de belangrijkste centra van het autonome stelsel liggen en de verbinding tot stand komt tussen het zenuwstelsel en het hormoonstelsel. De meeste hormonen worden geproduceerd in de voorkwab. De voornaamste zijn het groeihormoon, het thyreotroop hormoon (dat de schildklier activeert), het adrenocorticotroop hormoon (activatie van de bijnierschors), de gonadotrope hormonen (die inwerken op de geslachtsklieren), het melanocyten-stimulerend hormoon MSH (dat de verspreiding van pigment-korrels in de melanoforen bevordert, waardoor de huidskleur donkerder wordt) en het melanoforen-concentrerend hormoon MCH (dat een concentratie veroorzaakt van pigmentkorrels in de melanoforen).



Een andere belangrijke klier is de schildklier (*glandula thyroidea*), die bij de volwassen groene kikkers gepaard is en aan weerszijden van het strottenhoofd ligt. Het schildklierweefsel bestaat uit een groot aantal kleine, bolvormige follikels omgeven door klierepitheel dat een lijmachtige colloïdale stof in de centrale holte afscheidt. In deze substantie zit een jodium-

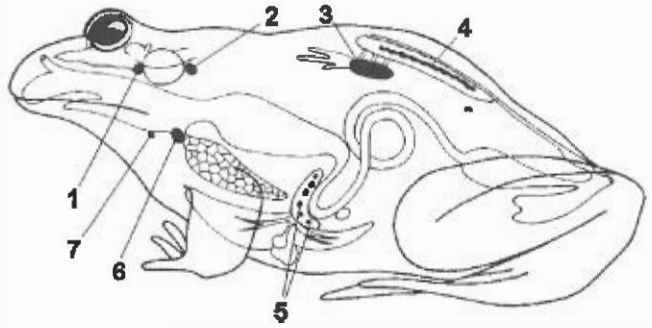


Fig. 27. De endocriene klieren van de groene kikker (*R. esculenta*).  
 1 hypofyse, 2 *glandula thymica*, 3 geslachtsorganen (*testes of ovaria*),  
 4 *glandula suprarenalis*, 5 eilandjes van Langerhans (*pancreas*), 6 *glandula thyroidea*, 7 *glandula parathyroidea*.  
 (Uit Günther 1990, naar Herter 1941)

bevattend eiwit waaruit jodium-houdende hormonen (thyroxine en trijodothyronine) worden gemaakt die aan het bloed worden afgegeven. De belangrijkste functie van de schildklier bij de amfibieën is de regeling van de metamorfose. Verder regelt ze ook nog de stofwisseling. Trijodothyronine heeft nagenoeg dezelfde werking als het thyroxine, maar heeft een groter activatievermogen. De bij schildklieren (*glandulae parathyroideae*) zijn eveneens gepaard en zijn verantwoordelijk voor de calcium- en fosforstofwisseling.

De thymus (*glandula thymica*) is een van de keel (*farynx*) afgeleid orgaan, dat bij de groene kikkers onmiddellijk achter het trommelvlies ligt. Deze klier groeit snel tijdens de embryonale periode, maar vóór het bereiken van het volwassen stadium stopt de groei ervan. Bij jonge kikkers is de klier dan ook relatief duidelijker ontwikkeld dan bij volwassen dieren. De thymus zou eveneens een invloed hebben op de metamorfose.

De bijniere (*glandula suprarenalis*) zijn een paar endocriene orgaantjes die ventraal van de nieren liggen. Ze bestaan uit een merg (*medulla*) en een schors (*cortex*). Het is vooral de schors die voor het leven onmisbaar is. De bijnierschors produceert steroïde hormonen die belangrijke lichaamsfuncties beïnvloeden, zoals de zout- en waterhuishouding in cellen en lichaamsvloeistoffen en de koolhydraat- en eiwitstofwisseling. In het bijniermerg worden de hormonen adrenaline en noradrenaline aangemaakt. Adrenaline versnelt de hartslag, vernauwt de bloedvaten en mobiliseert de reserve aan glycogeen in de lever en spieren. Noradrenaline heeft een analoge werking en verhoogt de bloeddruk nog sterker.

Het grootste deel van het klierweefsel van de alvleesklier (*pancreas*) wordt ingenomen door de eilandjes van Langerhans. Ze bestaan uit kliercellen zonder afvoergangen en zijn dus een endocrien orgaan dat zijn producten in het bloed afgeeft. Ze produceren insuline, een eiwit dat een regulerende functie heeft in de koolhydraatstofwisseling.

Tenslotte zijn er ook nog de geslachtshormonen die door de gonaden geproduceerd worden. De uitscheiding van de verschillende geslachtshormonen staat onder sterke invloed van de hypofyse. Ze worden zowel in de testes (androgenen) als in de ovaria (oestrogenen) gevormd. Het belangrijkste androgene hormoon is het testosteron; de belangrijkste oestrogenen zijn oestradiol en oestron. Androgenen en oestrogenen zijn verantwoordelijk voor de ontwikkeling van de secundaire geslachtskenmerken, zoals de paarkussentjes op de duimen, de kwaakblazen, de sterker ontwikkelde voorpoten bij de mannetjes en de stimulatie van het seksueel gedrag (roepgedrag, territoriumverdediging, agressiviteit en amplexus) tijdens de voortplantingsperiode.

## Voortplanting bij de groene kikkers: wie paart met wie met welk resultaat?

### 1 Een stukje biologie: cellen, celdeling en vorming van gameten

Groene kikkers zijn, zoals de meeste andere eukaryoten, uit ontelbare cellen opgebouwd. Deze cellen zijn levende bouwstenen en de kleinste morfologische eenheden van een organisme die nog alle levenskenmerken kunnen vertonen.

Alle eukaryote cellen bestaan uit een celmembraan met daarbinnen het cytoplasma en de celorganellen (fig. 28). Ze bevatten een duidelijk begrensde celkern, die meestal, behalve tijdens de celdeling, van het cellichaam gescheiden wordt door de kernmembraan. In deze kern bevindt zich het nucleoplasma en het erfelijk materiaal (chromosomen) van het dier. Deze chromosomen bestaan uit 2 chromatiden, elk met een enorm aantal genen, die op zich weer opgebouwd zijn uit DNA- en RNA-moleculen. In de cellen van de meeste levende organismen zijn de chromosomen in homologe paren aanwezig. De lichaamscellen van de groene kikkers bevatten 13 paar chromosomen, dus 26 ( $2n$ ) in totaal. De mens heeft er 23 paar of 46 ( $2n$ ). Deze lichaamscellen noemt men diploïde cellen. De gameten (zaadcellen en eicellen) daarentegen bevatten een enkele set van niet-gepaarde chromosomen, dus de helft van het normaal aantal chromosomen ( $n$ ) en noemt men haploïd. Bepaalde vormen van groene kikkers bezitten lichaamscellen die driemaal de helft van het normaal aantal chromosomen ( $3n$ ) bezitten. Deze dieren zijn triploïd.

De lichaamscellen van groene kikkers verouderen en zijn dus steeds aan vervanging toe. Nieuwe cellen moeten ook aangroeien bij verwondingen. Deze vernieuwing grijpt plaats door een ongeslachtelijke voortplanting, die berust op mitose of celdeling. Bij deze celdeling gaat eerst de hoeveelheid DNA die zich in de celkern bevindt, verdubbeld worden. Dan splitst de kern zich op in 2 kernen, met elk de

helft van het verdubbelde DNA, dus eigenlijk met identiek hetzelfde DNA als de oorspronkelijke, niet-verdubbelde celkern. Na deze kerndeling (karyokinese) groeit ook de rest van de cel, het cytoplasma met al zijn organellen, aan en deelt zich op in 2 cellen die elk een van de kernen bevatten. Het resultaat van deze celdeling (cytokinese) zijn 2 cellen die identiek zijn aan de oorspronkelijke cel. Naast de gewone mitose bestaat bij groene kikkers ook nog een endomitose. Dit is een chromosoomverdubbeling zonder verdeling van de chromosomen over 2 dochtercellen, die leidt tot polyploidie.

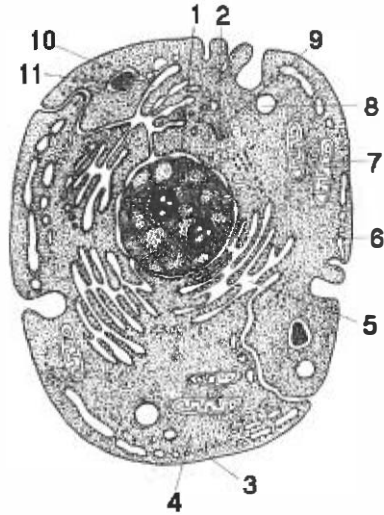


Fig. 28. Cel met celkern en organellen.

1 celkern met nucleoplasma en chromatine, 2 kernmembraan, 3 celmembraan, 4 cytoplasma, 5 endoplasmatisch reticulum, 6 nucleole, 7 mitochondrium, 8 vacuole, 9 centrosomen, 10 Golgi apparaat, 11 lysosoom.

Bij iedere celdeling of ongeslachtelijke voortplanting blijft het aantal chromosomen dus constant. Dat is ook zo bij de geslachtelijke voortplanting, die berust op een versmelting van de geslachtscellen of gameten. Dit gebeurt wel op een heel andere wijze. Om te vermijden dat na de versmelting van de geslachtscellen het nieuwe individu dubbel zoveel chromosomen zou bezitten als het ouderindividu, dient het aantal chromosomen uit de diploïde cel vooraf te worden gehalveerd, zodat een geslachtscel ontstaat met de helft van het normaal aantal chromosomen. Dit gebeurt door de reductiedeling of meiose, die 2 delingsprocessen (meiose I en II) omvat. Tijdens de meiose I ontstaan uit de diploïde cel 2 cellen met een haploïde celkern, met elk de helft van het DNA van de oorspronkelijke cel. Er gebeurt dus niet eerst een verdubbeling van de chromosomen, zoals bij de mitose. Wel kunnen tijdens de deling de chromatiden op een aantal plaatsen met elkaar overlappen ("chiasma-vorming"), waardoor overeenkomstige delen van de chromatiden van de homologe chromosomen kunnen worden uitgewisseld ("crossing-over") en er een herschikking van het DNA binnen de chromosomen gebeurt. Daarna volgt de meiose II, die vergelijkbaar is met een gewone celdeling of mitose en waarbij de 2 haploïde cellen elk nog eens opgesplitst worden. Zo krijgen we 4 haploïde cellen, die zich vervolgens gaan differentiëren tot gameten. Elke gameet bevat dus de helft van het erfelijk materiaal van het ouderdier. Bij alle organismen met een Mendeliaanse wijze van overerving worden de erfelijke eigenschappen van beide ouders dus per toeval geselecteerd en doorgegeven naar de gameten. Bij sommige diersoorten daarentegen, onder meer bij bepaalde vormen van groene kikkers, wordt deze klassieke Mendeliaanse overerving op een heel bijzondere en unieke wijze gewoonweg overhoop gehaald!

## 2 De begrippen hybridogenese en gynogenese

Het begrip "hybridogenese" werd voor het eerst gebruikt bij het beschrijven van een genetisch proces in de gametogenese bij hybriden van in Mexico levende visjes van het geslacht *Poeciliopsis* (Cypridontiformes, Poeciliidae) (Schultz 1969). Dit geslacht omvat verschillende Mendeliaanse biseksuele soorten, zoals *Poeciliopsis occidentalis* (Baird & Gerard, 1853), *P. latidens* (Garman, 1895), *P. lucida* Miller, 1960, *P. monacha* Miller, 1960 en *P. viriosa* Miller, 1960. Daarnaast omvat het ook verschillende uniseksuele wijfjesvormen, die ontstonden door kruisingen van *P. monacha*-wijfjes en *P. lucida*-mannetjes en die momenteel onder 2 vormen voorkomen. Een eerste hybride vorm, die door Schultz *Poeciliopsis monacha-lucida* is genoemd, is diploïd. Gedurende de meiose bij deze uniseksuele *P. monacha-lucida* wordt het paternaal *lucida*-genoom in zijn geheel geëlimineerd en alle geproduceerde gameten bevatten enkel *monacha*-genoom. De eieren van deze "wijfjes" worden in de natuur bevrucht door sperma van *P. lucida*-mannetjes en aldus worden bij iedere generatie steeds geno- en fenotypes geproduceerd zoals de oorspronkelijke hybride vorm *P. monacha-lucida*.

Deze hybriden ontstaan dus steeds door een terugkruising met een van de paternale soorten waarvan ze afstammen. Schultz noemde deze bijzondere vorm van hybridisatie hybridogenese. Belangrijk om weten bij dergelijke diploïde, uniseksuele vormen die zich hybridogenetisch voortplanten, is het feit dat gedurende de meiose hun chromosomen zich niet onafhankelijk splitsen, maar dat enkel een set maternale chromosomen naar de gameten wordt doorgegeven. De paternale genomset wordt geëlimineerd voordat de gametogenese beëindigd is, zodat telkens het niet-gerecombineerd maternaal *monacha*-genoom klonaal wordt doorgegeven. Het paternaal genoom wordt bij iedere generatie hernieuwd door de gastsoort die de hybride ondersteunt. Omwille van deze steeds wederkerende uitwisseling van paternale genomen spreekt men in hybridogenetische lijnen niet van klonen maar van hemiklonen.

Het geslacht *Poeciliopsis* kent ook nog een tweede hybride vorm, uniseksuele wijfjes die alle triploïd (3 chromosomensets) zijn en waarvan nog eens 2 verschillende vormen optreden. Een eerste vorm heeft 2 genomen van de soort *P. monacha* en 1 genoom van *P. lucida* en wordt door Schultz als *P. 2 monacha-lucida* beschreven. Een tweede vorm heeft 1 genoom van *P. monacha* en 2 genomen van *P. lucida* en is getaxeerd als *P. monacha-2 lucida*. Ook deze beide vormen zijn duidelijk van hybride oorsprong en zijn ontstaan door bevruchting van niet-gereduceerde, diploïde gameten die 1 set van *monacha*- en 1 set van *lucida*-chromosomen bevatten met normaal sperma van *P. lucida* of *P. monacha*.

Deze beide vormen van triploïde wijfjes produceren niet-gereduceerde triploïde gameten die in hun ontwikkeling door vreemd sperma gestimuleerd worden maar niet bevrucht en geven aanleiding tot de geboorte van gynogenetische nakomelingen. Gynogenetische voortplanting waarbij het sperma enkel fungeert als stimulator komt ook nog voor bij het verwante genus *Poecilia*, dat een diploïde hybride kent, *Poecilia formosa* (Girard, 1859), die ontstaan is door hybridisatie van 2

"goede soorten" *P. latipinna* (Lesueur, 1821) en *P. mexicana* Steindachner, 1863, en een triploïde hybride, die ontstaan is uit 2 chromosomensets van *P. mexicana* en 1 van *P. latipinna*.

Gynogenese komt ook voor bij salamanders. Het nearctische geslacht van tijger-salamanders, *Ambystoma*, heeft verschillende "normale" biseksuele soorten, zoals *Ambystoma jeffersonianum* (Green, 1827), *A. texanum* (Matthes, 1855) en *A. laterale* (Hallowell, 1857). Daarnaast omvat het ook diverse unisexuele wijfjesvormen, o.a. *A. platineum* (Cope, 1867) en *A. tremblayi* (Comeau, 1943), eveneens ontstaan uit hybridisatie van bovenvermelde soorten. Ook hier is de situatie dezelfde als bij de triploïde *Poeciliopsis*: *A. platineum* bezit 2 chromosomensets van *A. jeffersonianum* en 1 van *A. laterale* (*A. platineum* = *A. 2 jeffersonianum-laterale*). *A. tremblayi* heeft 2 chromosomensets van *A. laterale* en 1 van *A. jeffersonianum* (*A. tremblayi* = *A. jeffersonianum-2 laterale*).

Net zoals bij de gynogenetische *Poeciliopsis* activeert ook hier het sperma van een van de oudersoorten de niet-gereduceerde triploïde gameet van de wijfjes.

Het hybridogenetisch voortplantingssysteem bij de groene kikker is meer gecompliceerd dan de voortplantingssystemen bij hogervermelde vissen en salamanders. Bij de Mexicaanse jonkvrouwtkarper worden enkel wijfjeshybriden geproduceerd, terwijl bij de groene kikkers zowel mannetjes- als wijfjeshybriden ontstaan. De vissen produceren enkel haploïde gameten met maternale genomen (niet-gerecombineerd *monacha*-genoom dat klonaal doorgegeven wordt van moeder naar dochter), terwijl *R. esculenta* haploïde gameten kan voortbrengen met verschillende samenstelling aan genomen van beide oudersoorten. De hybridogenetische hemiklonen bij *Poeciliopsis* zijn altijd diploïd, terwijl de *esculenta*-hemiklonen zowel diplo- als triploïd kunnen zijn. Tenslotte is het voortplantingsproces bij *R. esculenta* meer gediversifieerd en aangepast aan de sympatrisch voorkomende verwante soort *R. lessonae* of *R. ridibunda*.

### 3 Oorsprong van het "groenekikkercomplex" (*Rana esculenta*-synklepton)

Het ontstaan van het "groenekikkercomplex" vindt waarschijnlijk zijn oorsprong tijdens de interglaciale perioden van het Pleistoceen, wanneer de reeds gedivergeerde vormen van een gemeenschappelijke voorouder terug sympatrisch en syntoop zijn gaan leven.

Volgens Uzzell (1982) zou de oorspronkelijke divergentie zo'n 12 miljoen jaar geleden begonnen zijn en geleid hebben tot het ontstaan van *R. ridibunda* en *R. lessonae*. Volgens hun huidige verspreidingspatroon mogen we veronderstellen dat eerstgenoemde en grote soort vermoedelijk zijn bakermat had in het Pontomediterrane of Kaspische areaal en de tweede en kleine soort in het Apennijns schiereiland (fig. 29).

Men mag met grote waarschijnlijkheid aannemen dat beide soorten tijdens de warmere interglaciale periodes van het Pleistoceen naar het noorden migreerden. Daar het Pleistoceen refugium van *R. lessonae* dichterbij de terugtrekkende Pleistocene "ijskap" lag, waardoor deze soort aan meer koelere regionen was aangepast, veronderstelt men dat de poelkikker eerst Centraal-Europa heeft gekoloniseerd, later gevolgd door de meer warmte-minnende meerkikker (Günther 1974).

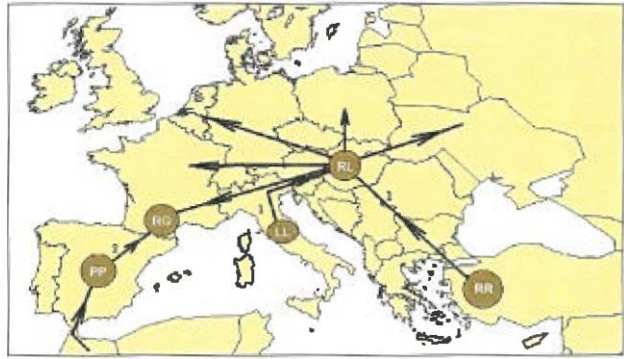


Fig. 29. Schematische voorstelling van het ontstaan van het *Rana esculenta*-synklepton en het *Rana grafi*-synklepton.

1. migraties en hybridisatie tijdens het Pleistoceen (voor Riss II)

2. migraties en hybridisatie na de Würm-ijstijd

RR = *Rana ridibunda*, LL = *R. lessonae*, RL = *R. esculenta*,

PP = *R. perezi*, RG = *R. grafi* (Naar Berger 1988b)

In ieder geval hebben ze dan in Centraal-Europa gemeenschappelijke populaties gevormd, waarin dan de hybride *R. esculenta* zou zijn ontstaan. Omwille van het voortplantingsgedrag van groene kikkers, waarbij de kleinere mannetjes steeds grotere wijfjes kiezen om te paren en waarbij omgekeerde situaties in de natuur zelden of nooit voorkomen, geldt de hypothese dat de eerste oerkruisingen zich hebben voorgedaan tussen een *R. ridibunda*-wijfje en een *R. lessonae*-mannetje. Gedurende de daaropvolgende glaciaties zijn dan zowel de oorspronkelijke soorten als hun hybriden terug zuidwaarts gedrongen.

De oorspronkelijke hybridisaties zijn minstens een paar honderdduizend jaar oud. Dit kan men afleiden uit het huidige verspreidingsgebied van de bastaarden. Nu nog altijd vinden we *ridibunda*-genoom onder de vorm van een hybride in Sicilië, dit niettegenstaande dat *R. ridibunda* in Sicilië en trouwens ook op het gehele Italiaanse schiereiland niet voorkomt. De laatste periode dat Sicilië met het vasteland was verbonden, dateert uit het einde van de Riss II-glaciatie, zo'n 200.000 tot 250.000 jaar geleden. Aanwezigheid van *ridibunda*-genoom onder vorm van *R. hispanica* ("southern hybrid") over het gehele Italiaanse schiereiland, onder vorm van *R. grafi* in het noorden van Iberië en mediterraan Frankrijk en onder vorm van *R. esculenta* over grote delen van Frankrijk, in Zwitserland en ook in België, Luxemburg en Nederland, allemaal gebieden waar *R. ridibunda* niet voorkomt (met uitzondering van het noorden van Nederland en die plaatsen waar hij door de mens is geïntroduceerd), wijst erop dat we hier te doen hebben met een bijzondere voortplantingsbiologie.

Zoals typisch voor alle hybriden bevat de *esculenta*-bastaard chromosomen van beide oudersoorten, nl. het *lessonae*-genoom (L) en het *ridibunda*-genoom (R). Bij de vorming van de gameten, bv. tijdens de ontwikkeling van de zygote, wordt doorgaans het *lessonae*-genoom geïnactiveerd en geëlimineerd en dit nog voor de meiose (fig. 30) (Graf et al. 1977; Uzzell et al. 1980; Heppich et al. 1982; Berger

1988b) of kort na de aanvang ervan (Tunner & Heppich-Tunner 1991). De eliminatie van het *lessonae*-genoom grijpt vooral plaats in gebieden waar *R. lessonae* en *R. esculenta* syntoop (l-e-populaties) voorkomen en dat is over het grootste deel van hun areaal. Hoe de eliminatie van het genoom van een van de oorspronkelijke ouderparen gebeurt, is bij de groene kikkers nog altijd niet exact bekend. Dit chromosoom-mechanisme is wel bekend bij de uniseksuele jonkvrouwvandkarpertjes *P. monacha-lucida*. Bij de vorming van de eicellen zouden tijdens de mitose enkel de maternale *monacha*-chromosomen in de nieuwe celkern opgenomen worden. De paternale chromosomen daarentegen blijven door een chemische incompatibiliteit met het oöplasma verspreid in dit oöplasma om er vervolgens geresorbeerd of uit de eicel gestoten te worden (Cimino 1972).

Het is weinig waarschijnlijk dat dit proces zich ook bij de groene kikkers voordoet. De premeiose-inactivatie en eliminatie van het *lessonae*-genoom zou eerder te wijten zijn aan een moleculair proces dat onder genoomcontrole staat van allelen op het *ridibunda*-chromosoom. De eliminatie van het genoom heeft vermoedelijk plaats tijdens de mitose, als gevolg van een enzymatische degradatie van chromatine die vervolgens uitgestoten wordt via kernlichaampjes ("nucleus-like bodies") die zich van de kern afsplitsen en het geëlimineerd genoom bevatten (Ogielska & Wagner 1993; Ogielska 1994b).

Het hybridogenetisch proces dat leidt tot de eliminatie van het genoom van een van de oudersoorten veroorzaakt een vertraagde gametogenese bij de *esculenta*-hybride, met drastische veranderingen in de ovaria en eliminatie van heel wat gameten. Bij de oudersoorten *R. ridibunda* en *R. lessonae* heeft de ontwikkeling en differentiatie van de gonaden reeds plaats in volle larvale ontwikkeling en is een eerste ontwikkeling van oögonia reeds beëindigd bij de metamorfose (Ogielska & Wagner 1990; Wagner & Ogielska 1990). Bij de hybride daarentegen zijn de ovaria dan duidelijk onderontwikkeld en verloopt de vitellogenese zodanig vertraagd dat zelfs tot in het subadulte stadium, dus na de tweede hibernatieperiode, de vorming van oögonia plaatsgrijpt (Ogielska & Wagner 1993; Wagner & Ogielska 1993). Kort na de eliminatie van het *lessonae*-genoom grijpt er een endomitose van het *ridibunda*-chromosoom plaats (Berger 1988b). In een bepaald ontwikkelingsstadium tijdens de gametogenese zijn er dus diploïde gameten met enkel *ridibunda*-chromosomen aanwezig. In deze diploïde *ridibunda*-oöcyten vindt dan kort na dien de meiose plaats, die aanleiding geeft tot haploïde *ridibunda*-eicellen die vervolgens bevrucht worden met het zaad van homozygote *lessonae*-mannetjes om terug diploïde *esculenta*-hybriden te geven (fig. 30). Aldus ontstaan er in feite tel-

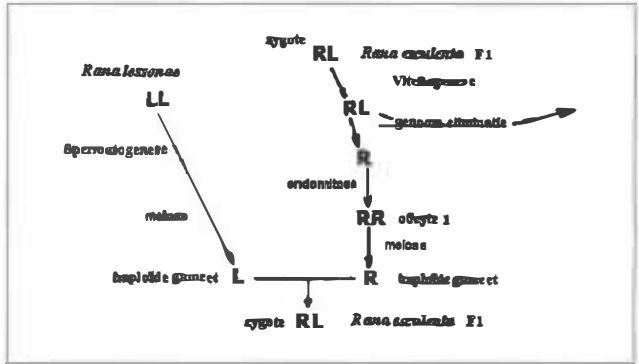


Fig. 30. Gametogenese bij diploïde hybridogenetische bastaarden van het *Rana esculenta*-fenotype in het l-e-systeem. R = *ridibunda*-genoom, L = *lessonae*-genoom (Naar Berger 1988b)

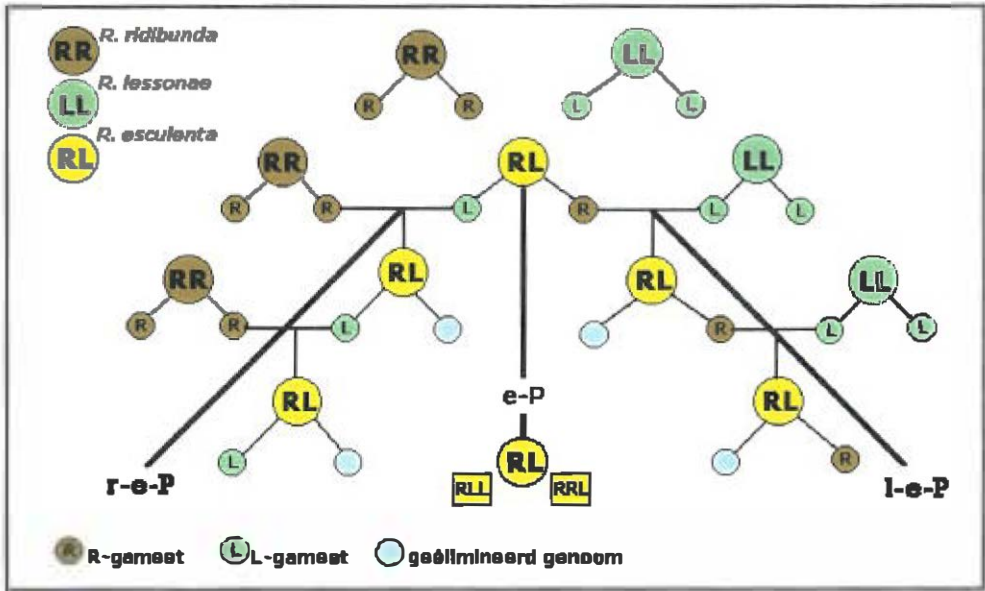


Fig. 31. Voornaamste hybridogenetische voortplantingsystemen bij de Europese groene kikkers.  
 r-e-P ridibunda-esculenta-populaties l-e-P lessonae-esculenta-populaties  
 e-P zuivere esculenta-populaties RLL en RRL zijn triploïde vormen. (Naar Berger 1988b)

kens hybriden van het eerstegeneratietype (F1). Dit is de zogenaamde "R"-hybridogenese (Polls-Pelaz 1994).

In andere gevallen ("poly-R"-hybridogenese) is er bij sommige gameten geen genomeliminatie (Günther 1990). Na endomitose van beide genomen grijpt de meiose plaats, wat resulteert in diploïde RL-gameten en waaruit dan bij de bevruchting met zaad van *lessonae*-mannetjes triploïde *esculenta*-vormen (RLL) ontstaan.

Kruisingen hebben aangetoond dat het geslacht bij de normale biologische soorten van het groenekikkercomplex bepaald wordt door een XX-XY-mechanisme waarbij, net zoals bij de mens, de wijfjes homogameet (XX) en de mannetjes heterogameet (XY) zijn (Berger *et al.* 1988). Aangezien het van generatie naar generatie klonaal doorgegeven *ridibunda*-genoom oorspronkelijk afkomstig is van een wijfje *R. ridibunda* wordt het geslacht bij *R. esculenta* doorgaans bepaald door het *lessonae*-genoom.

Beide geslachten van *R. esculenta* elimineren dus een genoom van een van de oudersoorten en produceren meestal haploïde gameten met een niet-gerecombineerd genoom van de tweede oudersoort. Het eigenaardige aan het hybridogenetisch voortplantingsproces van het groenekikkercomplex is het feit dat de vorming van de klonale gameten bij *R. esculenta* geografisch varieert (fig. 31).

In gebieden waar *R. esculenta* sympatrisch voorkomt met *R. lessonae* (België, het grootste deel van Nederland, Frankrijk en grote gebieden in Centraal-Europa) is dit voortplantingsproces zeer stabiel wat de vorming der gameten betreft en wordt doorgaans het *lessonae*-genoom geëlimineerd en het *ridibunda*-genoom



doorgegeven. In noordelijke en meer oostelijke gebieden van het areaal, waar *R. esculenta* sympatrisch leeft met *R. ridibunda* (r-e-systeem), geven *R. esculenta*-individuen vooral het *lessonae*-genoom ("anti-R"-hybridogenese) door, maar vrij frequent ook het *ridibunda*-genoom, en dit in een ratio van ongeveer 3:1 (Uzzell *et al.* 1977). In sommige populaties van het r-e-systeem is de situatie nog meer complex en geven sommige diploïde mannetjes het *lessonae*-genoom door, andere het *ridibunda*-genoom en nog andere afwisselend een van beide genomen. Kikkers die afwisselend gameten met R- of L-genoom doorgeven hebben een "R"+"anti-R"-hybridogenese (Polls-Pelaz 1994).

Het klonaal doorgeven van genomen blijkt gefixeerd te zijn in de meeste populaties. Wanneer *R. esculenta*-mannetjes uit het r-e-systeem gekruist worden met *R. lessonae*-wijfjes, dan zijn de nakomelingen meestal mannetjes van het *lessonae*-fenotype maar daarnaast geven dergelijke kruisingen ook wijfjes van het *esculenta*-fenotype (ratio 3:1) (Hotz *et al.* 1985).

## 4 Populatiestructuur en populatiegenetica van het groenekikkercomplex

In Europa kan dus *R. esculenta* syntoop voorkomen met *R. lessonae*, met *R. ridibunda* of met beide. Deze drie soorten vormen samen het belangrijkste groenekikkercomplex.

Volgens de samenstelling van de verschillende genotypes in dit complex onderscheidt men tot op heden volgende populatiesystemen (Günther 1975, 1983, 1990; Plötner & Grunwald 1991; Gubányi 1992; Fog 1994; Kotlik & Šilová 1994; Rybacki 1994a, b; Zavadil 1994):

- zuivere *esculenta*-populaties (e-P);
- *esculenta-lessonae*-populaties (e-l-P) of *lessonae-esculenta*-populaties (l-e-P) waarbij respectievelijk het *esculenta*-aantal of het *lessonae*-aantal overheeft. In alle populaties waar *R. lessonae* en *R. esculenta* voorkomen, zijn voor beide soorten steeds mannetjes en wijfjes aanwezig, weliswaar in soms sterk afwijkende seksratio's bij de *esculenta*-hybriden. Het komt soms voor dat van de hybride vorm enkel wijfjes aanwezig zijn;
- *ridibunda-lessonae-esculenta*-mengpopulaties (r-l-e-P). In deze populaties grijpen regelmatig primaire hybridisaties plaats tussen *R. ridibunda*-wijfjes en *R. lessonae*-mannetjes, die dan het ontstaan geven aan nieuwe *R. esculenta*-nakomelingen;
- *lessonae-esculenta*-mannetjes-populaties (l-eM-P), waarbij het *lessonae*-aantal dominant is en waar van *esculenta* enkel mannetjes aanwezig zijn;
- *esculenta-ridibunda*-populaties (e-r-P) of *ridibunda-esculenta*-populaties (r-e-P), waarbij respectievelijk het *esculenta*-aantal of het *ridibunda*-aantal overheeft en zowel *esculenta*-mannetjes als -wijfjes aanwezig zijn, maar met soms sterk in het voordeel van de wijfjes afwijkende seksratio's bij de hybriden;
- *ridibunda-esculenta*-mannetjes-populaties (r-eM-P), waarbij het *ridibunda*-aantal overheeft en waar van *esculenta* enkel mannetjes aanwezig zijn.

## 4.1 *Lessonae-esculenta*-populaties (l-e-P) en *esculenta-lessonae*-populaties (e-l-P)

Deze mengpopulaties zijn in Centraal-Europa en in sommige streken van West-Europa vrij algemeen (Berger 1966, 1988b; Blankenhorn 1973; Günther 1974, 1983, 1990; Turner & Dubrowski 1976; Gubányi 1992; Cogălniceanu & Călin 1993; Gubányi & Creemers 1994; Gasc *et. al.* 1997; Zahn 1997). In het uiterste westen van Europa komen ze heel wat minder voor (Günther 1974). In ons land komen l-e-P vooral voor in de vennen van de heidegebieden in de Kempen, in de Hoge Venen, in Lotharingen en in de valleigebieden van enkele rivieren, zoals de Semois (Burny & Parent 1985). In Oost- en West-Vlaanderen zijn ze zeldzaam en beperkt tot mesotrofe waterpartijen in heiderelicten, zoals bv. Bulskampveld en Vloethenveld in de omgeving van Brugge. Ook rond Damme zijn e-l-p bekend. De meeste individuen van *R. esculenta* zijn diploïd (2n) en produceren haploïde gameten waarbij het *lessonae*-genoom wordt geëlimineerd en het *ridibunda*-genoom klonaal doorgegeven. Daardoor komen uit de meeste paringen dan ook *esculenta*-fenotypen voort die dezelfde geno- en fenokenmerken hebben als de "oer"-F1-kruising tussen *R. ridibunda* en *R. lessonae*. De meest succesvolle paringen grijpen plaats tussen *R. lessonae*-mannetjes en *R. esculenta*-wijfjes (Günther *et al.* 1979). Soms worden ook niet-gereduceerde, diploïde gameten geproduceerd of zelfs gameten met het *lessonae*-genoom, zodat allerlei combinaties van diploïde en triploïde individuen kunnen ontstaan (tabel 1).

mannetje	partner	wijfje	mannetje	partner	wijfje	mannetje	partner
<i>lessonae</i>	L	X	<i>lessonae</i>	L	<i>lessonae</i>	LL	
<i>lessonae</i>	L	X	<i>esculenta</i> 2n	R LR L	<i>esculenta</i> <i>esculenta</i> 3n <i>lessonae</i>	LR LLR LL	*
<i>lessonae</i>	L	X	<i>esculenta</i> 3n, LLR	L LR	<i>lessonae</i> <i>esculenta</i>	LL LLR	*
<i>lessonae</i>	L	X	<i>esculenta</i> 3n, LRR	R LR	<i>esculenta</i> 2n <i>esculenta</i> 3n	LR LLR	*
<i>esculenta</i> 2n	R LR L	X	<i>esculenta</i> 2n	R LR L	<i>ridibunda</i> <i>esculenta</i> 3n <i>esculenta</i> 3n <i>lessonae</i>	RR LRR LLR LL	**
<i>esculenta</i> 2n	R LR L	X	<i>esculenta</i> 3n, LLR	L LR	<i>esculenta</i> 2n <i>esculenta</i> 3n <i>lessonae</i>	LR LLR LL	**
<i>esculenta</i> 2n	R LR L	X	<i>esculenta</i> 3n, LRR	R LR	<i>ridibunda</i> <i>esculenta</i> 3n <i>esculenta</i> 3n	RR LRR LLR	**
<i>esculenta</i> 3n, LLR	L LR	X	<i>esculenta</i> 3n, LLR	L LR	<i>lessonae</i> <i>esculenta</i> 3n	LL LLR	
<i>esculenta</i> 3n, LLR	L LR	X	<i>esculenta</i> 3n, LRR	R LR	<i>esculenta</i> 2n <i>esculenta</i> 3n <i>esculenta</i> 3n	LR LLR LRR	

Tabel 1. Enkele mogelijke combinaties bij paringen in "esculenta-lessonae"-populaties in West-Europa.

\* Paringen in omgekeerde geslachtsverhouding geven doorgaans dezelfde fenotype- en genotypes, maar zijn in de natuur minder gewoon wegens het verschil in grootte (mannetjes > wijfjes) en de voorkeur van de mannetjes om te paren met grote wijfjes.

\*\* Paringen "esculenta" x "esculenta" waarbij beide partners het R-genoom klonaal doorgeven, hebben meestal geen levensvatbare nakomelingen.

Tetraploïde genotypes komen niet voor.

(Naar Günther 1990)

In l-e-populaties is de poelkikker normaal vertegenwoordigd in beide geslachten en dit geldt ook meestal voor de groene kikker. Omwille van het geslachtsbepalend XX-XY-mechanisme is een seksratio van 1:1 te verwachten, zowel bij de normale Mendeliaanse soort als de *esculenta*-hybride. In de praktijk vindt men echter bij laatstgenoemde enkel een nagenoeg normale geslachtsverdeling bij individuen die voortspuiten uit paringen tussen *R. lessonae*-mannetjes en *R. esculenta*-wijfjes, wat wel doorgaans de regel is.

Maar paringen in omgekeerde zin, tussen *R. esculenta*-mannetjes en *R. lessonae*-wijfjes, zijn ook mogelijk en blijken in sommige populaties soms meer voor te komen dan aanvankelijk werd gedacht (Spolsky & Uzzell 1984, 1986; Monnerot *et al.* 1985). Hieruit blijkt dat de *esculenta*-mannetjes ook nog een zekere rol vervullen in het voortplantingssysteem van de l-e-P. Vermits de *esculenta*-mannetjes dan meestal het homogameet (XX) *ridibunda*-genoom doorgeven, zijn alle nakomelingen uit deze copulaties wijfjes. Dit veel minder voorkomend paringsfenomeen is er dan mogelijk ook de oorzaak van dat in veel populaties in West- en Centraal-Europa de normaal te verwachten seksratio bij de hybride lichtjes is scheefgegroeid in het voordeel van de wijfjes (Berger *et al.* 1988).

In sommige Europese l-e-P is de seksratio echter zeer sterk scheefgegroeid. De hybride wijfjes maken in deze populaties soms tot 95 % van het aantal aanwezige groene kikkers uit! Toch blijken die individuen alle te zijn ontstaan uit copulaties van *lessonae*-mannetjes met *esculenta*-wijfjes. Die heel scheve seksratio bij de hybride vindt men in veel groenekikkerpopulaties van de Pannonische laagvlakte en in sommige regio's van het Massief van Bohemen. Hij manifesteert zich trouwens niet enkel in l-e-P maar ook bij de r-e-P en r-l-e-P uit Hongarije (Gubányi 1992). Deze situatie is het gevolg van het feit dat het *ridibunda*-genoom bij de hybriden uit de Pannonische Laagvlakte zou verschillen van dat van de hybriden uit Centraal-Europa. Bij de hybriden is immers, zoals eerder vermeld, het X-chromosoom doorgaans aanwezig op het *ridibunda*-genoom, het Y-chromosoom op het *lessonae*-genoom. De uiteindelijke kenmerken en dus ook de bepaling van het geslacht komen tot uiting na recombinatie van beide genomen. Het ontbreken van mannetjes in die regio zou te wijten zijn aan genen in dat *ridibunda*-genoom die geen link vormen met het Y-chromosoom. Hierdoor zouden zowel XX- als XY-genotypen van *R. esculenta* wijfjes zijn (Berger *et al.* 1988). Andere onderzoekers wijten dit fenomeen aan het heterogameet (XY) zijn van de wijfjes (Tunner 1974), een hypothese die nooit kon bevestigd worden. Volgens Pieau (1987) zou de temperatuur het geslacht kunnen bepalen bij de diploïde hybriden van *R. esculenta*. In meer noordelijke streken, zoals bv. de Baltische staat Litouwen, zijn er populaties met een omgekeerde situatie en zijn de *R. esculenta*-mannetjes sterk in de meerderheid (Borkin *et al.* 1986).

In alle mengpopulaties van *R. lessonae* en *R. esculenta* blijken nakomelingen ontstaan uit paringen van diploïde individuen van *R. esculenta*, waarbij beide partners het *ridibunda*-genoom doorgeven, weinig levensvatbaar te zijn. De *R. ridibunda*-nakomelingen die hieruit ontstaan, halen zelden het einde van de eerste winterperiode (Günther *et al.* 1979). Het doorgeven van 2 identieke, klonale game-

ten waarin toevallig ontstane letale genen geaccumuleerd zijn, zou de oorzaak zijn van het vroegtijdig afsterven van de kiemen en larven (Günther 1990).

## 4.2 *Esculenta-ridibunda*-populaties (e-r-P)

In tegenstelling tot de meeste regio's van West-Europa waar *R. ridibunda* in de natuur niet voorkomt – op de lokaties na waar hij door de mens is geïntroduceerd – behoort Centraal-, Oost- en Zuid-Europa tot zijn natuurlijk verspreidingsgebied. Zijn areaal is er wel sterk gefragmenteerd en vormt enkel in meer oostelijke regio's, zoals Polen, Oekraïne, Wit-Rusland en in de Balkan, een meer aaneengesloten geheel. In het deel van zijn areaal dat nog onder invloed staat van het Atlantische klimaat blijkt de biotoopkeuze van *R. ridibunda* vrij selectief te zijn, in tegenstelling tot zijn verwante soorten uit zijn kernareaal in Zuid-Oost-Europa, die een meer plastische ecologische niche bezitten (Plötner en Grunwald 1991). In Centraal-Europa bezet de meerkikker voornamelijk grotere waterhabitats (Turner & Dobrowsky 1976). In Nederland is hij voornamelijk vertegenwoordigd in het groteplassengebied van Friesland (Wijnands 1977).

In die waterpartijen vormt *R. ridibunda* dan mengpopulaties met de hybride *R. esculenta* omdat laatstgenoemde een vrij gevarieerde habitatkeuze heeft en zowel in grote als kleine waterpartijen voorkomt. Dergelijke mengpopulaties zijn o.m. bekend uit het gebied van de Oder en uit sommige streken van Denemarken, Polen, de vroegere DDR en Roemenië (Gunther 1990; Cogălniceanu & Călin 1993; Rybacki 1994a, b).

In deze e-r-P is de populatiegenetica terug vrij complex, zoals bij het e-l-P-systeem. *R. esculenta* is hier in beide geslachten aanwezig en eveneens in 2 ploëdie-toestanden. Net zoals in de e-l-P of l-e-P heeft men ook hier weer verschillende paringscombinaties. De diploïde en triploïde wijfjes produceren gameten met L (soms R)-genoom of niet-gereduceerde gameten met LR-genoom. *Ridibunda*-fenotypen worden in deze populaties niet enkel geboren uit kruisingen van *ridibunda* met *ridibunda*, maar ook uit kruisingen van *esculenta* met *ridibunda* en waarschijnlijk ook uit kruisingen van *esculenta* met *esculenta*, alhoewel nakomelingen uit laatstgenoemde kruising weinig of geen overlevingskans hebben.

Er blijken ook verschillen te zijn in de samenstelling van de *esculenta-ridibunda*-populaties. Op het eiland Bornholm in Denemarken en op het eiland Wolin in het noordwesten van Polen zijn bij *R. ridibunda* de wijfjes steeds zeer sterk in de meerderheid en sommige e-r-P bevatten zelfs enkel *ridibunda* wijfjes (Rybacki 1994a, b), in tegenstelling tot vele populaties uit Centraal-Europa waar *R. ridibunda* in beide geslachten is vertegenwoordigd.

## 4.3 *Ridibunda-esculenta*-mannelijkespopulaties (r-eM-P)

In sommige *esculenta-ridibunda*-populaties is *R. esculenta* overwegend vertegenwoordigd door diploïde mannetjes en slechts voor een klein percentage door triploïde LRR-mannelijkes. Deze populaties vormen dan de zogenaamde *ridibunda*-

*esculenta*-mannetjes-populaties (r-eM-P) (Günther 1990; Plötner & Grunwald 1991; Plötner *et al.* 1994; Rybacki 1994a, b). Deze mannetjes produceren gameten met ofwel *lessonae*-genoom of genoom van beide oudersoorten, ofwel *ridibunda*-genoom.

Uit paringen van *R. esculenta*-mannetjes waarvan de gameten *lessonae*-genoom bevatten, ontstaan steeds weer *R. esculenta*-mannetjes. Uit paringen van mannetjes die in hun gameten enkel het *ridibunda*-genoom doorgeven, worden *R. ridibunda*-wijfjes verwekt (Uzzell *et al.* 1977; Günther *et al.* 1979; Günther 1990). Of anders samengevat: *R. esculenta* geeft het *lessonae*-genoom door naar zijn *esculenta*-zonen en het *ridibunda*-genoom naar zijn *ridibunda*-dochters!

In Hongarije, in de streek tussen het Neusiedler-Meer en de Donau, heeft men r-eM-P ontdekt waarvan de *esculenta*-mannetjes triploïd (LLR) zijn. Slechts een klein percentage van hun spermatozoa is diploïd met LR-genoom, na eliminatie van een *lessonae*-chromosoomset. Maar bij het merendeel van de spermatozoa wordt het *ridibunda*-genoom geëlimineerd en bevatten de zaadcellen 2 *lessonae*-genomen (LL), dus met een sterk mannelijk bepalende factor (Tunner & Heppich-Tunner 1992a, b; Brychta & Tunner 1994). Dit is toch wel een vrij afwijkend gametenpatroon. De meeste nakomelingen uit experimentele kruisingen van deze triploïde *esculenta*-mannetjes met *ridibunda*-wijfjes en diploïde *esculenta*-wijfjes blijken een zeer lage vitaliteit te hebben. Deze populaties zijn gesitueerd tussen l-e-populaties waarvan het overgrote deel van de *esculenta*-individuen wijfjes zijn en slechts een 3 % mannetjes. De meeste van de *esculenta*-mannetjes uit die l-e-P produceren haploïde *ridibunda*-gameten, maar uitzonderlijk blijken hierin ook mannetjes voor te komen die diploïde *lessonae*-gameten vormen (Tunner & Heppich-Tunner 1992b)! Het is mogelijk dat de oorsprong van zo'n eerste LLR-mannetje in de r-eM-populaties resulteerde uit een kruising van een *R. esculenta*-mannetje met een afwijkend gametenpatroon met een diploïd *esculenta*-wijfje dat het *ridibunda*-genoom doorgeeft of met een *ridibunda*-wijfje.

Het bijzondere in deze populaties is het feit dat de triploïde *esculenta*-individuen (LLR) zowel in grootte als uiterlijk zeer sterk gelijken op *R. ridibunda*-fenotypen en dit ondanks het bezit van 2 *lessonae*-genomen. Ook bepaalde gedragingen, zoals overwintering in het water, een vroegere voortplantingsperiode en habitatpreferentie, hebben ze gemeen met de syntoop levende *R. ridibunda*. Dit is wel een heel eigenaardig fenomeen. Met het bezit van 2 *lessonae*-genomen en volgens het principe van het eenvoudig doseringseffect zou men immers verwachten dat ze in hun kenmerken meer zouden aanleunen bij *R. lessonae*. Anderzijds blijken sommige kenmerken, zoals de verhouding van de lengte van de metatarsusknobbel tot de kopromplengte en bepaalde inwendige eigenschappen, dan weer aan te leunen bij *R. lessonae*, wat er op wijst dat er mogelijk enkel onderdrukking van bepaalde genen is en niet van het gehele *lessonae*-genoom bij de triploïden (Turner 1994, 2000).

Het is de uitschakeling van de genetische informatie van sommige genen in het *lessonae*-genoom die hier van belang blijkt te zijn, waardoor de dissimilariteit tussen de triploïden en de oudersoort *R. ridibunda* verminderd wordt. De triploïde *esculenta*-mannetjes zijn immers in hun voortbestaan afhankelijk van de meerkijkers waarmee ze samenleven. Indien ze in habitus en bepaalde morfokenmerken

meer gelijkenis zouden hebben met de veel kleinere *R. lessonae* zouden ze niet competitief kunnen zijn met de syntoop levende mannetjes van *R. ridibunda*. Volgens Turner (2000) is vermoedelijk "genoominprenting" verantwoordelijk voor dit toch wel ongewoon overervingspatroon. Dit genetisch mechanisme, dat modificaties van het kern-DNA in de cel teweegbrengt met fenotypische veranderingen voor gevolg, is een niet ongewoon biologisch fenomeen, dat reeds in het meiosestadium van de gameetvorming zou ingrijpen (Hall 1990).

#### 4.4 Zuivere *esculenta*-populaties (eP)

Op veel plaatsen in Europa, o.m. in Denemarken, Duitsland, Polen en Zweden, komen groenekikkerpopulaties voor waarin enkel de hybride *R. esculenta* vertegenwoordigd is (Günther 1974, 1975, 1983, 1990; Turner & Dobrowsky 1976; Uzzell *et al.* 1977; Eikhorst 1981; Berger 1988c; Plötner & Grunwald 1991; Plötner & Klinkardt 1992; Fog 1994; Rybacki 1994c). Ook in ons land bestaan er veel zuivere *esculenta*-populaties. Deze populaties nemen wel een bijzondere positie in. Volgens de stelregels van het hybridogenetisch systeem zou men immers verwachten dat individuen uit populaties waarin enkel de hybride voorkomt weinig levensvatbaar zijn, vermits ze overwegend niet-gerecombineerde *ridibunda*-chromosomensets overerven, die steeds klonaal doorgegeven worden en waarin toevallig ontstane slechte genen zijn geaccumuleerd. Zuivere *esculenta*-populaties beschikken m.a.w. niet over een reserve-"recombinant genoom" onder vorm van *R. lessonae*- of *R. ridibunda*-individuen.

Het sterk verminderd voortplantingspotentieel in eP wordt echter enigszins getemperd door het veelvuldig voorkomen van triploïde dieren, die ontstaan zijn uit paringen van kikkers die respectievelijk niet-gereduceerde diploïde gameten en haploïde gameten produceren (fig 31). Het vormen van diploïde gameten is een strategie om deze populaties tegen uitsterven te behoeden, daar er anders weinig of geen mogelijkheid is tot recombinatie met het *lessonae*-genoom. De door triploïden geproduceerde gameten bieden wel de mogelijkheid tot recombinatie-processen in het *lessonae*- (bij LLR-typen) of *ridibunda*-genoom (bij LRR-typen). Deze triploïde individuen zouden in sommige populaties zelfs 60 tot 83 % van het totaal aantal kikkers uitmaken (Eikhorst 1981; Plötner & Klinkardt 1992; Fog 1994; Rybacki 1994a, d, f)! In de *esculenta*-populaties bezitten veel kikkers 2 chromosomensets van *lessonae* en een van *ridibunda*.

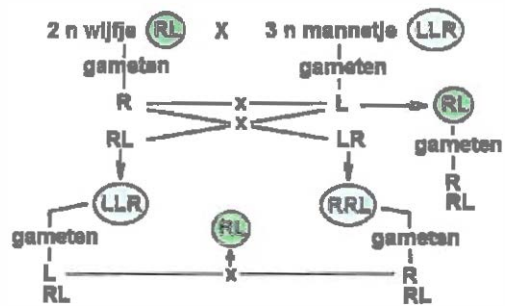


Fig. 32. Populatiestructuur en meest succesvolle bevruchtelingen in zuivere *esculenta*-populaties (eP). Fenotypen: 2n en 3n, gameten: L, R en LR. Theoretisch verwachte genotypen: LR, LL, RR, LLR en RRL. In de praktijk aanwezige genotypen: LR, LLR en RRL. Geminieerde genotypen: LL en RR. (Naar Günther 1990)

Deze triploïde LLR-vormen zijn in klein aantal ook aanwezig in *lessonae-esculenta*-populaties. Maar in *esculenta*-populaties zijn deze triploïden soms zo sterk vertegewoordigd dat ze vermoedelijk een seksratio voor gevolg hebben die sterk overhelt naar de mannetjes. Zo zijn er in Polen populaties bekend die voor niet minder dan 3/4 uit mannetjes bestaan (Ogielska *et al.* 1994). Daarnaast komen in de *esculenta*-populaties ook diploïde LR-vormen voor en individuen die fenotypisch op *R. ridibunda* gelijken (triploïde LRR-vormen). De geproduceerde gameten in deze populaties zijn dus haploïd met enkel *ridibunda*- of *lessonae*-genoom of diploïd met aanwezigheid van beide genomen. Ook zijn wijfjes bekend die diploïde eieren produceren met 2 *ridibunda*- of 2 *lessonae*-genomen. Deze eieren ontwikkelen zich uit tetraploïde oöcyten met 4 *ridibunda*- of 4 *lessonae*-genomen, waaruit respectievelijk het *lessonae*- of *ridibunda*-genoom werd geëlimineerd en waarin vervolgens 2 endomitosen (in plaats van 1) van het *ridibunda*- of *lessonae*-genoom hebben plaats gehad (Berger *et al.* 1986). Gameten met 2 *ridibunda*- of 2 *lessonae*-genomen spelen waarschijnlijk weinig of geen rol in genetische evoluties van populaties, daar de hieruit ontstane triploïden weinig of niet levensvatbaar zouden zijn (Berger 1988c).

Diploïde (RL) wijfjes (gameet R, soms LR) en triploïde (LLR) mannetjes (gameet L, soms LR) blijken in de meeste *esculenta*-populaties sterk in de meerderheid. Het zijn laatstgenoemde mannetjes die in feite de rol van de ontbrekende *R. lessonae* overnemen, door het produceren van gameten met het L-genoom (Berger 1988c). Copulaties tussen deze beide vormen geven het *esculenta*-type en vormen die fenotypisch iets meer aanleunen bij *R. lessonae* (fig. 32). Deze bezitten een grote vitaliteit en hebben dus de hoogste overlevingskans (Günther *et al.* 1979; Berger & Günther 1988; Günther 1990). Triploïde dieren produceren, afhankelijk van hun genotype (LLR of LRR), op hun beurt haploïde (L of R) gameten en niet-gereduceerde diploïde (LR) gameten. Uit bevruchtingen van 2 haploïde gameten wordt opnieuw een diploïd individu geboren. Tetraploïde individuen komen niet voor. Experimenteel heeft men bovendien kunnen aantonen dat er een sterke competitie is tussen spermatozoa met *lessonae*-genoom en spermatozoa met *ridibunda*-genoom. L-spermatozoa hebben een lager gehalte aan DNA dan R-spermatozoa, waardoor ze lichter en meer beweeglijk zijn en dus meer eieren gaan bevruchten (Berger & Rybacki 1994). In de praktijk betekent dit dat *esculenta*-mannetjes die L-spermatozoa produceren de meeste nakomelingen verwekken.

Echter niet alle *esculenta*-populaties bezitten dezelfde populatiegenetica en in sommige streken komen populaties voor die, naast diploïde RL-individuen, veel meer triploïde RRL- dan LLR-individuen bevatten. Hierdoor vergroot opnieuw de kans dat gameten die enkel *ridibunda*-genoom bevatten elkaar bevruchten, daar triploïde RRL-individuen in de regel het R-genoom doorgeven: een situatie die terug zou leiden naar individuen met een geringe levensverwachting. In de praktijk blijkt trouwens dat in deze populaties veel individuen niet tot metamorfose komen. Toch houden ook die *esculenta*-populaties stand, niet enkel door een sterk verhoogde productie van eieren, maar eveneens doordat diploïde individuen meer haploïde gameten gaan produceren met *lessonae*-genoom (Berger 1988c)!

Samengevat zijn er bij de verschillende populaties van het *Rana esculenta*-synklepton tot op heden 4 verschillende types van hybridogenese vastgesteld (Polls-Pelaz 1994) (de afwijkende types die geen rol spelen bij de evolutie van de populaties werden hier buiten beschouwing gelaten):

- de "R"-hybridogenese, waarbij eerst het *lessonae*-genoom wordt geëlimineerd, endomitose van de overgebleven *ridibunda*-chromosomen en vervolgens meiose plaatsgrijpt, waardoor haploïde gameten met *ridibunda*-genoom geproduceerd worden;
- de "anti-R"-hybridogenese, waarbij eerst het *ridibunda*-genoom wordt geëlimineerd, endomitose van de overgebleven *lessonae*-chromosomen en vervolgens meiose plaatsgrijpt, waardoor haploïde gameten met *lessonae*-genoom geproduceerd worden. In bepaalde populaties heeft er bij sommige kikkers geen meiose plaats en worden diploïde LL-gameten geproduceerd;
- de "poly-R"-hybridogenese, waarbij uit een deel van de gameten geen genoom wordt geëlimineerd, endomitose plaatsgrijpt zodat in een bepaald stadium van de gametogenese tetraploïde cellen aanwezig zijn, waardoor na de meiose dan diploïde gameten ontstaan;
- de "R"+"anti-R"-hybridogenese bij kikkers die afwisselend gameten met genoom van 1 van beide oudersoorten produceren en waarbij aanvankelijk het *ridibunda*- of *lessonae*-genoom wordt geëlimineerd.

## 5 Hybridogenetische voortplanting bij andere groene kikkers in Europa

Uit Italië, ten zuiden van de lijn Genua-Rimini, en ook uit Sicilië is een tweede hybride vorm bekend, namelijk *Rana hispanica*. Deze Italiaanse hybride kikker ("southern hybrid") is ontstaan uit een "oerparing" van *R. ridibunda* of *R. esculenta* (die zijn *ridibunda*-genoom heeft doorgegeven) met de Italiaanse zustersoort van onze groene kikker, *Rana bergeri*. Volgens sommigen zou *R. bergeri* echter conspecifiek zijn met *R. lessonae* en dan is uiteraard de Italiaanse hybride conspecifiek met *R. esculenta* (Berger *et al.* 1994). Moleculair onderzoek heeft anderzijds aangetoond dat de *R. bergeri* reeds een 12 miljoen jaar geleden van *R. lessonae* zou gedi-vergeerd zijn (Uzzell 1982).

Net zoals in West-Europa ontbreekt *R. ridibunda* in dit gedeelte van het Apennijns schiereiland, maar zijn genoom houdt zich hier reeds tienduizenden jaren stand door telkens te klonen in de gameten van de hybride. Het *bergeri*-genoom wordt telkens gerecombineerd.

In het noorden van Spanje en het zuiden van Frankrijk leeft de derde hybride vorm, nl. Grafs groene kikker (Graf *et al.* 1977). Aanvankelijk dacht men dat deze hybride ontstaan was uit een eertijds contact van *R. ridibunda* met de Iberische groene kikker (*R. perezi*) maar volgens een andere hypothese (Dubois 1982) zouden *R. perezi* en *R. esculenta* de oudersoorten zijn van Grafs groene kikker (fig. 29). In het zuiden van Frankrijk vormt *R. esculenta* mengpopulaties met *R. lessonae* en geeft eerstgenoemde overwegend *ridibunda*-chromosomen door in



zijn gameten. Dit klonaal doorgegeven genoom heeft dan in combinatie met het *perezi*-genoom aanleiding gegeven tot het ontstaan van de hybride. Deze hypothese is gebaseerd op het feit dat *R. ridibunda* in het verleden ontbrak in mediterrane Frankrijk. Alle huidige waarnemingen zijn van recent geïntroduceerde populaties.

Net voor de meiose wordt bij Grafs groene kikker het *perezi*-genoom geëlimineerd, zodat de gameten uitsluitend *ridibunda*-chromosomen bevatten. Om zich in stand te houden, paren ze met *R. perezi*, maar uiteraard zijn er ook paringen tussen de hybriden onderling. Deze laatste zouden geen levensvatbare dikkoppen leveren (Hotz *et al.* 1994), alhoewel in de omgeving van Montpellier zuivere populaties van Grafs kikker bekend zijn (Crochet, mond. med.). Mogelijk is deze hybride kikker ook in staat om zuivere populaties op te bouwen, die zijn samengesteld uit individuen die polyploïde gameten produceren, net zoals in het *R. esculenta*-systeem. Copulaties tussen de hybriden en *R. perezi* resulteren terug in het ontstaan van een nieuwe generatie hybriden.

Graf's groene kikker werd iets minder dan 20 jaar na zijn ontdekking taxonomisch gestabiliseerd (Crochet *et al.* 1995) onder de naam *Rana grafi*.

Omwille van hun bijzonder voortplantingssysteem worden alle hybriden van het groenekikkercomplex als hemiklonen beschouwd. Deze hemiklonen kenmerken zich door stabiele en homogene populaties in grote gebieden van Europa waar *R. ridibunda* tegenwoordig ontbreekt, maar waar wel zijn genoom aanwezig is onder vorm van de hemiklonen (fig. 33). Dit voortplantingssysteem is zeer oud en dateert vermoedelijk van voor de Riss-periode. De klonale gametogenese bij de hybriden wordt geïnduceerd door het *ridibunda*-genoom (Uzzell *et al.* 1980), maar enkel door genoom dat zijn oorsprong vond in Centraal-Europese populaties, waar *R. ridibunda* sympatrisch voorkomt met *R. lessonae*. *Ridibunda*-genoom uit meer zuidelijke regionen (het zuidwesten en zuiden van de Balkan, het zuidwesten van Rusland, de Donau-laagvlakten en Anatolië), waar geen sympatrie is met *R. lessonae* en waar eveneens *R. esculenta* ontbreekt, induceert geen hybridogenese (Hotz *et al.* 1985).

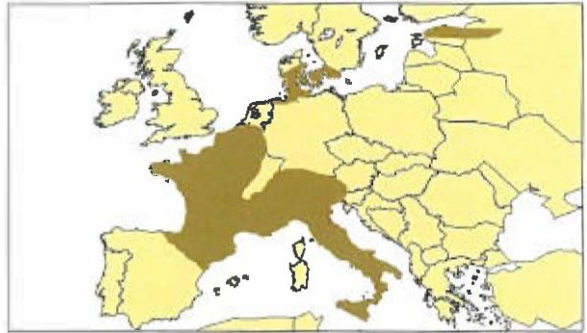


Fig. 33. Gebieden in Europa waar *R. ridibunda* oorspronkelijk ontbreekt, maar waar zijn genoom voorkomt onder vorm van de hemiklonen (*R. esculenta*, *R. grafi*, *R. hispanica*). (Naar Berger 1988b)

Merkwaardig is het feit dat de respectieve "goede soorten" van het hybridogenetisch complex genetisch vrij goed afgeschermd zijn tegenover een wederzijdse introgressie van allelen. Men zou immers kunnen verwachten dat de hybriden fungeren als een mogelijke overbrenger van *ridibunda*-allelen naar respectievelijk *R. lessonae*, *R. bergeri* en *R. perezi* of van *lessonae*-allelen naar *R. ridibunda* (Uzzell *et al.* 1980). Het hybridogenetisch proces blijkt echter zeer effectief te zijn. Door de

eliminatie van het genoom van de respectieve "goede soorten" bij de vorming van de gameten blijft recombinatie praktisch uitgesloten. Niettemin heeft moleculair onderzoek aangetoond dat er zich tussen *R. lessonae* en *R. ridibunda* toch een wederzijdse introgressie van allelen voordoet, al zij het meer van *lessonae* naar *ridibunda* (19.4 %) dan andersom (1.9 %) (Günther & Hähnel 1976). Deze recombinant-individuen zouden echter dikwijls misvormde gonaden bezitten (Tunner 1979)!

Naast de hybridogenetische voortplanting, die resulteert in het voortbestaan van hemiklonen, bestaan bij groene kikkers in Europa ook natuurlijke hybriden, die voortspruiten uit interspecifieke contacten van "meerkikkers *sensu lato*" met andere soorten groene kikkers (Hotz & Uzzell 1982; Tunner & Heppich 1982; Schneider *et al.* 1984). Deze soorten leven syntoop met de meerkikkers en geven klassieke hybriden met een sterk verminderde fertiliteit (Hotz & Uzzell 1983; Berger 1988b). We komen verder hierop terug bij de bespreking van de verschillende soorten groene kikkers.

## 6 De voortplantingsstrategie van de hybriden, een gevaar voor het voortbestaan van de Mendeliaanse soorten?

Een interessant aspect in dit toch wel merkwaardig voortplantingssysteem van de Europese groene kikker is het potentiële gevaar dat van zijn voortplantingsstrategie uitgaat voor het overleven van de syntoop levende oudersoorten. Indien bijvoorbeeld de hybriden dezelfde overlevingskansen en vruchtbaarheid hebben als de oudersoorten, dan zouden laatstgenoemde uiteindelijk uitsterven. Tijdens iedere voortplantingsperiode wordt immers een groot deel van hun voortplantingspotentieel doorgegeven naar de hybriden, waardoor de zorg om het voortbestaan van de eigen soort verwaarloosd wordt. Maar hierdoor komt het voortbestaan van de hybriden ook in het gedrang, daar ze zich handhaven door te parasiteren op het genoom van de oudersoorten. Aangezien dit in de praktijk niet het geval is, moeten natuurlijke regulatiemechanismen, zoals een verminderde vruchtbaarheid van de hybriden, hierbij een rol spelen (Berger 1970; Günther 1990). Talrijke kruisingsexperimenten (Günther 1973) hebben aangetoond dat de ontwikkelingskans van de eieren in legsels van het groenekikkercomplex het hoogst is bij intraspecifieke bevruchtingen: *ridibunda* x *ridibunda* en *lessonae* x *lessonae* (fig. 34).

De ontwikkelingskans van de eieren in legsels uit kruisingen tussen een hybride en 1

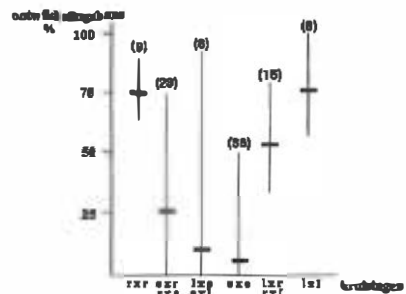


Fig. 34. Ontwikkelingskans (%) van legsels van groene kikkers bij intra- en interspecifieke bevruchtingen.

horizontale lijnen: mediaan; verticale lijnen: variatie; cijfers tussen haakjes: aantal kunstmatige bevruchtingen

R. *ridibunda*: r; R. *lessonae*: l; R. *esculenta*: e (Naar Günther 1973)

van de ouderparen is veel lager dan bij de intra- en interspecifieke kruisingen. De mortaliteit van zygoten die voortsputten uit paringen tussen de hybriden onderling is zelfs zeer hoog en bedraagt in sommige populaties zelfs 100%! Het afsterven van de zygoten begint reeds tijdens de eerste delingen en heeft als mogelijke oorzaken de niet-correcte eliminatie van het *lessonae*-genoom en de accumulatie van letale genen in het *ridibunda*-genoom (Ogielska 1994a).

Dat deze *R. esculenta*-populaties zich nog kunnen handhaven, is vermoedelijk te wijten aan de enorme voortplantingscapaciteit van de *esculenta*-wijfjes (Berger 1988c), maar niettemin wijst dit alles erop dat het hybridogenetisch voortplantingsproces een vrij zwak voortplantingspotentieel heeft.

De vaststelling dat in de meeste *esculenta-lessonae*-mengpopulaties de hybriden in aantal de biologische soort overtreffen, vindt meer dan waarschijnlijk zijn oorzaak in de seksuele aantrekkingskracht die de grotere *esculenta*-wijfjes uitoefenen op de mannetjes van *R. lessonae*. Om vermoedelijk analoge redenen zijn in *ridibunda-esculenta*-populaties de meerkikkers steeds in de meerderheid (Günther 1974). De grote *R. ridibunda*-wijfjes zijn seksueel niet enkel aantrekkelijk voor hun eigen mannetjes, maar ook voor de kleinere mannetjeshybriden.

## 7 Biologische pollutie: introductie van "vreemd" *ridibunda*-genoom, een gevaar voor de autochtone vormen zelf?

Uit figuur 34 zien we dat legsels ontstaan uit primaire kruisingen tussen de "goede soorten", *R. lessonae* en *R. ridibunda* uit Centraal-Europa, een relatief grote ontwikkelingskans hebben. De hieruit ontstane hybriden planten zich terug hybridogenetisch voort. Kruisingen daarentegen tussen *R. lessonae*- en *R. ridibunda*-individuen uit zuidelijke regionen van Europa leveren wel levensvatbare, maar steriele F1-hybriden op (Berger *et al.* 1994; Hotz *et al.* 1985; Bucci *et al.* 1990)!



Fig. 35a. Sedert enkele jaren worden in diverse tuincentra en dierenspeciaalzaken duizenden geïmporteerde groene kikkers verkocht.

Accidenteel of vrijwillig geïntroduceerde meerkikkers uit Zuid-Europa, de Levant en de Nijl-delta zouden dus in de toekomst problemen kunnen vormen voor het voortbestaan van de autochtone groene kikkers in West-Europa. Vooreerst is er niet enkel een ecologische interactie, zoals competitie en predatie, maar is er bovendien een genetische impact.

In al deze mediterrane gebieden, waar trouwens *R. lessonae* niet voorkomt, vormen de meerkikkers een genetisch heterogene groep, die meerdere taxa omvat (Plötner 1998; Plötner & Ohst 2001; Plötner *et al.* 2001), en werden er binnen deze

groep nieuwe soorten beschreven. Ieder jaar worden in ons land in diverse tuincentra en dierenspecialzaken en op markten relatief grote aantallen "Egyptische kikkers" (fig. 35a, b) aangeboden als vijverkikker (Jooris 2000; Kok 2001). Deze kikker is een zustersoort van *R. ridibunda* en werd vrij recent als een aparte soort beschreven (Schneider *et al.* 1992), aanvankelijk onder het binomen *R. balcanica*.

Later heeft men het taxon op basis van prioriteit herdoopt tot *R. bedriagae* (Dubois & Ohler 1994a). Deze Egyptische vertegenwoordiger van het groenekikkercomplex is bijzonder populair en wordt in heel veel tuinvijvers uitgezet. Men vergeet echter dat ze, net zoals veel andere groene kikkers, weinig honkvast zijn en vrij vlug migreren, waardoor natuurlijke waterbiotopen gekoloniseerd worden. Uit de eerste vaststellingen blijkt



Fig. 35b. In de handel aangeboden specimens van "Egyptische groene kikkers" (*R. bedriagae*).

eveneens dat ze zich vrij goed aanpassen aan ons Atlantisch klimaat. Reproductieve kolonies worden reeds in de natuur aangetroffen, o.a. in een waterspaarbekken te Chaumont-Gistoux en in een tuinvijver te Haasdonk.

Ook Zuid-Europese meerkikkers, waarvan de eieren en larven met waterplanten worden aangevoerd, worden onvrijwillig geïntroduceerd op veel plaatsen in ons land en vormen er nieuwe populaties. De kans is zeer reëel dat ze ook *R. lessonae*-en/of *R. esculenta*-populaties gaan koloniseren. Primaire hybridisaties tussen deze allochtone "*R. ridibunda sensu lato*" en *R. lessonae* zouden dan leiden tot steriele *R. esculenta*-vormen, die echter tijdens hun leven wel competitief kunnen zijn met de inheemse hybriden. Primaire hybridisatie met de inheemse hybriden geeft doorgaans meerkikkers, triploïde LRR- en, in veel mindere mate, diploïde LR-vormen van *R. esculenta*. De kans is groot dat ook bij deze vormen het hybridogenetisch voortplantingsproces niet meer geïnduceerd wordt. Met andere woorden, de inheemse hybriden worden door de allochtone groene kikkers niet enkel ecologisch beconcurrerd, maar op de koop toe genetisch weggeplukt! Bovendien is er, door introgressie van *lessonae*-genoom, eveneens pollutie van genetisch materiaal van de allochtone soorten (Turner 1978).

Om dezelfde reden worden eveneens de populaties van Grafs groene kikker bedreigd. Ook in het zuiden van Frankrijk werden de laatste decennia heel wat allochtone meerkikkers uitgezet, die nu syntoop leven met de *grafi-perezi*-populaties. Uit copulaties van allochtone meerkikker-mannetjes met wijfjes van Grafs groen kikker of omgekeerd worden individuen verwekt met een meerkikkerfenotype!

In het verleden heeft men al heel wat fouten gemaakt door het introduceren van allochtoon genetisch materiaal in bestaande inheemse populaties. Veelal gebeurde dit onbewust en te goeder trouw, omdat men geen rekening had gehouden met het bestaan van zogenaamde "verborgen soorten" die moeilijk of niet te onderscheiden waren van reeds bekende soorten. Dit was zeker het geval bij de soorten van het complex der groene kikkers.

Modern moleculair onderzoek heeft intussen aangetoond dat zelfs populaties binnen eenzelfde soort of ondersoort genetisch verschillen. Elke introductie van allochtone genen moet daarom ten allen prijze vermeden worden. Indien immers de geïntroduceerde dieren overleven en zich voortplanten, leidt dit tot een vernietiging van de typische karakteristieken van de populatie, waardoor ze haar eigen identiteit verliest (Dubois & Morère 1980).

## 8 Nomenclatuur van de hemiklonen van het groenekikkercomplex

In sommige werken (Frank & Ramus 1996; Frost 2002) worden hybridogenetische vormen aangeduid met het klassieke binomen (bv. *Rana esculenta*, *Ambystoma platineum*), m.a.w. als normale "biologische" soorten. Nochtans beantwoorden al deze vormen niet aan het "biologische soortconcept" (Mayr & Ashlock 1991).

Dubois & Günther (1982) en Dubois (1998) hebben daarom voorgesteld om in de wetenschappelijke naam van taxa met een afwijkende voortplanting afkortingen in te lassen tussen genus- en species-naam. Bij dieren met een parthenogenetische voortplanting zou dit de afkorting "kn" (= klonon) zijn, voor de hybridogenetische en gynogenetische taxa, de afkorting "kl". Deze afkorting staat voor "klepton" en betekent letterlijk "dief", wat slaat op stelen van genoom van een andere oudersoort. De afkortingen worden niet-cursief geplaatst tussen de genus- en species-naam (bv. *Rana kl. esculenta* Linnaeus 1758). Het complex der soorten van het hybridogenetisch voortplantingsproces noemt men synklepton. Toch is deze theorie niet helemaal juist. In zuivere *esculenta*-populaties bijvoorbeeld blijven de hybriden zich instandhouden zonder de aanwezigheid van de "goede" soort, door het produceren van diploïde gameten met genoom van beide oudersoorten. Daarom werd een aangepaste definitie van het begrip "klepton" voorgesteld, het Biologisch Klepton Concept (Polls-Pelaz 1994): een klepton is een systematisch evolutionaire categorie die populaties omvat met hybride genoom van gemeenschappelijke soorten, die zich voortplanten door hybridogenese en gynogenese. Kleptons moeten alle regels conform de zoölogische nomenclatuur volgen en, net als andere soorten, beschreven worden op basis van type-species (holotypen, syntypen, lectotypen, neotypen).

Wel dient opgemerkt te worden dat de voorgestelde afkortingen niet weerhouden zijn in de laatste editie van de "International Code of Zoological Nomenclature (Art. 5.3)". In deze monografie wordt de afkorting "kl" enkel gebruikt bij de opsomming van de soorten in het hoofdstuk nomenclatuur en in de titels bij de bespreking van de verschillende soorten groene kikkers.

# Levenscyclus van de groene kikkers

In vorig hoofdstuk werd de genetica van de voortplanting uitgebreid besproken. Dit hoofdstuk legt uit hoe zaadcel en eicel bij elkaar geraken om zo een nieuw individu te vormen, dat zelf een hele ontwikkeling doorloopt, om zich tot slot ook voort te planten en de levenscyclus rond te maken.

De levenscyclus van de Palearctische groene kikkers bestaat uit een aquatische en een terrestrische fase: ze beginnen hun leven in het water als larven, ondergaan een gedaanteverwisseling (metamorfose) en gaan aan land waar ze tot volwassen dieren uitgroeien.

De daaropvolgende voortplantingscyclus vangt dan opnieuw aan in het water: copulatie, bevruchting, afzetten en ontwikkeling van eieren en larven. Dit "dubbeleven", dat ook eigen is aan de meeste andere nu levende amfibieën, differentieert groene kikkers niet enkel van alle andere gewervelden, maar maakt hen ook meer kwetsbaar. Deze complexe levenscyclus vereist immers dat de levensvoorwaarden gunstig moeten zijn zowel in het water, waar ze hun eieren leggen en hun larven ontwikkelen, als op het land, waar ze op jacht gaan naar voedsel en migreren.

Op dit klassiek voortplantingspatroon, waarbij vrijzwemmende larven ontbreken en de volledige ontwikkeling tot kikker in het ei plaatsvindt, bestaat enkel een uitzondering bij tropische verwanten uit de families Pipidae, Leptodactylidae, Hylidae, Bufonidae, Ranidae, Rhacophoridae en Microhylidae (Duellmann 1992).

Bij de groene kikkers is de bevruchting uitwendig. Het mannetje stort zijn zaad over de eieren op het moment dat die door het wijfje afgezet worden. Er is dus geen direct contact tussen de beide partners (fig. 36).

Bij de amfibieën onderscheidt men 3 voortplantingspatronen: soorten waarvan de mannetjes een continue (in de tropen), een discontinue en een potentieel continue spermatogenese bezitten (in de gematigde streken). Onder spermatogenese verstaat men het proces dat leidt tot vorming van de zaadcellen. Dit proces vangt aan met de vorming van primaire spermatogonia (protogonia). Dit zijn weinig gedifferentieerde cellen aan de basis van het epitheel van de kleine bomvormige zakjes (ampullae) in de testes. Elk van de primaire spermatogonia is omgeven door een blaasje of follikel. Door deling van de primaire spermatogonia ontstaan nieuwe primaire spermatogonia of secundaire spermatogonia. Laatstgenoemde ontstaan wanneer de dochtercellen tezamen blijven en omgeven zijn door de oor-



Fig. 36. Oude tekening die de uitwendige bevruchting bij groene kikkers illustreert. (Uit Roessel von Rosenhof 1790)



Fig. 37. Roepkoor van groene kikkers (*R. esculenta*) in het Molsbroek te Lokeren (mei 2000).

spronkelijke follikelcellen. Nieuwe spermatogonia daarentegen ontstaan wanneer de dochtercellen gescheiden worden en elk omgeven worden door follikelcellen. Tijdens het verdere verloop van de spermatogenese zal het aantal secundaire spermatogonia toenemen. In deze spermatogonia heeft bij de *esculenta*-hybride de genomeliminatie en endomitose plaats. De secundaire spermatogonia nemen steeds in grootte toe en ontwikkelen zich vervolgens tot primaire spermatocyten. Tijdens de rijping van de primaire spermatocyt grijpen de eerste fasen van de reductiedeling (meiose) plaats. De primaire spermatocyten delen zich achtereenvolgens in secundaire spermatocyten en spermatiden. De aanvankelijk bolronde spermatiden worden langwerpig en transformeren tenslotte in spermatozoa.

De mannetjes van groene kikkers hebben een potentieel continue spermatogenese, in tegenstelling tot meer noordelijke soorten zoals bv. de bruine kikker (*Rana temporaria*), die een discontinu type heeft en waarbij de vorming van de zaadcellen beperkt is vanaf het midden van de lente tot een periode kort voor de hibernatie (Van Oordt 1960; Lofts *et al.* 1972). De evolutie van de omgevingstemperatuur tijdens het jaar beïnvloedt uiteraard het verloop van de spermatogenese. Gedurende de wintermaanden is die sterk vertraagd en de productie van spermatozoa wordt dan zelfs onderbroken. Primaire spermatogonia worden wel gevormd bij zeer lage temperaturen, maar voor het activeren van de spermatogenese en de productie van secundaire spermatogonia en primaire en secundaire spermatocyten is een optimale fotoperiode en een graduele stijging van de temperatuur van groot belang (Rastogi *et al.* 1976, 1978). Schneiders' groene kikker en de Epirus kikker hebben een spermatogenese die als volgt verloopt: in de periode kort na de voortplanting, van juli tot september, worden voornamelijk primaire en secundaire spermatogonia geproduceerd. Vanaf oktober tot vroeg in december zijn in de testes primaire en secundaire spermatogonia, spermatocyten en sper-

matiden aanwezig. Tijdens de echte wintermaanden is er een sterke daling van het aantal spermatogonia en spermatocyten en ontwikkelen de spermatiden zich tot spermatozoa. In de lente en vroege zomer (maart tot eind juni) zijn de zaadbuisjes in de testes gevuld met beweeglijke zaadcellen (Loumbourdis & Kyriakopoulou-Sklavounou 1991; Tsiora & Kyriakopoulou-Sklavanou 2001).

De paartijd van de groene kikkers is later dan die van de algemeen voorkomende bruine kikker en valt tussen half april en eind juni. Binnen het *groenekikkercomplex* is er bovendien een licht interspecifiek verschil in paarperiode waar te nemen. Zo valt in Vlaanderen de meest actieve paarperiode van de groene kikker over het algemeen iets vroeger dan die van de poelkikker. Dit heeft vermoedelijk te maken met het klimaatsverschil van de habitat van de 2 soorten. De poelkikker wordt in Vlaanderen vooral gesignaleerd in waterpartijen op zanderige bodems, die in de lenteperiode niet zo vlug opgewarmd worden.

De mannetjes verzamelen zich in de lente in roepkoren (fig. 37), die zich vooral vormen op plaatsen met veel watervegetatie en waar de wijfjes vocaal naartoe gelokt worden. Ze verliezen dan hun schuwheid en kunnen in hun paargedrag doorgaans van dichtbij gevolgd worden: een heen en weer en op elkaar springen van kwakende dieren, waarbij dan naast de klassieke paringsroep ook de afweerrop gehoord wordt van mannetjes die omklemd worden of niet tot paren bereid zijnde wijfjes. In deze roepkoren is er ook een zeker territorium dat de mannetjes willen afgrenzen met hun territoriumroep. Maar over de diverse roepen van de groene kikkers hebben we het in een volgend hoofdstuk. Bij het niet-respecteren van de territoriumgrenzen komt het dan meestal tot een gevecht, waarbij de dieren proberen met hun bek de

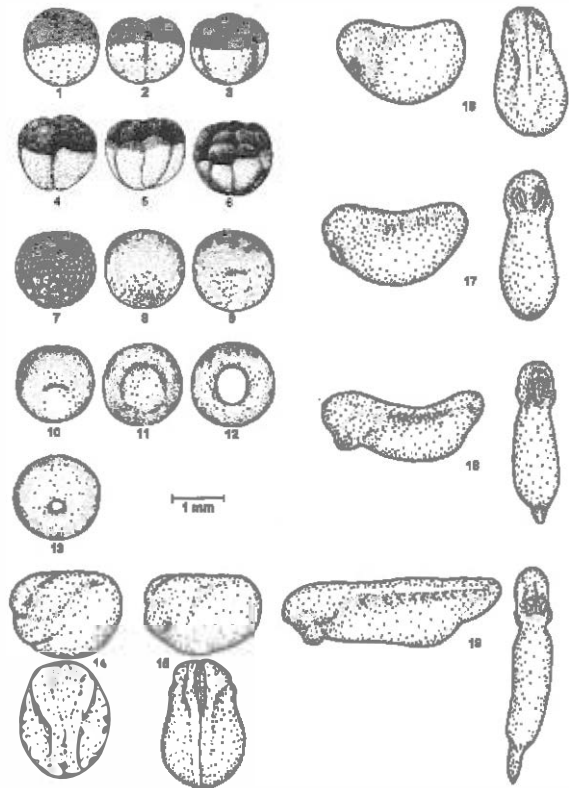


Fig. 38a. Embryonale en larvale ontwikkeling bij groene kikkers. 1 bevruchte eicel, 2 tweecellenstadium, 3 viercellenstadium, 4 achtcellenstadium, 5 zestien cellen stadium, 6-7 morulastadia, 8 blastulastadium, 9 ontstaan van de dorsale blastoporuslip (vroeg gastrulastadium), 10 halfmaanvormige blastoporuslip (midden-gastrulastadium), 11 hoefvormige blastoporuslip, 12 grote dooierprop, 13 kleine dooierprop (laat gastrulastadium), 14 neurale plooiën, 15 neurale buis, 16 neurale buis gesloten, 17-18 beginnende staartvorming, 19 oerschielen van de kieuwen (Uit Gilthner 1990, naar Iwasawa & Morita 1980)



ledematen van de rivaal te pakken om hem onder water te duwen (Wahl 1969). Het territoriaal gedrag in de roepkoren verschilt tussen de soorten: de mannetjes van de poelkikker zitten dicht bij elkaar dan deze van de meerkikker.

Binnen een voortplantingsseizoen kunnen verschillende roepperioden voorkomen, die elk tot meerdere weken kunnen duren en van elkaar gescheiden zijn door een korte periode van inactiviteit. Het verminderd copulatiegedrag wordt veroorzaakt door koudere weersomstandigheden. Bij veel groene kikkers is er ook in volle zomerperiode, in de maand augustus, een korte opflakking van de paringsroep, zij het dat de dieren dan eerder solitair gaan roepen.

Wanneer een wijfje tot paren bereid is, wordt ze door het mannetje onder de oksels omklemd (axillaire amplexus). De beide partners blijven dan gedurende een al dan niet lange periode in omklemming en wanneer het wijfje dan de eieren afzet, zo'n 200 tot 300 eieren per eiklomp (Günther 1990), worden deze met de gom van het mannetje bevrucht.

Een mannetje paart meestal met meerdere wijfjes en deze seksuele activiteit veroorzaakt uiteraard een snel gewichtsverlies. Na de copulatieperiode verliezen de mannetjes gemiddeld 14 % van hun gewicht (Rybacki 1994e).

De eiklommen worden dicht onder het wateroppervlak afgezet, meestal tussen de waterplanten. Bij gebrek aan waterplanten zakken ze naar de bodem en zijn daardoor moeilijk waarneembaar. Groenekikkerwijfjes uit West-, Centraal- en Oost-Europa hebben doorgaans maar 1 periode waarin ze hun eieren afzetten, namelijk in de lente. De zuidelijke soorten daarentegen zetten meermaals per jaar eieren af (Berger 1994).

Bij de "goede biologische soorten" van het groenekikkercomplex is de grootte van de eieren en het aantal afgezette eieren positief gecorreleerd met de grootte van het wijfje (Berger & Uzzell 1980). Per jaar zet een wijfje meerdere eiklommen af. Bij de meerkikker omvatten deze legsels gemiddeld 4513 eieren. De poelkikker scoort met 1656 eieren heel wat minder (Berger & Uzzell 1980).

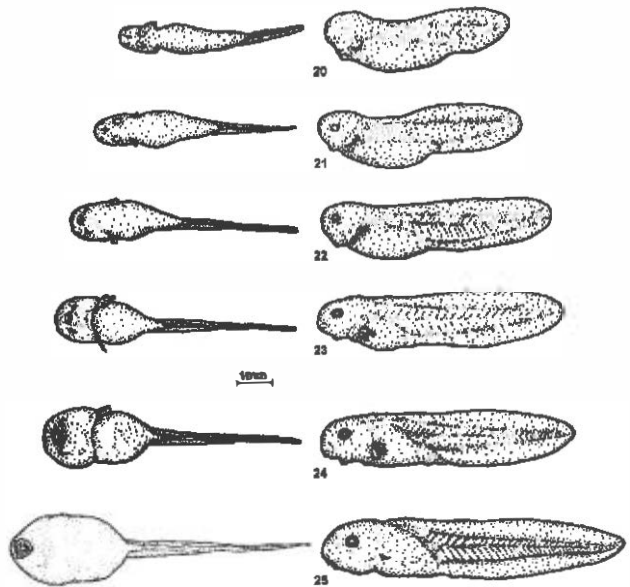


Fig. 38b. Embryonale en larvale ontwikkeling bij groene kikkers. 20 eerste hartslagen, 21 verschijnen van de uitwendige kieuwen, 22 uitwendige kieuwen groeien verder uit, cornea wordt transparant, 23 de plooien van het operculum ontwikkelen zich, 24 uitwendige kieuwen hebben ongeveer dezelfde lengte als de plooien van het operculum, 25 uitwendige kieuwen volledig overgroeid (Uit Günther 1990, naar Iwasawa & Morita 1980)

Na het afzetten van de eieren zijn de wijfjes sterk in lichaamsgewicht afgenomen. De wijfjes van de poelkikker bijvoorbeeld verliezen maar liefst 28 % van hun lichaamsgewicht (Rybacki 1994e).

De eieren en larven van de poelkikker blijken tijdens hun ontwikkeling heel wat resistenter te zijn tegen extreme omgevingsfactoren (Günther 1974). De overlevingskans van de legsels vermindert wel sterk bij temperaturen boven de 30°C. De hybride, de groene kikker, die wat grootte betreft, intermediair is, zet doorgaans meer eieren af dan zijn oorspronkelijke oudersoorten, gemiddeld 5055 per jaar. Vermoedelijk is dit een compensatie voor hun lagere ontwikkelingskans. Alhoewel ook bij deze soort de diameter positief gecorreleerd is met de lichaamsgrootte van het wijfje, zijn er duidelijk 3 grootteklassen te onderscheiden. De grootte van de eieren wordt immers bij de hybride grotendeels bepaald door de ploïdie-toestand van de gameet geproduceerd door het wijfje (Uzzell *et al.* 1975; Berger & Roguski 1978; Berger *et al.* 1978; Berger 1979, 1994; Berger & Uzzell 1980). Deze 3 grootteklassen, klein, middelgroot en groot, staan in een verhouding van 1.0/1.5/3.5 tot elkaar (Berger & Uzzell 1980). De kleine en middelgrote eieren zijn ontstaan door bevruchting van 2 haploïde gameten en zijn dus diploïd. De diameter van deze diploïde eieren varieert tussen 1.38 en 2.4 mm. De middelgrote eieren hebben de grootste vitaliteit. De kleine eieren bezitten een lager gehalte aan cytoplasma en hun vitaliteit is vrij laag. De embryo's van deze eieren halen doorgaans het larvaal stadium niet. Ze zijn ontstaan uit 2 gameten die hetzelfde genoom bevatten. Grote eieren vinden hun oorsprong in diploïde eicellen die na de bevruchting dus leiden tot de ontwikkeling van triploïde individuen. De zygoten van de grote eieren hebben een vitaliteit intermediair tussen deze van de 2 andere klassen (Berger 1979, 1994).

De ontwikkelingsduur van eieren (fig. 38) tot vrijzwemmende larven is uiteraard afhankelijk van de watertemperatuur en verloopt in een embryonale en een larvale periode.

## 1 Embryonale ontwikkeling

Kort na het versmelten van de mannelijke en vrouwelijke gameten begint de embryogenese. Nog voor de eerste delingen in de bevruchte eicel (zygote) aanvangen, zorgen secreten uit de eileider ervoor dat het legsel zeer sterk gaat zwellen tot zijn bekende geleachtige structuur. Ongeveer twintig minuten na de bevruchting keren de eieren zich zodanig dat de donker gepigmenteerde en dierlijke eihelft zich naar boven en de geel tot wit gekleurde vegetatieve eihelft zich naar onderen toe keert. Bij een watertemperatuur van 20°C heeft de eerste deling van de zygote na ongeveer 2 uren plaats. De deling verloopt volgens een verticale lijn van de naar boven gerichte pool naar de onderste pool toe (fig. 38a, 2). De tweede deling die eveneens met een insnoering aan de donkere pool aanvangt, geeft het ontstaan van een zygote met 4 gelijke cellen. Een derde deling verloopt volgens een lijn die loodrecht op de 2 eerste ligt en verdeelt de zygote in 4 kleine-

re, bovenaan en 4 grotere, onderaan gelegen blastomeren (fig. 38a, 4). Daarop volgt terug een verticale deling, die resulteert in het 16-delig stadium van de zygote. Het volgende delingsproces verloopt net zoals de vorige terug synchroon voor alle cellen. Een horizontale groef verdeelt nu de uit telkens 8 cellen bestaande dorsale en ventrale blastomerenkrans elk in 16 blastomeren. De zygote bevat nu 32 blastomeren met 16 bovenste blastomeren die duidelijk kleiner zijn dan de 16 onderste blastomeren (fig. 38a, 6). Dit komt doordat het onderste, vegetatieve dooiermateriaal zich moeilijker deelt, waardoor de daaropvolgende delingen niet meer synchroon verlopen. Informatie met betrekking tot de verschillende delingen tijdens de vitellogenese is bij de amfibieën opgeslagen in de oöcyten. Dit betekent dat de paternale genen geen invloed hebben op de delingen. Pas vanaf het midden-blastula- en het gastrulastadium krijgen de paternale genen een invloed op de verdere ontwikkeling van de zygote.

In de bovenste heft van de zygote verlopen de delingen sneller dan in de onderste dooierhelft, zodat in het morula- en blastulastadium (fig. 38a, ontwikkelingsstadia 4-5) alle dorsaal gelegen cellen duidelijk kleiner zijn dan de ventraal gelegen cellen. Alhoewel tijdens de embryonale ontwikkeling de eicel geen voedingsstoffen opneemt, is deze duidelijk groter in het morula- en blastulastadium. Dit is niet het gevolg van een toename van het volume van de afzonderlijke cellen, maar wel van een wateropname in de primaire levensholte (blastocoel).

Na het beëindigen van de celdelingen in het blastulastadium begint het gastrulastadium. Bij de groene kikker is exogastrulatie dan een vrij vaak voorkomende misvorming, die maar liefst 50% van de eieren aantast. Exogastrulae hebben geen of een weinig ontwikkelde blastocoel. In andere gevallen is de blastocoel wel ontwikkeld, maar is er een uitstulpende dooierprop. Exogastrulatie is vermoedelijk een gevolg van stoornissen die zich voordoen tijdens het hybridogenetisch proces (Ogielska & Jurgowiak 1994).

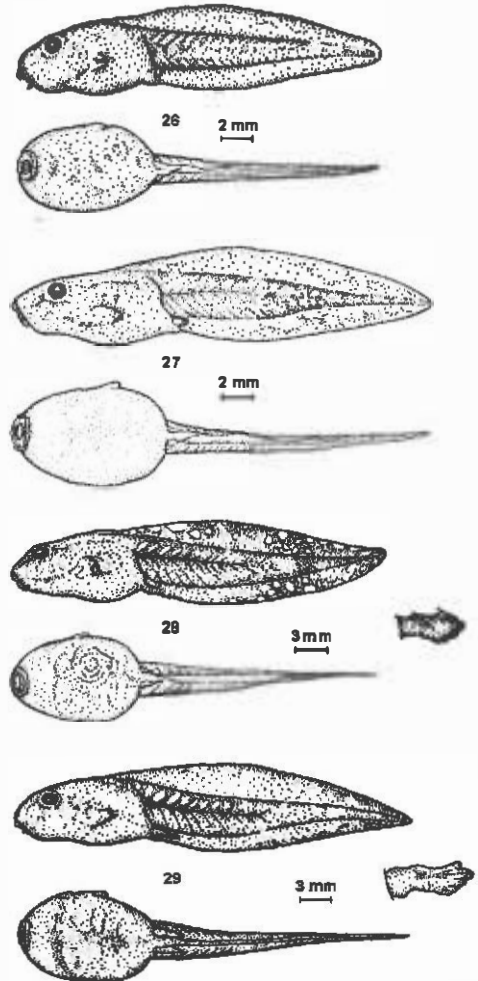


Fig. 38c. Embryonale en larvale ontwikkeling bij groene kikkers.

26 verschijnen van de achterste ledematen, 27 achterste ledematen spatelvormig,

28 3e teen wordt duidelijk zichtbaar,

29 alle tenen zichtbaar

(Lüt Günther 1990, naar Iwasawa & Morita 1980)

Het gastrulastadium vangt aan met het verschijnen van een smalle spleet ter hoogte van de evenaar van de kiemcel. Deze verbreedt vervolgens en wordt halfcirkelvormig. Dit is de zogenaamde "oermond" (blastoporus) van waaruit celmateriaal naar binnen toe in de kiem groeit om later de cloaca van de larve te vormen (fig. 38a, 11). De blastoporus wordt overgroeid en verkleint, maar blijft niettemin zichtbaar als een soort "dooierprop". Nagenoeg terzelfdertijd strekt de kiem zich in de lengte uit en ontwikkelt 2 lengteplooiën in de toekomstige dorsaalkant: de medullar- of neuralplooiën. Door het verder in de lengte uitstrekken van de kiem versmelten de neuralplooiën, zodat de kiemcel nu peervormig is geworden (fig. 38a, 15). Vervolgens is er een laterale afplatting op de onderkant van de toekomstige voorzijde van de larve. Er ontstaat dan een mondspleet met rechts en links ervan 2 langwerpige hechtorganen (fig. 38a, 17-19). Het proces van afplatten en strekken zet zich verder door en er ontwikkelen zich kieuwspleten en een staart (fig. 38b, 20-21). Rond dit stadium van de embryonale ontwikkeling bevrijdt de larve zich uit het gelatineuze eiomhulsel, hierbij geholpen door enzymen die de gelatinemassa oplossen en die geproduceerd worden door aan de voorkant van de kop gelegen kliercellen. Met stadium 21 eindigt de embryonale ontwikkeling en dit gehele proces voltooit zich in een tijdspanne van 5 tot 6 dagen (tenminste bij een watertemperatuur van 20°C)! Gedurende de gehele periode van embryonale ontwikkeling grijpt de ademhaling enkel door de lichaamshuid plaats.

Vooraf bij de hybride vormen van het groenekikkercomplex worden er gedurende de gehele embryonale ontwikkeling heel wat misvormingen vastgesteld bij de zich ontwikkelende embryo's. Naast de eerder vermelde exogastrulae zijn anomalieën, zoals microcephalia, ontbreken van ogen en misvormingen van staart en lichaam, heel gewoon. Het is trouwens zo dat de embryo's met abnormale eerste delingen zelden de metamorfose halen en doorgaans nog afsterven in het blastula- en gastrulastadium (Ogielska 1994a).

## 2 Larvale ontwikkeling

Na het verlaten van het ei zwemmen de larven aanvankelijk nog in de nabijheid van de eiklonten, maar met het verlengen van de staart en het verder uitgroeien van een dorsale en ventrale staartzoom vergroot hun mobiliteit. De kieuwen worden groter en gelijk met het verbreden van de mondspleet en de ontwikkeling van hoornachtige kaken en liptandjes vormen zich de ogen (fig. 38b, stadia 21-25). Rond stadium 24 (na 8 dagen bij een temperatuur van 20°C) ontwikkelt zich de darm en de aars en kort nadien beginnen de larven zich zelfstandig te voeden. Hun voedsel bestaat hoofdzakelijk uit afvalstoffen, eencelligen, algen, bacteriën en zacht plantaardig materiaal. Ook kleine waterdiertjes, zoals muggenlarven, staan op het menu. De opercularplooiën, die kort voordien ontstaan zijn, overgroeien nu de uitwendige kieuwen (fig. 38b, stadium 25). Ze versmelten in zodanige mate dat enkel nog in het midden van de romp en aan de linkerkant een opening overblijft, de ademhalingsopening of het spiraculum. De opname van zuur-

stof kan nu gebeuren doordat water met de mondopening ingenomen wordt, over de inwendige kieuwen stroomt en door de ademhalingsopening terug naar buiten gewerkt wordt. Het water dat door de rechterkieuwspleten stroomt, wordt door een kanaal onder de opercularplooi naar de linkerkant van het lichaam en de ademhalingsopening geleid.

Rond de 25e dag ontwikkelen zich de achterste ledematen aan de basis van de staartwortel (fig. 38c). Tussen de ontwikkelingsstadia 25 tot 30 groeien de achterste ledematen volledig uit en de larve heeft bij het einde van dit proces zijn maximale grootte bereikt. Stadium 32 (fig. 38d) kenmerkt zich door het zichtbaar worden van de voorste ledematen onder de huid, die onder invloed van enzymen uit de schildklier zeer dun is geworden.

De voorpootjes groeien 2 dagen later uit de suboperculaire holte en breken door de huid door. Bij de larven van de Mendeliaanse soorten verschijnt de linkervoorpoot het eerst. Bij de hybriden doet zich het omgekeerde voor en is meestal de rechtervoorpoot het eerst te zien. De snelheid van uitgroeien van de voorpoten bij de hybriden blijkt immers afhankelijk te zijn van het genotype (Berger, 1994).

Vrijwel simultaan begint de staart te schrompelen (fig. 38e, stadia 33-34) en de rechtlijnige en snelle mobiliteit van de larve verandert in een ietwat stuntelig rondzwemmen. Belangrijke andere fysiologische processen in de eindfase voor de metamorfose (= stadium 35) zijn naast het uitgroeien van de voorpoten en de staartresorptie, het verdwijnen van de gehoornde kaken en de liptandjes, de verbreding van de mond, de ontwikkeling van een tong, de transformatie van de spiraalvormig opgewonden en maagloze darm van de larve tot het typisch spijsverteringsstelsel van de volwassen kikker dat bestaat uit een mondholte, slokdarm, maag, dunne en dikke darm en cloaca, het vervangen van de kieuwen door longen en het ontwikkelen van de oogleden en het gehoororgaan. Hierdoor wordt een overgang van water- naar landleven mogelijk en verandert ook de voedselkeuze. Met de ontwikkeling van longen krijgt de gemetamorfoseerde kikker nu een heel andere ademhaling, namelijk deze eigen aan alle op het land levende ver-

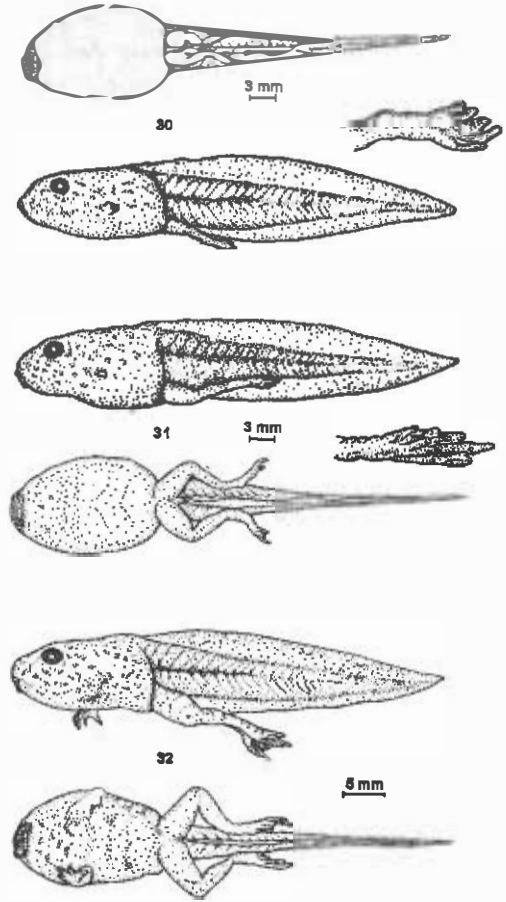


Fig. 38d. Embryonale en larvale ontwikkeling bij groene kikkers. 30 verschijnen van de metatarsusknobbel, 31 regressie van de larvale cloacabuis, 32 korter worden van de staart en zichtbaar worden van de voorste ledematen onder de huid (Uit Günther 1990, naar Iwasawa & Morita 1980)

tebraten. Toch blijkt een aanzienlijk deel – soms zelfs nog 50 % – van de zuurstofopname en koolzuurgasafgave door de huid of buccofaryngaal plaats te grijpen.

Een van de meest opvallende processen in de eindfase van de metamorfose is de resorptie van de staart. De staart bestaat bijna hoofdzakelijk uit spieren, bindweefsel en huid en wordt centraal ondersteund door enkele holle werveltjes ("notochord"). Resorptie van al dat materiaal gebeurt onder invloed van

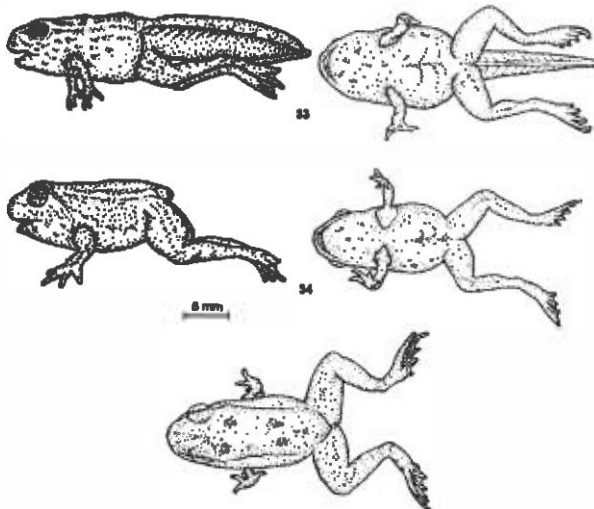


Fig. 38e. Embryonale en larvale ontwikkeling bij groene kikkers. 33 de staartlengte is nog iets groter dan de lengte van de achterpoten, 34 enkel de staartbasis is nog zichtbaar, 35 einde van de metamorfose (Lijt Günther 1990, naar Iwasawa & Morita 1980)

de schildklierhormonen thyroxine (T4) en trijoodthyronine (T3), die op hun beurt geactiveerd worden door het thyreotrope hormoon van de hypofyse. Het thyroxine bindt zich vooral op het bindweefsel van de staart, dat trouwens een tienmaal hogere bindingscapaciteit heeft dan het spierweefsel. Het bindweefsel regresseert dan ook eerst. Daarnaast speelt ook nog een laag moleculaire substantie, afgescheiden door de opperhuidcellen van de staart, een belangrijke rol in afbouw van het bindweefsel. De schildklierhormonen activeren eveneens diverse hydrolytisch werkende enzymen, zoals cathepsine,  $\beta$ -glucuronidase,  $\beta$ -galactosidase, desoxyribonuclease, ribonuclease, collagenase en andere enzymen. Samen met macrofagen zijn ze vooral verantwoordelijk voor de afbouw van het spierweefsel. De hele afbouw van de larvale staart is dus een hormonaal goed georkestreerd proces in het eindstadium van de larvale ontwikkeling, dat aan de larve de mogelijkheid biedt het land te veroveren.

Eind mei is de periode dat de eerste eieren uitkomen. De larven houden zich vooral op langs de bodem van de waterpartij, doorgaans in ondiepe gedeelten van de oeverzone. Dit gedrag is vooral te wijten aan hun preferentie voor warmere zones in de waterhabitat en aan het feit dat de hoeveelheid voedsel in die zone vrij hoog is (Thurnheer & Reyer 2001). Ze kenmerken zich vooral door hun snelle voortbeweging, in tegenstelling tot de larven van de bruine kikker en de gewone pad die trage zwemmers zijn.

De grootte van de pas geboren groenekikkerlarven is positief gecorreleerd met de eigrootte en er kunnen verschillen in grootte voorkomen van 5 tot 10 mm. In de eindfase van de metamorfose kunnen de larven een lengte van 45 tot 80 mm bereiken. Ze wegen dan doorgaans 3 tot 5 g (Günther 1990). Maar sommige larven kunnen wel tot 100-130 mm, uitzonderlijk zelfs tot iets meer dan 180 mm, uit-

groeien (Günther 1990; Fog 1994)! Hun gewicht kan dan tussen 15 en 30 g schommelen. Deze zogenaamde "reuzenlarven" zijn geen zeldzaamheid bij groene kikkers en worden trouwens ook in ons land waargenomen.

De groei en overlevingskansen van de larven zou minder afhankelijk zijn van potentiële predatoren dan van bepaalde chemische factoren, zoals de nitraat-fosfaatratio. Een ratio van 16:1 zou optimaal zijn voor de groei van producenten als fytoplankton, benthische algen en hogere planten en daardoor ook voor de groei van primaire consumenten, zoals zoöplankton en herbivore bodemdieren (Thurnheer & Reyer 2001). Veel van die producenten en primaire consumenten staan op het dieet van de groenekikkerlarven.

Kort na de metamorfose is er bij de juveniele groene kikkers de grootste toename in gewicht vast te stellen. Bij de poelkikker varieert die tussen 0.12 en 2.7 % van het lichaamsgewicht per dag. In deze periode is er eveneens een sterke correlatie tussen de lichaamslengte en het gewicht. Vanaf juli tot september is de gewichtstoename veel lager en varieert die tussen 0.11 en 1.3 % van het lichaamsgewicht en neemt ook de correlatie tussen beide parameters af. Een verklaring hiervoor is dat er in de lente geen verschillen in gewichtstoename tussen de beide geslachten zijn waar te nemen. In de herfst daarentegen zijn de gonaden van de juveniele wijfjes beter ontwikkeld en vele wijfjes hebben reeds goed ontwikkelde eieren, waardoor ze zwaarder wegen dan de mannetjes (Rybacki 1994e).

## Voedselpredatie en nicheverdeling bij groene kikkers

Adulte groene kikkers voeden zich uitsluitend met bewegende prooidieren. Niettemin zou ook het reukzintuig in zekere mate een rol spelen bij het bemachtigen van voedsel. Groene kikkers zijn veelal "sit and wait"-predators, die soms urenlang langs de oever van de waterpartij of aan de wateroppervlakte op de loer liggen naar potentiële prooi. Door hun sterk uitpuilende ogen hebben groene kikkers een gezichtsveld van bijna 360°. Heeft een groene kikker een prooi opgemerkt, dan wendt hij zijn kop of het hele lichaam zodanig dat zijn bek op de prooi gericht is. Met behulp van zijn kleverige, aan de voorzijde van de mondbodem vastzittende en uitklapbare tong wordt de prooi dan verschalkt, in de wijdgeopende bek geworpen en meteen doorgeslikt. De prooi wordt bovendien nog eens extra vastgehouden doordat de kikker zijn tong oprolt (fig. 39). Is de prooi ietwat te groot of biedt ze een zekere weerstand, dan helpen de voorpoten mee om de prooi in de bek te schuiven. Grote prooidieren, zoals kevers, regenwormen en kleine zoogdieren, worden direct met de kaken gegrepen en naar binnen gewerkt. Groene kikkers hebben een continu activiteitspatroon en voeden zich zowel overdag als 's nachts. De foerageerintensiteit varieert echter gedurende het verloop van de actieve periode. Kort na de voortplantingsperiode is de voedselconsumptie zeer intensief. Vooral bij de wijfjes is er dan een sterke toename van het lichaamsgewicht om aldus de winter door te komen en de volgende voortplan-

tingsperiode voor te bereiden. Het geaccumuleerde lichaamsvet is immers van groot belang bij de vitellogenese, die aanvangt vanaf eind september en eindigt in de vroege lente van het volgend jaar (Kyriakopoulou-Sklavounou & Loubourdis 1990).

Groene kikkers hebben een relatief brede ecologische niche en bezetten een grote variëteit aan waterbiotopen. Hun dieet is dan ook zeer gevarieerd en ze eten nagenoeg alles wat beweegt en opgegeten kan worden. De meeste prooien zijn insecten, wormen en slakken. Insecten maken voor iets meer dan 80 % deel uit van hun dieet en het zijn vooral kevers en vliegen die geslagen worden (Cogălniceanu *et al.* 2001). Maar ook hun eigen larven en die van andere soorten worden niet versmaad. Zelfs vissen staan op het menu. Het foerageren vindt dus ook onder water plaats.

De brede trofische niche heeft ook te maken met het groot intraspecifiek verschil in lichaamslengte binnen een populatie. Grote dieren kunnen andere prooien aan dan kleine individuen, waardoor het potentieel menu uitgebreider wordt. Het is evident dat juveniele groene kikkers zich voeden met kleinere prooien dan de adulten, waardoor ze in grote mate een onderlinge voedselcompetitie vermijden. De overlap tussen de trofische niche van adulten en juvenielen is trouwens zeer gering. Wel hebben juveniele groene kikkers een bredere trofische niche dan adulte dieren.

Dit komt doordat ze in volle groei zijn, waardoor ze minder kieskeurig zijn in hun prooikeuze. Ook hun ecologische niche is verschillend. Adulte kikkers houden zich vooral op langs de oevers van grotere waterpartijen, terwijl juvenielen eerder microhabitats van die waterbiotopen of zelfs heel kleine en ondiepe waters prefereren. Hoogstwaarschijnlijk is het sterk uitgesproken kannibalisme onder groene kikkers, waarbij grotere exemplaren het niet nalaten kleinere soortgenoten naar binnen te werken, de voornaamste oorzaak van de verschillen in habitatkeuze (Cogălniceanu *et al.* 2001).

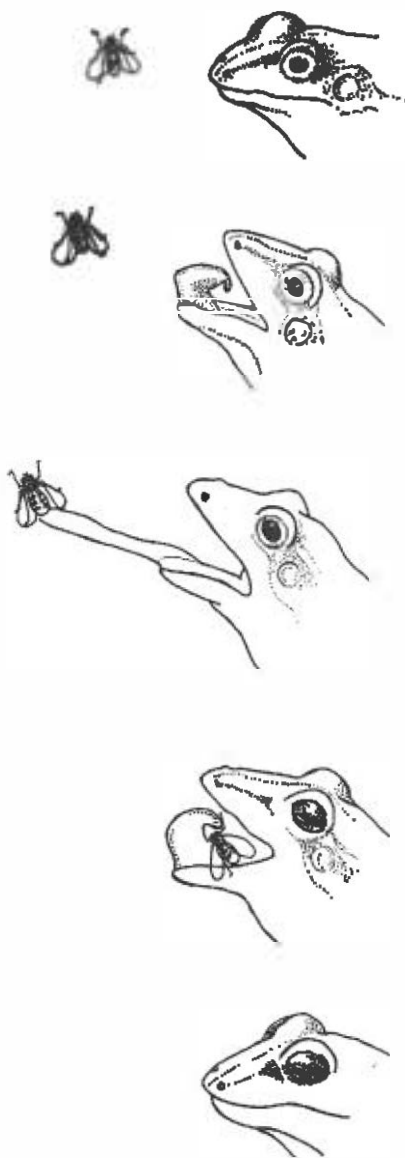


Fig. 39. Kikker bij het vangen van een vliegend insect.



# Het roepgedrag bij groene kikkers

Een van de meest bekende eigenschappen van groene kikkers is hun vocaal talent. Wellicht iedereen die ietwat met de natuur vertrouwd is kent het gekwaak van de groene kikker in het water of aan de waterkant.

Groene kikkers beginnen pas te roepen wanneer hun strottenhoofd (larynx) volledig is ontwikkeld en dat is bij het



Fig. 40. Kwakende groene kikker (*Rana esculenta*). (Foto: H. Willocx)

volledig beëindigen van de metamorfose. Vanaf dit moment kunnen de juvenielen roepen produceren die sterk gelijken op de territoriumroep van de adulte kikkers. Het strottenhoofd grenst aan de bovenzijde van het tongbeen en is bij beide

geslachten van de groene kikker gelijk van vorm, maar is bij de mannetjes iets groter ontwikkeld. Hetzelfde

geldt voor de meerkikker en er zijn – wat de morfologie van het strottenhoofd betreft – geen verschillen tussen beide soorten waar te nemen. De belangrijkste functionele bestanddelen van het strottenhoofd (fig. 41) zijn 3 kraakbeenachtige elementen die onderling door ligamenten en spieren met elkaar zijn verbonden, nl. het ringvormig kraakbeen (cartilago crico-trachealis) en een paar langgerekte en brede bekervormige kraakbeentjes (cartilagine aryaetnoideae). Tussen deze kraakbeenderen liggen de stembanden (Wahl 1969).

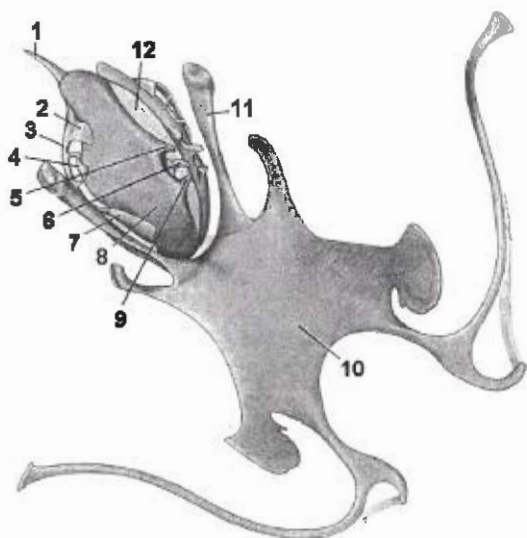


Fig. 41. Het kraakbeenachtig skelet van het strottenhoofd van de groene kikker (*Rana esculenta*).

1 spina oesophagea, 2 processus articularis posterior, 3 cartilago crico-trachealis, pars cricoidea, 4 processus muscularis, 5 prominentia apicalis posterior, 6 prominentia apicalis intermedia, 7 processus articularis anterior, 8 cartilago aryaetnoidea, 9 prominentia apicalis anterior, 10 tongbeen (hyoid), 11 processus postero-medialis, 12 aditus laryngis (Naar Wahl 1969)

Het kwaken of roepen bij groene kikkers wordt veroorzaakt door het opwekken van een luchtstroom over de stembanden. Kort voor de roep worden de longen met verse lucht uit de keelzak gevuld. Dit is mogelijk door snel op elkaar volgende spiercontracties in de mondbodem, waarbij mond en neusgaten gesloten blijven maar de epiglottis van het strottenhoofd open is. Vervolgens wordt door contractie van spieren, gelegen in buik en flanken en in de wanden van de longen, de lucht uit de longen in de mondholte en in de kwaakblazen geperst. De opgewekte luchtstroom gaat op die manier de in het strottenhoofd gelegen stembanden doen trillen, waardoor een kwakend geluid ontstaat. De uitwendige kwaakblazen van de groene kikkers, die als luchtballons doorgaans gelijktijdig gevuld worden (fig. 40), fungeren dus als klankbodem en versterken het gekwaak aanzienlijk. Een bruine kikker bijvoorbeeld, die geen uitwendige kwaakblazen heeft, hoort men nauwelijks over enkele tientallen meters, terwijl het gekwaak van de groene kikkers over meerdere honderden meters hoorbaar is.

De roepfrequentie en de periode van roepen bij groene kikkers is sterk afhankelijk van het weer en vooral van de lucht- en watertemperatuur. Groene kikkers roepen vooral bij warm weer en wanneer de watertemperatuur tussen 17 en 22°C schommelt. Bij temperaturen beneden 10-12°C stopt de roepactiviteit (Wahl 1969; Obert 1975). Ook de periode van het jaar beïnvloedt de roepactiviteit. Zo is het roepgedrag in de periode kort voor de copulaties meer afhankelijk van de weersomstandigheden dan in volle copulatie-periode.

De mannetjes van de groene kikker produceren 6 verschillende roepen: 1 paringsroep, 2 territoriumroepen, 2 bevrijdingsroepen en 1 stressroep. De wijfjes hebben geen paringsroep. Bij de Iberische groene kikker en bij de meerkikker onderscheidt men ook nog een derde type van territoriumroep en een aantal geluiden ("transitional calls") met kenmerken die tussen de paringsroep en de territoriumroep liggen (Kuhn & Schneider 1984; Schneider & Steinwarz 1990; Schneider & Egiasarjan 1991).

De paringsroep van de groene kikker bestaat uit een snel op elkaar volgend aantal pulsgruppen (fig. 42), elk opgebouwd uit verschillende pulsen. Zowel de paringsroep als de territoriumroep zijn soortspecifiek en kunnen waardevolle informatie geven met betrekking tot de relatie tussen de soorten en populaties. De duur van de pulsgruppen varieert meestal tussen 40 en 60 ms en elke pulsgroep heeft doorgaans 8 tot 9 pulsen. De gemiddelde duur van de intervallen tussen de pulsgruppen bedraagt

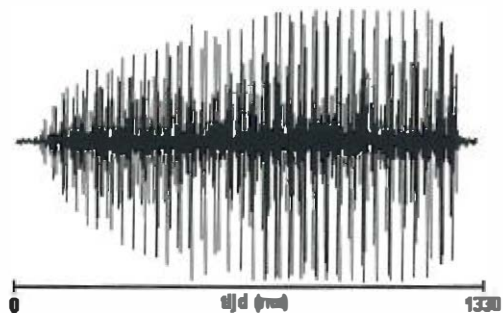


Fig. 42. Oscillogram van de paringsroep van de groene kikker (*R. esculenta*)  
 Merchttem, 19 juni 2000. Watertemperatuur: 27°C.  
 (alle in deze monografie visueel voorgestelde roepen van groene kikkers werden geregistreerd met behulp van een Uther 4400-recorder, een Uther M517-microfoon en een Sony PBR330-parabool, en vertaald met Computer-software PRAAT)

5.6 ms (met extremen van 3 tot 15 ms). De duur van de paringsroep bedraagt gemiddeld 1134.1 ms, maar wordt sterk bepaald door het aantal pulsgroepen, dat kan schommelen tussen 14 en 32 (Wahl 1969). De parameters van alle roepen en vooral van de paringsroep worden sterk beïnvloed door de watertemperatuur. Zo is zowel de duur van de afzonderlijke pulsgroepen als de intervallen ertussen negatief gecorreleerd en het aantal pulsgroepen per roep en per tijdseenheid positief gecorreleerd met de water-temperatuur. M.a.w. bij stijgende temperatuur zal de duur van de pulsgroepen en van hun intervallen afnemen, maar zal het aantal pulsgroepen per roep toenemen. Ook de roepduur vermindert bij stijgende temperatuur (Schneider *et al.* 1979; Nevo & Schneider 1983; Kuhn & Schneider 1984; Schneider & Sofianidou 1985; Joermann *et al.* 1988; Schneider & Steinwarz 1990). Het aantal pulsen per pulsgroep daarentegen zou helemaal niet beïnvloed worden door de temperatuur, alhoewel er voor dit kenmerk interspecifieke verschillen blijken te zijn: het aantal pulsen per groep blijft constant bij de meerkikker, maar neemt af bij stijgende temperatuur bij de Iberische groene kikker (Schneider & Egiasarjan 1991; Schneider & Steinwarz 1990). Ook de grootte van de kikker zelf heeft een zekere invloed op de aard van de parings- en territoriumroep. Zowel bij de groene kikker als bij de meerkikker zouden grote individuen andere parings- en territoriumroepen produceren dan kleinere dieren. Het aantal pulsgroepen per tijdseenheid en de duur van de pulsgroep neemt toe en er is een opmerkelijke daling van de duur van de intervallen tussen de pulsgroepen. Ook is er een toename in de duur van de intervallen tussen de verschillende roepen naarmate de dieren groter zijn (Wahl 1969; Nevo & Schneider 1983; Schneider & Egiasarjan 1991; Schneider *et al.* 1992).

Van alle bovenvermelde roepen is de paringsroep van groene kikkers de meest opvallende en het meest soortspecifiek. Toch is deze roep slechts over een vrij korte periode van het jaar hoorbaar en de meeste roepactiviteiten zijn waar te nemen in volle voortplantingsperiode, wanneer de roepende mannetjes zich in paarkoren verzamelen. Deze periode situeert zich vooral eind april tot in mei, alhoewel er, afhankelijk van de weersomstandigheden, verschuivingen kunnen optreden wat de periode van roepen betreft. De paringsroep heeft een veel langere duur dan alle andere roepen en is soortspecifiek, ondanks het feit dat de karakteristieken ervan afhankelijk zijn van temperatuur en lichaamsgrootte. Deze roepen zijn daarom even waardevol, soms zelfs beter, voor de determinatie van de soorten als morfologische kenmerken (Wahl 1969; Nevo & Schneider 1983; Schneider & Steinwarz 1990).

De territoriumroep (fig. 43) daarentegen is een korte roep en fungeert vooral voor het afbakenen van het territorium.

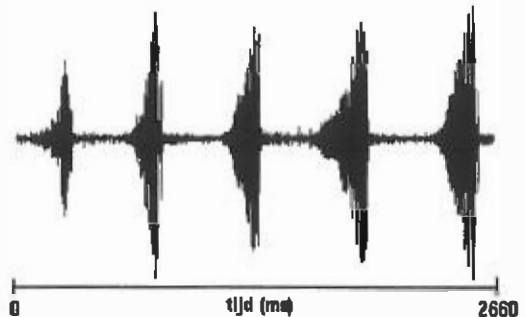


Fig. 43. Oscillogram van territoriumroepen van de groene kikker (*R. esculenta*). De 4e pulsgroep is de 2e variant van de roep. Wetteren, 18 juni 2000. Watertemperatuur: 20.8°C.

Bij *R. esculenta* is de meest gehoorde territoriumroep een korte keelroep "uóck-uóck", waarbij de klemtoon vooral op de "o" ligt. De duur ervan schommelt tussen 226 en 304 ms en is gekenmerkt door 45-58 pulsen (Wahl 1969). De tweede variant van territoriumroep is iets langer en schommelt tussen 260 en 404 ms. Het is eveneens een kort "úock", maar nu ligt de klemtoon meer op de eerste letter. Het aantal pulsen bedraagt 62-78. Beide territoriumroepen hebben nagenoeg eenzelfde frequentiemaximum van 5 tot 6.4 kHz en de hoogste intensiteiten in het frequentiespectrum zijn waar te nemen rond 0.4 kHz, in frequentiemodulaties tussen 0.75-1.75 kHz en 4.0-4.25 kHz en rond 5 kHz. Territoriumroep 2 differentieert zich in die zin van territoriumroep 1 doordat er bij eerstgenoemde halverwege de roep een lichte terugval is van de frequentie-modulatie (Wahl 1969).

Groenekikkerwijfjes hebben een territoriumroep die de langstduurende territoriumroepvariant der mannetjes evenaart. Daarnaast kunnen beide geslachten ook een bevrijdingsroep en schrikroep voortbrengen.

De bevrijdingsroep wordt vooral tijdens de voortplantingsperiode geproduceerd, wanneer 2 mannetjes elkaar bespringen en de ene partner niet gediend is met het homoseksueel gedrag van de andere. Maar ook wijfjes laten een bevrijdingsroep horen wanneer ze niet akkoord gaan met de paringspoging van de mannelijke partner. Een bevrijdingsroep bestaat uit zeer korten pulsen, die afhankelijk van de soort gescheiden zijn door langere of kortere intervallen en waarvan de amplitude het

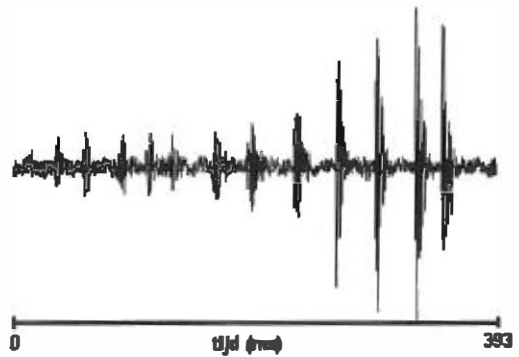


Fig. 44. Oscillogram van de bevrijdingsroep (korte variant) van de groene kikker (*R. esculenta*)

Wetteren, 18 juni 2000. Watertemperatuur: 20.8°C.

kleinst is bij het begin van de roep en sterker wordt naar het midden toe om vervolgens naar het einde toe terug een beetje af te zwakken (Schneider & Brzoska 1981). Bij *R. esculenta*, die een intermediaire bevrijdingsgroep (fig. 44) heeft in vergelijking tot de 2 biologische soorten *R. ridibunda* en *R. lessonae*, klinkt de roep als een knorrend geluid dat zich kenmerkt door 2 variaties. De duur van deze roep varieert tussen 514 en 840 ms met 9-14 pulsen (lange variant) of tussen 264 en 427 ms met soms een hoger aantal pulsen (korte variant). De duur van de pulsen bedraagt 5-28 ms, de intervallen 30-42 ms. Bij intensieve omklemming wordt de tweede bevrijdingsroepvariant geproduceerd.

Bevrijdingsroepen bereiken een hogere frequentie (tot 7.5 kHz) dan territoriumroepen (Wahl 1969) en deze hogere frequenties worden vooral waargenomen bij *R. lessonae* en *R. esculenta*. Bij *R. ridibunda* daarentegen is 3 kHz het maximum (Schneider & Brzoska 1981).

De schrikroep van groene kikkers is een kort "pfiif"-geluid, dat men vooral kan horen wanneer ze bij verstoring in het water duiken, maar dat soms ook gehoord wordt zonder enige vorm van verstoring.

# Groene kikkers en andere amfibieën als "bio-indicatoren"

Ondanks het feit dat de huid van groene kikkers en van amfibieën in het algemeen een hoorlaag heeft, is ze zeer doorlaatbaar voor water, vooral wanneer de dieren in het water leven. Water wordt opgenomen of afgegeven door osmose afhankelijk van de concentratie aan zouten in of buiten het lichaam van de kikker. Tijdens hun leven op het land gaan ze water verliezen, tenzij de lucht sterk verzadigd is met water (bv. bij zeer vochtig weer). Bij perioden met droogten dienen ze op korte tijd grote hoeveelheden water op te nemen, zowel door de huid als door de darm. Maar een hoge permeabiliteit van de huid betekent ook een potentiële ingangspoort voor chemische substanties uit water en lucht.

Als gevolg van hun amfibisch bestaan leven groene kikkers in 2 totaal verschillende omgevingen met elk hun eigen externe invloeden. Hun levensomstandigheden zijn hierdoor vrij complex en de impact van diverse potentieel schadelijke stoffen is niet denkbeeldig. Zelfs normale fysische omstandigheden zoals koude en droogte kunnen een nefaste invloed hebben. Koud weer of extreme droogteperioden kunnen bijvoorbeeld de gehele voortplantingscyclus van een jaar tenietdoen. Als compensatie daartegen hebben veel soorten amfibieën een relatief hoge levensverwachting. In het gematigd Europees klimaat zijn groene kikkers onderworpen aan grote verschillen in energiebehoeften: laag in de winterperiode tot zeer hoog tijdens het voortplantingsseizoen. Vooral tijdens de periode van het roepen en het paren worden de vetreserves aangesproken. Ook de vitellogenese bij de wijfjes gaat gepaard met een sterke reductie van de vetlichaampjes. Vetoplosbare schadelijke stoffen komen dan ongetwijfeld vrij in het lichaam en kunnen misschien niet direct fataal zijn, dan toch een verstoring teweegbrengen in het afweersysteem waardoor de kikkers onderhevig worden aan allerlei ziekten.



Fig. 45. Larve van de groene kikker (*R. esculenta*). Larven van anuren ondergaan tijdens hun ontwikkeling ingrijpende fysiologische processen, waardoor ze bijzonder gevoelig zijn aan externe factoren. (Foto: H. Willocx)

Reeds als larve (fig. 45) accumuleren groene kikkers heel wat giftige stoffen. Larven van groene kikkers voeden zich met plantaardig (schrappen vooral algen en wieren af) en dierlijk materiaal, zowel aan het wateroppervlak als in de modder van de bodem. Op deze plaatsen kan dit organisch materiaal vooral gechlorreerde koolwaterstoffen en andere schadelijke chemische componenten bevatten.

De opname van toxische stoffen grijpt vooral tijdens de embryonale en larvale ontwikkeling en tijdens het cruciaal stadium van de metamorfose plaats. In dat hele ontwikkelingsproces zijn vooral de anuren (kikkers en padden) bijzonder kwetsbaar, als gevolg van een diepe herorganisatie in morfologie en fysiologie. Snelle anatomische, hormonale en fysiologische veranderingen doen zich dan voor en veel toxische stoffen gaan tijdens dit fysiologisch proces interfereren via de huid en de uitwendige of inwendige kieuwen van de larven.

Na de metamorfose voeden ze zich hoofdzakelijk met dierlijk materiaal, vooral invertebraten. Ze worden dan het slachtoffer van het biomagnificatie-effect (stijging van de concentratie tijdens de opeenvolgende stappen in de voedselketen) van stabiele chemische componenten in de voedselketen.

Door hun afhankelijkheid van vochtige levensomstandigheden is de macrohabitat doorgaans gefragmenteerd, zelfs in een areaal waar een soort wijdverspreid is. Zo zijn de meeste groenekikkerpopulaties in ons land gelimiteerd tot waterrijke gebieden. Diersoorten met een gefragmenteerde verspreiding zijn gevoelig aan populatieverliezen. Rekolonisatie van een habitat waarin een populatie door bepaalde omstandigheden (bv. een accidentele pollutie) is verloren gegaan, gebeurt traag en dikwijls zelden of nooit.

Alle groene kikkers verkiezen vooral vegetarische waterpartijen. In de laatste helft van vorige eeuw is de ecologische kwaliteit van een groot deel van die waters er echter sterk op achteruit gegaan, als gevolg van een te sterke belasting met nutriënten uit de landbouw (zoals fosfaten en nitraten). Met het verdwijnen van de waterplanten ging ook de biologische diversiteit van die waterplassen erop achteruit en uiteraard ook het aantal groenekikkerpopulaties.

Om al die redenen zijn groene kikkers, en trouwens amfibieën in het algemeen, zeer gevoelige bio-indicatoren, die misschien wel het meest van alle gewervelden te lijden hebben onder een wereldwijde milieuverloeding.

## Achteruitgang van populaties van groene kikkers en andere amfibieën

In veel landen, vooral in het geïndustrialiseerde westen, is er een sterke achteruitgang van amfibieën, zowel in populatiedensiteit als in soortenrijkdom. Ook heel wat groenekikkerpopulaties hebben in Europa sterk te lijden van een hele reeks invloeden. Het al dan niet gedijen van deze populaties is immers afhankelijk van een complex aan factoren en het zijn vooral veranderingen in de waterhabitat zelf waaraan populaties ten onder gaan: fluctuaties in de watertafel met verdwijnen van vele permanente waters, infiltratie van chemicaliën, verzuring door  $SO_2$ - en  $NO_x$ -verbindingen afkomstig van het verbruik van fossiele brandstoffen, eutrofiëring, dichtstorten van waterpartijen door inert materiaal, bescha-

duwen van waterpartijen, dichtvriezen van kleine poelen, omploegen en omzetten van rond poelen gelegen weiland in akkerland, reiniging van waterpartijen in volle voortplantingsperiode, gebruik van poelen voor het houden van tamme watervogels of het uitzetten van vis. Daarnaast eisen ook predatoren hun tol, en die zijn er genoeg: allerlei waterinsecten waaronder libellenlarven en geelgerande watertorren, vissen, water- en roofvogels en marterachtigen. Tenslotte spelen ook klimaatswijzigingen, zowel op micro- als macroniveau, een rol.

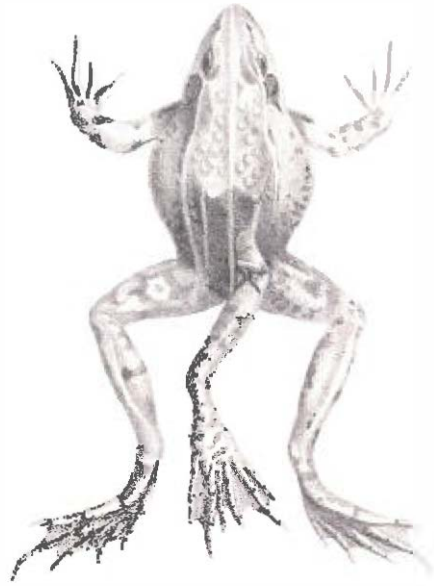
Van alle bovenvermelde factoren hebben wellicht chemische stoffen uit de landbouw, industrie en huishoudelijke productie mondiaal voor de sterkste achteruitgang gezorgd. De industriële evolutie in de laatste decennia heeft ontelbare waters vervuild met zware metalen en diverse andere chemische substanties. Ze hebben vooral impact op de larvale stadia van de amfibieën en alhoewel ze soms geen directe mortaliteit veroorzaken, mag hun nefaste invloed op het voortbestaan van populaties niet onderschat worden. Zo inhibeert cadmium bijvoorbeeld het vrijkomen van acetylcholine bij de brulkikker (*Rana catesbeiana*), waardoor de prikkeloverdracht van zenuwen naar spieren verstoord wordt (Hayashi & Takayama 1978). Maar ook verhoogde concentraties aan sporenelementen kunnen schadelijk zijn. Zo heeft men vastgesteld dat larven van brulkikkers die voorkomen in natuurlijke waters geïnfiltrerd met afvoerwater van sedimentatiebekkens van koolas, een sterk verminderde mobiliteit hebben. Hierdoor vergroot hun kans op predatie, wat op zijn beurt een invloed kan hebben op het al dan niet voortbestaan van de populatie. Oorzaak hiervan zou een hogere seleniumconcentratie in hun natuurlijk waterhabitat zijn tengevolge van uitloging van geoxideerd en beter in water oplosbaar selenium. Dit selenium zou de zwavelverbindingen in het collageen (eiwitbestanddeel van het bindweefsel) in de staart van de larve vervangen, waardoor een verminderd motorisch vermogen van de staartspieren optreedt (Raimondo *et al.* 1998).

Intensivering van de landbouw en het hierbij overvloedig gebruik van een groot gamma aan chemicaliën heeft niet enkel voor een algemene achteruitgang van de soorten en van de populatiedensiteit gezorgd, maar bovendien ook de populatiesamenstelling gewijzigd. Onderzoek in intensieve landbouwgebieden rond Turew in Polen heeft uitgewezen dat in minder dan twintig jaar alle er voorkomende soorten amfibieën een sterke achteruitgang hebben gekend. Van de 3 soorten groene kikkers die er leven is *R. ridibunda* nu verdwenen en kende *R. lessonae* een sterke achteruitgang. Enkel de *R. esculenta* hybriden, en dan vooral de triploïde RRL-vormen, blijken meer weerstand te bieden aan chemische pollutie en stand te houden in de waterpartijen van landbouwgebieden. Maar ook in deze populaties bereikte slechts 0.2 % van alle larven de metamorfose. Dat deze *R. esculenta*-populaties zich handhaven, is enkel het gevolg van de massale productie van eieren (Berger 1987, 1988c).

Ook de invloed van huishoudelijke detergentia mag niet onderschat worden. Deze producten, op basis van alkylsulfonaten en polyfosfaten, verminderen de oppervlaktespanning van het water en veroorzaken reeds in minimale concentraties van 0.001 tot 0.008 % een totaal afsterven van legsels en larven van groene kikkers (Günther & Plötner 1986).

# Anomalieën bij groene kikkers

Zoals bij veel andere diersoorten manifesteren zich in natuurlijke populaties van groene kikkers diverse anomalieën, die al dan niet van genetische oorsprong zijn. Vele van deze afwijkingen hebben een traumatische oorzaak of zijn het gevolg van een bacteriële, mycotische of parasitaire infectie: ontbreken van vingers, ontbreken van een oog, vergroot neusgat, enz. Dikwijls zijn ze het gevolg van een onvolledige predatie en komen over de diverse ontwikkelingsstadia slechts in een laag percentage voor (Dubois 1979). Maar vermoedelijk is dit aantal anomalieën wel onderschat daar in veel gevallen getraumatiseerde dieren vroegtijdig afsterven aan een secundaire infectie en uiteraard niet opgemerkt worden.



Een van de meest voorkomende anomalieën bij groene kikkers is de aanwezigheid van een hoger aantal poten (polymelie) of vingers (polydactylie) dan normaal. Deze afwijkingen zijn het gevolg van hyperregeneratie tijdens het embryonale of larvale stadium, na een ontsteking bij verwondingen. Polymelie (fig. 46a) en polydactylie (fig. 47) zijn onder de anuren vooral bekend bij groene kikkers. Ook bij de Noord-Amerikaanse stierkikker (*Rana catesbeiana*) komt dit frequent voor (fig. 46b).

Fig. 46a. Polymelie bij de groene kikker (*R. esculenta*). (Lit Dumeril 1865)

Iets heel bijzonder zijn afwijkingen die door een teratogeen virus veroorzaakt worden en bekend staan als "Anomalie P" (Rostand 1952a, b, c, d, 1959, 1962). Dit virus komt voor in het spijsverteringsstelsel van sommige lokale vispopulaties, zoals zeelt (*Tinca tinca*) en paling (*Anguilla anguilla*), en zou vooral inwerken tijdens het larvaal stadium van de groene kikkers (Rostand & Darré 1968, 1969). In groenekikkerpopulaties waarin "Anomalie P" is vastgesteld, ligt het aantal dieren met afwijkingen vrij hoog. Bij de larven kan dit tot 70 % van het totaal aantal oplopen (Rostand 1971). Deze afwijkingen manifesteren zich vooral als polydactylie, polymelie (Duméril 1865) en brachymelie (verkorting van de ledematen) en hun frequentie van voorkomen varieert van jaar tot jaar. In sommige jaren worden geen larven met afwijkingen vastgesteld, terwijl in andere jaren het aantal monstrueuze larven kan oplopen tot 80 %. Larven met een vrij ernstige monstruositeit, zoals bv. brachymelie, zijn in hun bewegingen sterk benadeeld, zodat ze nog in het larvaal stadium of kort na de metamorfose vroegtijdig afsterven of uitgeschakeld worden. Anomalie P is niet beperkt tot bepaalde lokaties, maar komt over een groot deel van Europa voor. Het teratogeen virus zou kikkerpopulaties treffen in Frankrijk, Zwitserland, Duitsland, Oostenrijk, Nederland, Rusland,



Griekenland, Polen en Marokko (Dubois 1979).

Afwijkingen bij groene kikkers worden soms ook genetisch bepaald. Het zijn genen die vooral de pigmentatie van de huid en de ogen van de kikkers beïnvloeden.

Het kleurpatroon bij groene kikkers is afhankelijk van een reeks pigmentcellen die zich in de opperhuid bevinden. Melanophoren en melanocyten bevatten melanine, die de huid zwart of bruin verkleurt. Guanophoren bevatten purinen (o.a. guanine, hypoxanthine en adenine) en geven een weerschijnend effect aan de huidcellen. Xantophoren en erythrophoren zijn geel- en rood-gepigmenteerde cellen die pteridine en carotenoïde bevatten. De huidkleur van een groene kikker wordt bepaald door de relatieve aanwezigheid en de rangschikking van al die verschillende pigmentcellen en door de hoeveelheid pigment in de respectieve cellen. Onder de amfibieën zijn het vooral de kikkers die zeer frequent hun huidskleur veranderen, van licht naar donker of omgekeerd, naargelang de grootte van de melanocyten. Deze kleurverandering wordt gecontroleerd door het melanocyten-stimulerend hormoon (MSH), dat geproduceerd wordt door de voorste lob van de schildklier. Naast dit hormonaal gecontroleerd proces kunnen ook mutaties optreden. Elke mutatie die zowel de aanwezigheid van de pigmentcellen onderling als de aanwezigheid van pigment binnen de cellen zelf wijzigt, zal aanleiding geven tot een kleurvariant of op zijn minst een wijziging in kleurpatroon.



Fig. 46b. Polymelie bij een larve van de stierkikker (*R. catesbeiana*). (Foto: H. Willocx)

Een van de meest bekende kleurvarianties bij amfibieën is albinisme, waarbij 2 vormen onderscheiden worden: echte albino's en partiële albino's of flavinismen. Eerstgenoemde karakteriseren zich door rode ogen en het totaal ontbreken van pigment, bij laatstgenoemde is de huidskleur niet doorschijnend maar wit, geel of oranje. Het ontbreken van pigment wordt veroorzaakt door recessieve genen, maar mogelijk spelen ook metabolische factoren (zoals hormonale deficiëntie of anomalieën in het centraal zenuwstelsel) een rol, in het bijzonder bij partiële albino's (Smith-Gill et al. 1972).

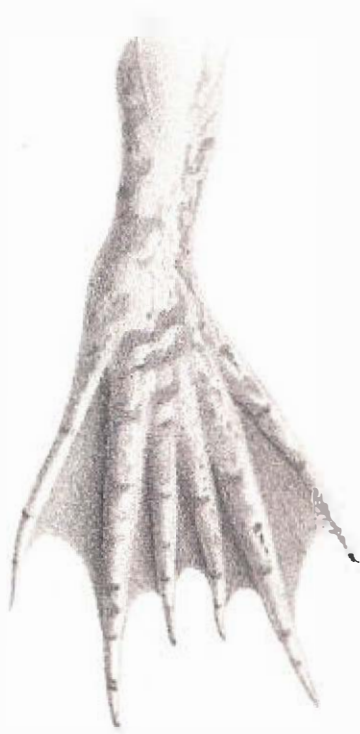


Fig. 47. Polydactylie bij de groene kikker (*R. esculenta*). (Uit Dumeril 1865)

In tegenstelling tot bij andere amfibieën komt albinisme niet zo frequent voor bij groene kikkers en worden meldingen van albino groene kikkers eerder als een rareiteit aanzien. Niettemin zijn gevallen bekend bij een *R. lessonae* en een *R. esculenta* uit Duitsland (Marik 1995; Meyer & Grosse 1997), bij een *R. lessonae* uit de Tsjechische Republiek (Zavadil 1994) en bij een *R. ridibunda* uit Joegoslavië en enkele exemplaren in Nederland (Gabriel 1987; Hofstra 1997a). De 2 eerstgenoemde en een meerkikker uit Nederland waren echte albino's, de andere waren partiële albino kikkers.

Een ander kleurpatroon dat iets frequenter zou voorkomen bij groene kikkers is melanisme. Melanotische kikkers hebben een olijfwarte rug en een doorzichtige huid op de buik en de iris van 1 of van beide ogen is donkerbruin in plaats van normaal goudkleurig (Rostand 1953; Rostand & Darré 1970, Dubois & Vachard 1971; Günther 1990; Fischer 1999). De donkere pigmentatie van de huid normaliseert zich doorgaans na de eerste winterperiode, maar de donkerbruine kleur van de iris blijft ("anomalie N"). Kruisingen

van melanotische kikkers met normale soortgenoten hebben aangetoond dat ook bij deze kleurafwijkingen recessieve genen een rol spelen.

Heel wat algemener bij groene kikkers zijn de zogenaamde "blauwe kikkers" (fig. 48a, b), waarvan het aantal in sommige populaties kan oplopen tot 4 % van het totaal aantal dieren (Dubois 1979). Deze varianten zijn o.m. gesignaleerd in de vallei van de Loire (Dubois 1979) en in de Argonne (pers. waarnemingen) in Frankrijk en in Friesland waar blauwe kikkers zowel in populaties van *R. esculenta* als van *R. ridibunda* gesignaleerd worden (Hofstra 1997b, 1999). Ook op sommige plaatsen in Vlaanderen, o.m. in de vijver van het Ecologisch Centrum "De



Fig. 48a. Een "blauwe groene kikker" uit Drachten, Nederland. Deze meerkikker (*R. ridibunda*) is bezet met kobaltblauwe vlakken. (Foto: J. Hofstra)

Bosrand" te Gontrode, worden blauwe individuen van de groene kikker gesignaleerd. Bij deze kleurvarianten ontbreekt bij veel dieren, zowel op de rug als op de bovenkant van de ledematen, elk spoor van geel en groen. Andere dieren zijn dan weer niet-uniform blauw en bezitten een mozaïekpatroon van blauwe vlekken op een groene grondkleur.



Fig. 48b. Cyanisme bij een kikker uit Kimsward (Nederland).  
(Foto: J. Hofstra)

De blauwe huidkleur wordt veroorzaakt door het ontbreken van xantophoren in de huid van de kikker of door een gebrek aan pigment in die cellen. Groene kikkers verkrijgen namelijk hun normale grondkleur door een mengeling van blauw en geel pigment, maar als het geel pigment achterwege blijft wordt de kikker blauw. Dit verschijnsel wordt cyanisme genoemd.

Tot op heden is het nog altijd niet duidelijk of cyanisme genetisch bepaald wordt of dat het voorkomt onder invloed van omgevingsfactoren of beiden. In elk geval zijn er bij sommige groene kikkers ontogenetische veranderingen waar te nemen. Zo zijn er individuen gesignaleerd die kort na de metamorfose groen gekleurd waren en een jaar later blauw werden (Dubois 1979).

## Historiek, morfologie en biologie van de verschillende soorten groene kikkers

### 1 *Rana lessonae* Camerano, 1882

Lessonna's groene kikker

Poelkikker

Kleine groene kikker

#### Derivatio nominis

Genoemd naar de Franse naturalist R.P. Lesson (1794-1849), die verschillende geïllustreerde werken schreef over de natuur, meestal over vogels. Hij schreef o.m. 3 bekende werken over kolibries.

## Synonymie

*Rana esculenta* var. *sylvaticus* Koch, 1872 (Ber. Senckenb. Naturf. Ges. 1871-1872: 150). Types: onbekend. Terra typica: omgeving Frankfurt am Main (50°07' N, 08°40' O), omgeving Rödelheim, Hengster bij Offenbach, Duitsland. Teruggebracht tot omgeving Frankfurt/Main door Mertens & Wermuth 1960 (Die Amphibien und Reptilien Europas, Dritte Liste nach dem Stand von 1. Januar 1960, Frankfurt/Main, Waldemar-Kramer: i-xi + 1-264). In synonymie met "*Rana esculenta*" door Boulenger 1898 (Tailless Batr. Eur. 266). Reeds in gebruik door *Rana sylvatica* LeConte, 1825 (Annals Lyc. Nat. Hist. New York 1(2): 282). In synonymie (subjectief senior synoniem) met *Rana lessonae* door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 165).

"*Rana meridionalis*" Lataste, 1876 (Actes Soc. linn. Bordeaux 31: 13). Types: niet vermeld. Terra typica: Bondy (48°54' N, 02°28' O), Seine-Saint-Denis, Frankrijk. In synonymie door Boulenger 1898 (Tailless Batr. Eur. 271). Nomen nudum omwille van het feit dat de naam gepubliceerd werd in synonymie en niet gebruikt werd als een beschikbare naam voor 1961. In synonymie (subjectief senior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 162).

*Rana esculenta acutirostris* Lessona, 1877 (Atti r. Accad. Lincei (3) 1: 1061). Types: onbekend. Terra typica: Saluzzo (44°39' N, 07°29' O), Mondovi (44°21' N, 07°45' O), Cuneo (44°23' N, 07°32' O), zuidelijk Piemonte, Italië. Reeds in gebruik door *Rana temporaria* var. *acutirostris* Fatio, 1872 (328). In synonymie door Camerano 1882 (C.R. Soc. Franç. Avanc. Sci 10: 686) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 166) (subjectief senior synoniem).

*Rana esculenta obtusirostris* Lessona, 1877 (Atti r. Accad. Lincei (3) 1: 1061). Types: onbekend. Terra typica: noordelijk Piemonte, Italië. Reeds ingenomen door *Rana temporaria* var. *obtusirostris* Fatio, 1872 (329). In synonymie door Hotz & Bruno 1980 (Accad. Naz. Sci. XL, Mem. Sci. Fis. Nat. 98: 86) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 166) (subjectief senior synoniem).

*Rana esculenta* var. *lessonae* Camerano, 1882 (C. r. Soc. fr. Av. Sci. 10: 686). Types: niet vermeld; MSNT volgens Balletto, Cherchi, Salvidio, Lattes, Malacrida, Gasperi & Doria 1986 (Boll. Zool., Torino 53: 107). Terra typica restricta door aanduiding van lectotype (MSNT An 718.1), Balletto *et al.* 1986: Testona, ten oosten van Moncalieri (45°00' N, 07°41' O), Turijn, Italië.

"*Rana esculenta lessonae* var. *immaculata*" Camerano, 1884 (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Piemonte, Novarese, Veneto, Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169).

"*Rana esculenta lessonae* var. *maculata*" Camerano, 1884 (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Novarese, Veneto, Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur en reeds ingenomen zijn door *Rana maculata* Brocchi, 1877. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169) - Italië.

"*Rana esculenta lessonae* var. *nigrovittata*" Camerano, 1884 (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Barbarighe ten zuidwesten van Cavarzere (45°08' N, 12°05' O), provincie Venetië, Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169).

**"*Rana esculenta lessonae* var. *punctata*" Camerano, 1884** (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. (2)35: 250). Types: MSNT. Terra typica: Novara provincie (Piëmonte), Italië. Niet-beschikbare naam om reden van quadrinominale nomenclatuur en reeds ingenomen zijn door *Rana punctata* Daudin, 1802 (= *Pelodytes punctatus*). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 169).

***Rana esculenta* var. *bolkayi* Fejérvary, 1909** (Beitr. Herp. Rhonetal 20). Types: niet vermeld. Terra typica: moerassen van de Rhône aan het meer van Genève te Villeneuve (46°24' N, 06°55' O), Noville (46°23' N, 06°54' O), Roche (46°23' N, 06°56' O) en Bex (46°16' N, 07°01' O), Kanton Vaud en Bouveret (46°23' N, 06°52' O) en Collombey (46°17' N, 06°56' O), Kanton Valais - Zwitserland. In synonymie door Fejérváry 1923 (Mag. Tudom. Akd. Balkan-Kutat, Tudomán. Eredm. 1: 32) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 171) (subjectief junior synoniem).

***Rana lessonae* *pannonica* Karaman, 1948** (Prilog Herpetol. Srbije 16). Types: niet bekend. Terra typica: Obedska bara (44°42' N, 18°00' O) en Beocin (45°13' N, 19°43' O), Vojvodina, Joegoslavië; Smederovo (44°40' N, 20°56' O), Srbija, Joegoslavië; Vukovar (45°21' N, 19°00' O), Ilok (45°13' N, 19°23' O), Ludina-Vidrenjak (45°04' N, 16°35' O) en Zagreb (45°48' N en 15°58' O), Kroatië; Prud (45°04' N, 18°27' O), Bosnië-Herzegovina. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 176).

Camerano beschreef de poelkikker (fig. 49) als een variëteit van *R. esculenta*. Eertijds werd hij trouwens als een kortbenige variant van de groene kikker beschouwd. Wanneer de achterpoten naar voren gestrekt worden, dan reikt het hielgewricht (tibiotalarsaal gewricht) meestal niet tot de ogen. Dit is een kenmerk om hem te onderscheiden van de andere groene kikkers. *R. lessonae* is de kleinste soort van de Europese groene kikkers en bereikt een lichaamslengte (kopromplengte of KRL) van maximaal 70 mm, maar meestal schommelt deze tussen de 45 en 55 mm. Nog een belangrijk differentiatiekenmerk is de vorm van de middenvoetsknobbel (metatarsusknobbel of callus intemus) die opvallend groot en halfmaanvormig is (fig. 50).



Fig. 49. Poelkikker (*R. lessonae*). (Foto: H. Willocx)

Wat kleur betreft, karakteriseert het merendeel van de poelkikkers zich door een grasgroene bovenkant van het lichaam, alhoewel in veel populaties ook dieren voorkomen waarbij een gedeelte van de rug een bruine tint vertoont. Soms vindt men zelfs dieren met een blauwe bovenkant. De pigmentvlekken op de rug zijn zwart tot zwartbruin en niet bruin zoals bij de meerkikker. Bij een groot deel der dieren (zowel mannetjes als wijfjes) komt een helgroene streep voor op het midden van de rug (de zogenaamde "striata"-vorm). Deze tekening wordt door een dominant allel gecontroleerd, wat wil zeggen dat enkel tussen paringen van



Fig. 50. Metatarsusknobbel van de poelkikker. Deze knobbel is opvallend groot in vergelijking met de lengte van de 1e teen. (Foto: J. Van Der Voort)

2 ongestreepte dieren analoge dieren geboren worden. De boven het trommelvlies beginnende klierlijsten zijn bronsbruin en zetten zich duidelijk van de groene rugkleur af, maar zijn wel onderbroken op het laatste deel van het lichaam. Op de flanken zijn de donkere pigmentvlekken veelal tot onregelmatige banden samengesmolten. De pigmentvlekken op de poten zijn donkerbruin tot zwart, groter dan die op de rug en eveneens dikwijls met elkaar versmolten. De buikzijde is meestal niet of zwak gevlekt.

Een zeer opvallend kleurkenmerk is de gele tot oranje grondkleur op de achterkant van de dijen.

Aan de Oostzee-kust van Midden-Zweden leven poelkikkers met een afwijkend kleurpatroon: de mannetjes zijn bruinachtig en de wijfjes bijna volledig zwart (Günther 1990).

In tegenstelling tot de meerkikker heeft de poelkikker een duidelijk seksueel dimorfisme tijdens de voortplantingstijd. De wijfjes behouden het gehele jaar door dezelfde kleur; bij de mannetjes daarentegen wordt de bovenkant citroengeel gekleurd. De mannetjes bezitten tijdens de paartijd grijze paarknobbels aan de basis van de duim en laten zich het hele jaar door onderscheiden van de wijfjes door hun forser gebouwde voorste ledematen, een kenmerk dat ook bij de meeste andere soorten groene kikkers is waar te nemen. De kwaakblazen van de mannetjes zijn niet-gepigmenteerd, zodat ze in rusttoestand bleekgrijs of roodachtig zijn en in opgeblazen toestand wit.

Het glaciaal refugium van deze soort situeerde zich meer dan waarschijnlijk in het Adriatico-Mediterraan gebied. De Post-Pleistocene verspreiding verliep langs de Alpen in zowel noordwestelijke als noordoostelijke richting. In het noorden bereikte deze soort Zweden tijdens de warme Atlantische periode.

De poelkikker is het meest van alle Europese groene kikkers aangepast aan een koeler klimaat. Dit komt doordat het Pleistoceen relictareaal van deze soort zich relatief dicht bij de ijskap bevond en de "genpool" van de populatie zich tijdens de duizenden jaren lange isolatie had aangepast aan extremere omstandigheden.

Momenteel komt de poelkikker voor vanaf Frankrijk, België en Nederland – in het zuiden van Engeland is hij op een paar plaatsen geïntroduceerd – oostwaarts door Centraal-Europa tot het stroomgebied van de Volga. Een aantal populaties komen ook voor op een beperkt gebied langs de kust van Uppland in Centraal-Zweden (Ebdal 1979). De zuidelijkste grens van het areaal wordt in Italië gevormd door de lijn Genua-Rimini (fig. 51). Verder oostwaarts volgt ze grosso modo de noordelijke grens van de Balkan-landen en van het zuiden van de Oekraïne verder noord-oostwaarts tot het Oeral-gebergte (tot ongeveer 59° O), dat de meest oostelijke grens vormt (Kuzmin 1999).

Op de meeste plaatsen in zijn verspreidingsgebied leeft hij in kleine populaties, die dikwijls vrij geïsoleerd van elkaar liggen. Hij verkiest ook doorgaans kleine waterpartijen in heidegebieden, weiden, cultuurlanden en langs bossen. Hij blijkt sterk gebonden te zijn aan oligotrofe tot mesotrofe waters op de

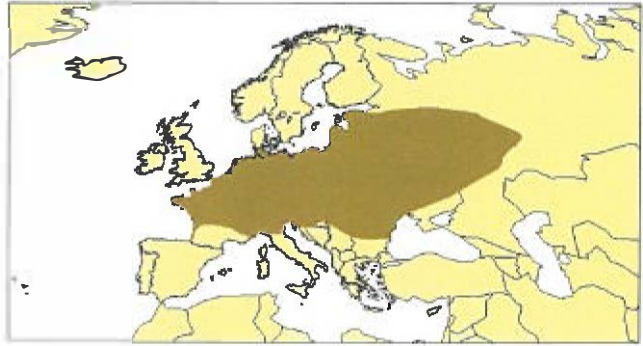


Fig. 51. Verspreidingsgebied van de poelkikker.

zandgronden (fig. 52) (Günther 1974; Berger 1988c). Zuivere populaties van poelkikkers zijn zeldzaam. Meestal leeft hij tezamen met de groene kikker. In oligotrofe tot mesotrofe wateren domineert *R. lessonae* veelal de hybride, maar in meer voedselrijke wateren domineert laatstgenoemde.

Gelet op zijn grootte en zijn veelal terrestrisch foerageergedrag, wijkt zowel de trofische als de ecologische niche van de poelkikker enigszins af van deze van de meerkikker, zodat voedselconcurrentie tussen de 2 soorten minimaal is. Net zoals



Fig. 52. Typische voortplantingsplaats van de poelkikker. Een ven in de Kalmthoutse heide. (Foto: H. Willocx)

alle andere groene kikkers karakteriseert *R. lessonae* zich eveneens als een kannibaal, die het aandurft om vrij grote kikkers van de eigen soort of andere soorten naar binnen te werken. Door de kortere achterpoten is de poelkikker een slechtere zwemmer dan de meerkikker.

De poelkikker foerageert vrij frequent op het land waar hij overwintert, alhoewel een groot aantal dieren dit ook in het water doet. Met behulp van zijn grotere metatarsusknobbel kan hij zich in een zachte bodem vrij goed ingraven. Door zijn sterk terrestrisch foeragegedrag zijn migraties tussen populaties zeer gewoon. Migraties grijpen voornamelijk vanaf maart-april tot juni plaats en dan vooral bij plotse stijgingen van de temperatuur. In het

begin van de lente foerageren de kikkers ook overdag, later op het seizoen vrijwel uitsluitend 's nachts. Drastische veranderingen van de waterspiegel met al dan niet volledig uitdrogen van de waterpartijen of het ontstaan van tijdelijke nieuwe waterplassen na hevige en langdurige regen kunnen eveneens plotse migraties in kikkerpopulaties veroorzaken. In andere populaties blijkt de trouw aan de habitat tijdens de zomerperiode dan weer vrij groot te zijn (Holenweg *et al.* 2001). Tengevolge van migraties is de samenstelling van de mengpopulaties soms sterk wisselend, zowel wat betreft de geslachten als de soorten onderling (Gubányi & Creemers 1994).

Toch zijn vrij weinig exacte gegevens bekend over de afstand waarover de kikkers zich verplaatsen. Migraties bij anura zijn over het algemeen zeer beperkt, tenminste in vergelijking met deze van andere vertebraten. De afstanden die groene kikkers afleggen zijn relatief klein en beperken zich tot een tweetal km (Juszczuk 1951). Vermeldenswaardig zijn daarom de migraties van poelkikkers en groene kikkers in het Neusiedlermeer. Veel dieren uit deze gemengde populatie trekken naar de moerassige veengebieden in het zuiden van het meer om te overwinteren, over een afstand van maar liefst 15 km, wat uitzonderlijk genoemd mag worden voor kikkers (Tunner 1992). Dit trekgedrag zou enerzijds het gevolg zijn van de plaatstrouw die de dieren hebben aan een voor hen optimaal habitat, anderzijds van de geomorfologische veranderingen van het meer zelf en dit sedert het eind van het Pleistoceen. In het Pleistoceen zou het "oermeer" aan de grens met Oostenrijk en Hongarije beperkt zijn geweest tot wat nu het moerassige veengebied is in het zuidoosten van het meer. *R. lessonae* zou tijdens de opwarming vanaf het eind van het Pleistoceen dit voor hem optimaal ecosysteem gekoloniseerd hebben, vanuit een gebied ten noorden van de Alpen. Door de Post-Pleistocene depressie breidde het Neusiedlermeer zich meer noordwaarts uit en zo ontstonden voor de soort nieuwe voortplantingsplaatsen. Maar de "habitatrouw" aan de veen in het zuidoosten bleef tot op heden bewaard en met deze ook de jaarlijkse migratie vanuit de meer recent gekoloniseerde zomergebieden naar de winterhabitat in het veen (Tunner 1992).

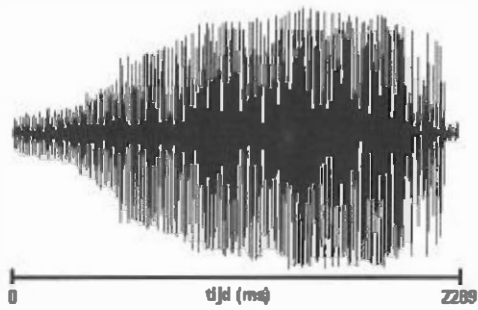


Fig. 53. Oscillogram van de paringsroep van de poelkikker (*R. lessonae*). De pulsgroepen volgen elkaar beduidend sneller op en er zijn er meer per roep dan bij de groene kikker (zie fig. 42). Kalmthoutse heide, juni 2000. Watertemperatuur: 24°C.



De voortplanting vindt plaats vanaf einde maart tot juni. De kwakende mannetjes verzamelen zich in de waterhabitat tot dichte "roepgroepen" om er te paren met hun eigen soortgenoten of met de geassocieerde hybride, de groene kikker. De paringsroep van de poelkikker (fig. 53) kenmerkt zich door een rij van op elkaar volgende pulsgroepen die door zeer korte intervallen van elkaar gescheiden zijn. Het aantal pulsgroepen per roep kan meer dan 40 bedragen. Bij verhoogde temperatuur verkort de roepduur door een afname van het aantal pulsgroepen en duur van de intervallen tussen de pulsgroepen (Schneider *et al.* 1979). Na de voortplantingsperiode gaat een groot deel van de volwassen dieren terug op trektocht in weiden en bossen. Enkel bij droog weer blijven ze aan de waterhabitat gebonden.

## 2 *Rana kl. esculenta* Linnaeus, 1758

Roessels groene kikker

Middelste groene kikker

Groene kikker

### Derivatio nominis

Naam afgeleid van het Latijnse woord "esculentus", wat eetbaar betekent. *Rana esculenta* staat dus voor "eetbare kikker".

### Synonymie

*Rana esculenta* Linnaeus, 1758 (Syst. Nat., Ed. 10, 1: 212). Type(s): niet bekend; volgens Lönnberg 1896 (Bih. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 22(4): 1-45), en Andersson 1900 (Bih. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 26(4): 1-29), is het enige overblijvende type specimen een specimen van *Rana aroalis*, zodat dit specimen niet als lectotype kan aangeduid worden omwille van de nomenclatuur-consequenties. Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 143) merken op dat het specimen, geïllustreerd door Roesel 1758 (Hist. Nat. Ran. Nost. pl. 13) als een syntype kan beschouwd worden en zo kan aangeduid worden als het lectotype van het taxon. Terra typica: "In Europa fontibus", gelimiteerd tot Centraal-Duitsland, door Mertens & Müller 1928 (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 41: 19). Terra typica restricta: Nürnberg, Duitsland, door Mertens & Müller 1940 (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 451: 18) en door lectotype aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 143-144).

*Rana vulgaris* Lacépède, 1788 (Hist. Nat. Quad. Ovip. Serpens 457), nomen novum pro *Rana esculenta* Linnaeus 1758; nec *Rana esculenta* var. *vulgaris* Massalongo 1854 (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). In synonymie (objectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 149).

*"Rana viridis"* Eichwald, 1830 (Naturhist. Skizze Litouwen 234). Types: geen. Terra typica: Volhynien, Litouwen; tegenwoordig de provincies Luck, Rovno, Zitimir, Ternopol en Hmelnickij, Oekraïne; Podolien; tegenwoordig de provincie Vinnica, het noordelijk deel van de provincie Odessa en het noordwesten van de provincie Nikolaev, Oekraïne. Nomen nudum: "*Rana viridis*" uit Eichwald's werk refereert naar Roesel von Rosenhof 1758 (Hist. Nat., Ran. Nost. pl. 13). Maar Roesel von Rosenhof volgde geen binominale nomenclatuur. Eichwald 1830 gebruikte wel een binomen, maar voegde er geen beschrijving noch diagnose aan toe. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 156).

***Rana viridis Duméril & Bibron, 1841*** (Erp. Gen. 8: 343). Types: vroeger niet aangeduid. Terra typica restricta: Nürnberg (49°27' N, 11°04' O), Duitsland, door aanduiding van het adulte wijfje, afgebeeld als *Rana viridis aquatica* in Roesel von Rosenhof 1758 (Hist. Nat., Ran. Nost. pl. 13), als lectotype. Lectotype aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160). Nomen oblitum, naam gepubliceerd in synonymie na 1758 en niet gebruikt als een beschikbare naam voor 1961. Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 13: 156) kreeg door de publicatie van Duméril & Bibron en de hiermee geassocieerde beschrijving, de naam *Rana viridis* een status in de zoologische nomenclatuur. In synonymie (objectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160).

***Rana esculenta* var. *lineata* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. Reeds in gebruik (junior eerste homoniem in het genus *Rana* Linnaeus, 1758) door *Rana lineata* Schneider, 1799 (Hist. Amph. 138). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160-161).

***Rana esculenta* var. *marmorata* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. Senior homoniem van *Rana marmorata* Hollowell, 1861 (Proc. Acad. Nat. sci. Phila 1860: 500). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 161).

***Rana esculenta* var. *roseo-virescens* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 161-162).

***Rana esculenta* var. *vulgaris* Massalongo, 1854** (Mem. Accad. Agric. Comm. Arti Verona 29: 427). Types: onbekend. Terra typica: Provincie Verona (45°27' N, 11°00' O), Veneto, Italië. Vooringennomen (junior eerste homoniem in het genus *Rana* Linnaeus 1758) door *Rana vulgaris* Lacépède, 1788 (Hist. Nat. Quad. Ovip. Serpens 457). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 161).

***Rana agrorum* Gistel, 1868** (Bl. Nat. Mensch. 165). Types: onbekend. Terra typica: niet vermeld. In synonymie door Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 55). Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 164) stellen voor een neotype aan te duiden met een specimen van *Rana esculenta* afkomstig uit de omgeving van Stuttgart of Leipzig, beide steden waar Gistel publiceerde.

**"*Rana esculenta* var. *hungarica*" Toutain, 1966** (Bull. Soc. Linn. Normandië (10) 7: 180-181). Nomen nudum volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 207) omwille van het ontbreken van een beschrijving en het gebruik van infrasubspecifieke benaming na 1960. In synonymie door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 207).

De groene kikker werd reeds door Linnaeus beschreven, maar het heeft tot in de dertiger jaren van vorige eeuw geduurd vooraleer gewag werd gemaakt van het bastaardkarakter van deze kikker. Dat hij geen gewone bastaard is, kunnen we afleiden uit het genetisch proces tijdens de vorming van de gameten. Bij die vorming is er geen toevallige scheiding van de paternale en maternale chromosomen, maar worden gameten gevormd met enkel een volledige chromosoomset van 1 van de ouderparen. Dit karakteriseert hem als een genetisch maar ook ecologisch

succesvolle bastaard. Het bastaardkarakter van *R. esculenta* heeft voor gevolg dat vele uitwendige kenmerken (zoals bv. de grootte) een intermediaire positie tussen de oudersoorten *R. ridibunda* en *R. lessonae* innemen.

Wat kleur betreft, lijkt de groene kikker (fig. 54) vrij sterk op de poelkikker. De bovenzijde van het lichaam is helgroen, grasgroen of blauwgroen met donkerbruine tot zwarte pigmentvlekken. Sommige dieren hebben ook een volledige of gedeeltelijke bruine bovenkant. De pigmentvlekken op de rug kunnen klein, zwart en cirkelvormig zijn, zoals bij



Fig. 54. Groene kikker (*R. esculenta*). (Foto: H. Willocx)

de poelkikker, of groot, bruin en met een onregelmatige vorm, zoals bij de meerkikker. Bij het merendeel der dieren is de vertebrale streep aanwezig. De buikzijde kan volledig wit zijn (vooral bij triploïde LLR-individueen), maar alle overgangen van een licht tot een sterk marmergrijs vlekkenpatroon komen voor. De vlekken op de achterkant van de dijen hebben eveneens een gele tot geeloranje kleur en die gele kleur is intensiever bij triploïde LLR-vormen dan bij diploïde typen.

Seksueel dimorfisme komt ook bij deze bastaardvorm voor. Tijdens de voortplantingsperiode zijn de mannetjes op de gehele bovenzijde van het lichaam en vooral op de kop en het voorste deel van het lichaam intenser geel gekleurd. Vooral de kleinere, triploïde LLR-mannetjes lijken opvallend veel op de mannetjes van *R. lessonae*. De kleur van de kwaakblazen varieert vrij sterk: van witachtig (LLR-typen) over grijs (LR-typen) naar donkergrijs (LRR-typen).

De metatarsusknobbel (fig. 55) is hooggewelfd maar asymmetrisch en het hoogste punt is doorgaans in de richting van de teen. Situeert het hoogste punt zich meer centraal, dan is de vorm van de knobbel niet halfcirkelvormig zoals bij *R. lessonae*, maar is hij meer afgevlakt.

De groene kikker heeft ongeveer hetzelfde verspreidingsgebied (fig. 56) als de poelkikker. Dit is uiteraard het gevolg van het feit dat deze soort voor zijn voortbestaan nagenoeg volledig afhankelijk is van de gameten van laatstgenoemde. De ecologie van beide taxa is bovendien vrij identiek en beide vormen komen dan ook over het grootste deel van het areaal syntoop voor.

In veel gebieden van het noordoosten van Duitsland, een groot deel van Denemarken, het zuidwesten van Zweden, Nederland en België bestaan vrij veel zuivere *esculenta*-populaties. In het zuiden van Groot-Brittannië zijn alle voorkomende populaties afkomstig van geïntroduceerde dieren.

Het areaal in het oosten is nog onduidelijk en veel waarnemingen uit de extreme oostelijke regio van het areaal dienen ge-  
verifieerd te worden, daar het hier vermoedelijk om waarnemingen van *R. lessonae* gaat (Gasc *et al.* 1997). Volgens Kuzmin (1999) zou het Lebyazhë-  
meer in de omgeving van de stad Kazan (55°47' N en 49°08' O) de meest oostelijke lokaliteit zijn.



Fig. 55. Afgevlakte metatarsusknobbel van de groene kikker. Let op de grootte in vergelijking met de lengte van de 1e teen.  
(Foto: J. Van Der Voort)

De groene kikker is sterker aan het water gebonden dan de poelkikker. De meeste groene kikkers overwinteren, net zoals de meerkikkers, in het water, alhoewel van beide soorten regelmatig overwinteringen op het land zijn vastgesteld (Zavadil 1994). Hij heeft ook een zeer brede ecologische niche en bezet nagenoeg alle watertypes: vijvers, grachten, kanalen, poelen in weilanden, zachtstromende rivieren, veenplassen, oevers van eutrofe meren en zelfs brakwaterplassen. Toch gaat zijn voorkeur uit naar waterpartijen met dichte vegetaties van drijfbladeren (kikkerbeet en waterlelies) of groeipakketten van ondergedoken waterplanten (hoornblad) die bijna tot boven het watervlak zijn uitgegroeid. 's Nachts verblijft het grootste deel van de kikkers, tenminste buiten de voortplantingstijd, op de bodem van de waterhabitat.

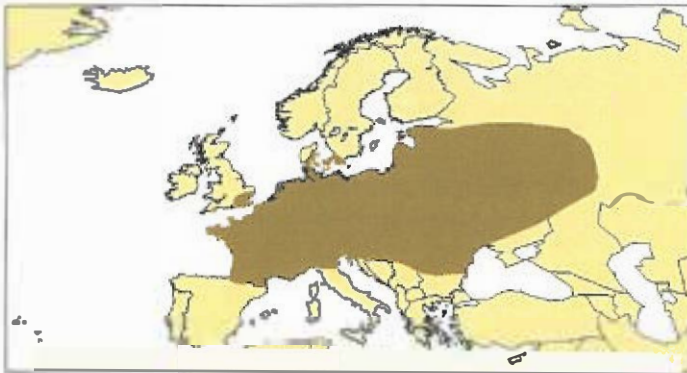


Fig. 56. Verspreidingsgebied van de groene kikker.

Tijdens de paartijd zijn ze veel aan het wateroppervlak te vinden, vooral 's avonds en tijdens de vroege nacht. Vooral de mannetjes verzamelen zich vanaf midden april tot midden juli in "roepgroepen" (fig. 37) van wel meer dan dertig dieren. Sommige groene kikkers migreren vanuit hun winterverblijf naar de copulatieplaatsen. Andere overwinteren en paren in hetzelfde waterverblijf. Migrerende kikkers kunnen soms heel vroeg in het jaar waargenomen worden, bij zacht weer zelfs in januari! Groene kikkers migreren vooral in de voortplantingsperiode (tijdens de lente), in volle zomer bij regenweer en in de herfst (Juszczyk 1951).

De paringsroep gelijkt sterk op die van de poelkikker, vooral deze van de triploïde LLR-typen. De intervallen tussen de pulsgroepen zijn langer dan bij de poelkikker, zodat ze op het oscillogram duidelijker te onderscheiden zijn (zie fig. 42 en 53). Ook bij deze kikker is de duur van de intervallen afhankelijk van de omgevingstemperatuur en worden ze korter naarmate de temperatuur hoger is. Copulaties grijpen vooral plaats op de warmere plaatsen in de waterhabitat en een wijfe kan meerdere eiklumpen afzetten. Zo heeft men een waarneming van een wijfe dat op 1 dag 7 legfels van 200 tot 300 eieren afzette (Günther 1990).



*Fig. 57. Voortplantingsbiotoop van de groene kikker te Wetteren. Groene kikkers zijn niet zo kieskeurig wat hun biotoop betreft, maar hebben toch een voorkeur voor vegetatierijke waterplassen.*

De groene kikker is vooral insectivoor en voedt zich met tweevleugeligen, kevers en vliesvleugeligen. Verder staan ook slakken, spinnen, regenwormen, amfibieën en kleine zoogdieren op zijn menu. Zijn voedselspectrum is volledig afhankelijk van het voedselaanbod en wordt gedomineerd door die prooien die gedurende dat tijdstip van het jaar in zijn habitat voorkomen.

Predatie van prooien grijpt zowel op het land als in het water plaats en de meeste kikkers foerageren vooral van 's namiddags tot in de vroege avond. Doorgaans zijn het "sit and wait"-predators, wat trouwens ook geldt voor alle andere groene kikkers. Ze zitten rustig op een buit te wachten langs de oever van de waterhabitat, om die vervolgens met een snelle sprong te verschalken.

### 3 *Rana ridibunda* Pallas, 1771

Pallas' groene kikker

Meerkikker

Grote groene kikker

#### Derivatio nominis

Soortnaam afgeleid van het Latijnse woord "ridere", wat lachen betekent. Pallas vergeleek de roep van de meerkikker met deze van een menselijke lach.

#### Synonymie

*Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Reise Russ. Reichs 1: 458). Type(s): onbekend. Terra typica: Kaspische Zee, Volga en Jaico (Rusland en Kazachstan); gelimiteerd tot Gurjev (47°07' N, 41°56' O) door Mertens & Müller 1928 (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 41: 20). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 149) is een beschrijving van een neotype nodig om het terra typica restricta te valideren.

*Rana gigas* Gmelin, 1789 (Syst. Nat., Ed. 13, 1053). Types: onbekend. Terra typica: Iran ("Perzië"). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 150) is een beschrijving van een neotype uit Iran noodzakelijk om de naam te stabiliseren. In synonymie door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 119) en Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 57). Reeds in gebruik door *Rana gigas* Walbaum, 1784 (= *Bufo marinus*).

*Rana persica* Schneider, 1799 (Hist. Amph. 1: 149). Inruilnaam en objectief synoniem voor *Rana gigas* Gmelin, 1789.

*Rana cachinnans* Pallas, 1814 (Zoographia rosso-asiatica 3: 15). Types: onbekend. Terra typica: Kaukasus, langs de route van G黚denstadt's reis, G黚denstadt (Kayserl. Akad. Wiss. 1787: 1-511 en Kayserl. Akad. Wiss. 1791: 1-552). Terra typica restricta: Krymskij Poluoostrov (Krim), Ukraine door lectotype aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 151) van adult specimen afgebeeld in Pallas 1842 (Icones Zoographia rosso-asiatica. 3: pl. 1, fig. 2). In synonymie met *Rana esculenta* door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 118). Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 38) lieerde deze vorm met de huidige *Rana ridibunda*. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 151).

*Rana caucasica* Pallas, 1814 (Zoographia rosso-asiatica 3: 7). Types: onbekend. Terra typica: Kaukasus, langs de route van G黚denstadt's reis, G黚denstadt (Kayserl. Akad. Wiss. 1787: 1-511 en Kayserl. Akad. Wiss. 1791: 1-552). Pallas 1814 (15) gebruikte de beschrijving van deze soort uit G黚denstadt's manuscript, maar hij voegde er wel aan toe dat G黚denstadt de naam *Rana bufoides* gebruikte. Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154) en conform artikel 50.1 van de Code (4e editie) is Pallas de auteur van de naam *Rana caucasica* en niet G黚denstadt. Deze naam moet volgens hen gestabiliseerd worden door de beschrijving van een neotype uit de Kaukasus. In synonymie (met *Rana esculenta*) door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 119) en Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 38). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154).

"*Rana bufoides*" G黚denstadt in Pallas, 1814 (Zoographia rosso-asiatica 3: 15). Type: geen. Terra typica: Kaukasus, langs de route van G黚denstadt's reis, G黚denstadt (Kayserl. Akad. Wiss. 1787: 1-511 en Kayserl. Akad. Wiss. 1791: 1-552). Nomen nudum volgens Dubois

& Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154) gepubliceerd als synoniem van *Rana caucasica* in Pallas 1814. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 154).

***Rana esculenta* var. *tigrina* Eichwald, 1831** (Zool. Special. 166). Types: onbekend. Terra typica: Perzië (= Iran). Reeds in gebruik door *Rana tigrina* Merrem, 1820 (= *Rana tigerina* Daudin, 1802 (64, pl. 20)) en junior eerste homoniem in het genus *Rana* Linnaeus, 1758. Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 156) suggereren eveneens deze naam te stabiliseren door een neotype te beschrijven en hiervoor hetzelfde specimen te gebruiken als voor de neotype-beschrijving van *Rana gigas* Gmelin, 1789, waardoor beide namen in een objectieve synonymie geplaatst worden. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 156).

***Rana dentex* Krynicki, 1837** (Bull. Soc. Nat. Moscou 3: 63). Syntypes: vermoedelijk verloren. Terra typica: Podkumok rivier (44°14' N, 43°36' O in de omgeving van "Kaleniczenkow", Stavropol, Rusland en een met riet begroeid meer bij Stavropol (45°02' N, 41°59' O). Terra typica restricta: Podkumok door Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 57) en door aanduiding van een lectotype door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157) van het adult mannetje afgebeeld op pl. 2 en beschreven op p. 65 (4e specimen) van Krynicki 1837. In synonymie met *Rana esculenta* door Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 119). Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 38) lieerde deze vorm met de huidige *Rana ridibunda*. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157).

**"*Rana taurica*" Bonaparte, 1840** (Mem. R. Accad. Sci. Torino (2)2: 443). Types: geen. Terra typica: Krymskij Poluostrov (Krim), Oekraïne. Nomen nudum, voor het eerst gepubliceerd als een synoniem van *Rana esculenta* en niet meer gebruikt als een beschikbare naam voor 1961 (Art. 11.6.1 van de Code, 4e editie). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 160).

***Rana fortis* Boulenger, 1884** (Zoologist 220). Syntypes: MCZ 6822-30 (volgens Narbour & Loveridge 1929 (Bull. Mus. Comp. Zool. 59: 327)) en MNHN 84.254-256 (volgens Guibé 1950 "1948" (Cat. Types Amph. Mus. Natl. Hist. Nat. 26)). Terra typica: meerachtige uitlopers van de rivier Spree nabij Berlin (52°31' N, 13°24' O), Berlijn, Duitsland. Lectotype (MNHN 1884.255, adult mannetje) beschrijving door Dubois en Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 170). In synonymie door Boulenger 1885 (Zool. Rec. 21: 16), Barbour & Loveridge 1929 (Bul. Mus. Comp. Zool. 59: 327) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 170) (subjectief junior synoniem).

***Rana florinskii* Katschenko & Schipatschev, 1913** (Ann. Mus. zool. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg 18: 232-236). Types: onbekend. Terra typica: Tomsk (56°30' N, 84°58' O), Rusland. In synonymie door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172). Deze auteurs (Zool. Polon. 39: 207) vermelden ook dat het specimen, beschreven door Katschenko & Schipatschev, mogelijk een uit een laboratorium ontsnapt individu kan zijn. In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172).

***Rana mangischlakensis* Ahl, 1925** (Zool. Anz. 65: 19). Holotype: vermoedelijk in het ZMB, een juveniel, KRL = 26 mm (volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172)). Terra typica: Mangyslak (44°00' N, 54°30' O). In synonymie (subjectief junior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172).

De meerkikker (*R. ridibunda*) werd reeds in 1771 beschreven door Pallas, na zijn reis door Siberië en het gebied ten noorden van de Kaspische Zee. Het was vooral de roep van de kikker die deze onderzoeker opviel en Pallas vergeleek die met

een menselijke lach. De soortnamen *bedriagae* en *kurtmuelleri* worden nu gebruikt voor de sterk verwante populaties uit respectievelijk Klein-Azië en Griekenland.

De meerkikker (fig. 58) is de grootste soort van alle Europese groene kikkers en kan een lichaamslengte van meer dan 130 mm bereiken, uitzonderlijk zelfs tot 150 mm (Günther 1990). Uit Rusland is zelfs een exemplaar van 170 mm bekend (Günther 1990). Het merendeel der dieren blijft met een maximumlengte van 140 mm en 250 g lichaamsgewicht heel wat kleiner.



Fig. 58. Meerkikker (*R. ridibunda*). (Foto: H. Willox)

Opvallend is de ontogenetische verandering in de vorm van de snuit: bij jonge dieren is deze spits, maar met het ouder worden wordt de snuitpunt meer afgerond. De grote ogen staan vrij bovenaan op de kop en zijn door een relatief smalle tussenuimte van elkaar gescheiden. De neusopeningen staan dicht bij de snuitpunt dan bij de ogen.

Een zeer belangrijk kenmerk, dat hem onderscheidt van de poelkikker, is de lengte van de achterpoten. Buigt men de achterpoot naar voren, dan reikt het hielgewricht bij *R. ridibunda* minstens tot het oog en veelal tussen het oog en de snuitpunt



Fig. 59. Metatarsusknobbel van de meerkikker. (Foto: H. Willox)

of zelfs tot de snuit, wat niet het geval is bij de poelkikker. Bij de groene kikker, de bastaardvorm, treden uiteraard ook voor dit kenmerk intermediaire toestanden op. De metatarsusknobbel (fig. 59) heeft bij deze soort dikwijls de vorm van een spitse driehoek. Veelal is hij ook afgevlakt (trapeziumvormig) en kleiner dan de andere taxa van het *R. esculenta*-complex.

Naast bovenvermelde morfometrische waarden karakteriseert de meerkikker zich door zijn kleur en tekening van de bovenkant van het lichaam. Individuen uit de Centraal-Europese populaties hebben doorgaans een olijfbroene kleur, die op de rug donkerder is dan op de flanken. De kop is bleker, vooral bij de mannetjes tijdens de paartijd. De dorsale grondkleur kan ook bruin- of grijs- of geelachtig zijn. Blauw getinte exemplaren zijn een grote zeldzaamheid. Meer naar het zuiden toe (Balkan) hebben de meerkikkers dikwijls een grasgroene rugkleur. Het merendeel



der meerkickers in Centraal-Europa bezit een lichtgroene of gele rugstreep, maar in veel populaties is dit "striata"-type ondervertegenwoordigd. De soorten van het groenekikkercomplex kunnen in hun dorsaal kleurpatroon nogal variabel zijn. Naast het "striata"-type kent men ook dieren met een gevlekt ("maculata"), fijn gestippeld ("punctata") en zelfs met een uniform patroon waarbij streep en vlekken ontbreken (Borkin *et al.* 1979).

De buikzijde is vuilwit en veelal duidelijk gevlekt. De kleur van de kwaakblazen varieert van grijs naar zwartgrijs. Een goed differentiatiekenmerk met de 2 andere taxa van het *R. esculenta*-complex is de grondkleur en het marmerpatroon van de achterkant van de dijen. Bij de meerkikker is die grondkleur meestal vuilwit tot lichtgrijs en is er een bruine tot olijfgroene marmertekening. De poelkikker en de groene kikker hebben een gele tot geelgroene grondkleur en een zwarte marmer-tekening. Voor een vergelijkende morfologie met de poelkikker en de groene kikker: zie tabel 2

Het centrum van het verspreidingsgebied wordt gevormd door het Pontomediterraan gebied en de Kaspische regio, waar de soort zijn optimale ecologische condities zou hebben. Van hieruit zou hij vooral in het postglaciaal naar Centraal- en Oost-Europa zijn gemigreerd en bereikte hij Frankrijk in het westen en de Baltische Kust in het noorden.

Het huidig verspreidingsgebied (fig. 60) strekt zich uit van Frankrijk, Nederland en België in het westen, oostwaarts door Centraal-Europa (het noorden van

Duitsland, het noorden van Polen en de Baltische staten vormen er de meest noordelijke limietregio), en de zuidelijkste helft van Rusland tot het Balkasj-meer in het oosten. Het zuiden van zijn areaal wordt gevormd door de Balkan, Roemenië, Moldavië en Oekraïne en verder oostwaarts tot de Kaspische depressie in het zuidoosten van Rusland. In Italië is hij beperkt tot het uiterste noordoosten, nl. de

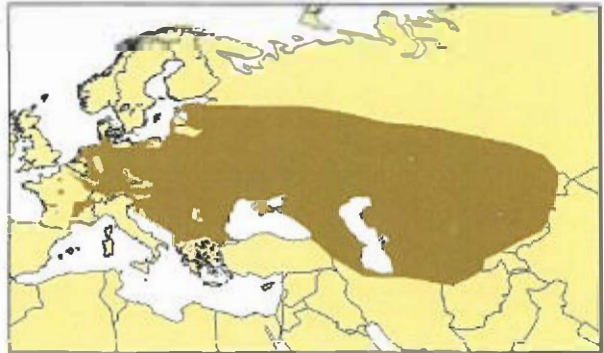


Fig. 60. Verspreidingsgebied van de meerkikker. Het areaal is naar het westen toe meer versnipperd. In West-Europa zijn heel wat populaties niet autochtoon.

Karst-gebieden van Trieste. In Azië komt hij voor in alle zuidelijke gebieden van de voormalige USSR, het noordoosten van Anatolië en de noordelijke regionen van Iran, Afghanistan en Pakistan. In de zuidelijke ex-Sovjetrepublieken ontbreekt de meerkikker wel in sommige woestijnregio's, maar in waterrijke gebieden is deze soort zeer talrijk en worden er tot meer dan 3000 kikkers per ha geteld (Kuzmin 1999).

De streek rond het Balkasj-meer vormt de meest oostelijke grens van zijn natuurlijk verspreidingsgebied, maar de soort werd ook geïntroduceerd op diverse plaatsen in het oosten van Siberië en vormt er momenteel geïsoleerde populaties

(zoals bv. in de Altai-regio). De meest oostelijke populatie bevindt zich in Yakutskstad (62°02' N, 129°39' O), Oost-Siberië (Kuzmin 1999). Deze allochtone populatie leeft dus heel dicht bij het verspreidingsgebied van de Oost-Palearctische *R. nigromaculata*.

In West-Europa is de meerkikker vermoedelijk enkel autochtoon in de bovenvallei van de Rijn en in sommige andere gebieden in het oosten van Frankrijk en in het noorden van Nederland (Friesland), Noord- en Zuid-Holland en het Utrechtse plessengebied. De meeste waarnemingen van meerkikkers in Nederland komen trouwens uit het deel van Nederland ten noorden van de grote rivieren (Sparreboom 1981; Bergmans & Zuiderwijk 1986). In de meeste andere regio's van West-Europa werd hij geïntroduceerd, met doorgaans een snelle kolonisatie van aansluitende regionen als gevolg. Zo heeft deze soort sedert begin 1970 zeer veel waterpartijen van mediterraan Frankrijk gekoloniseerd (Crochet, Geniez, mond. med.). In ons land worden meerkikkers vooral gevonden in de scheldevallei tussen Wetteren en Gent en in de vallei van de Dijle in de omgeving van Leuven en Waver (pers. waarnemingen). In de provincie Brabant komt deze soort op heel wat plaatsen voor (Percsy, mond. med.). Alle populaties zouden gegroeid zijn uit accidenteel of vrijwillig uitgezette dieren. Antropogene introductie van deze soort greep ook plaats in het noordwesten van Italië (Ligurië) en zelfs in veel andere plaatsen van het kernareaal. Op veel plaatsen waar *R. ridibunda* werd geïntroduceerd, gebeurde dit meestal ten nadele van de verwante autochtone soorten, *R. esculenta* en *R. lessonae* (Hofer-Polit 1998; pers. onderzoek). De meerkikker is immers een sterke concurrent. Ook de achteruitgang van andere soorten amfibieën is vermoedelijk te wijten aan introducties van meerkikkers (Massemin & Cheylan 2001).

Zoals reeds eerder vermeld, is de ecologische amplitude van *R. ridibunda* in zijn kernareaal veel groter en bezet hij daar een grote verscheidenheid aan waterpartijen. Hij leeft er ook in kleine, geïsoleerde waters. Meer noordwestelijk, in Centraal-Europa, zou hij meer specifiek zijn wat habitat betreft en vooral zonnige, vegetatierijke, grote (doorgaans meer dan 2000 m<sup>2</sup> groot) en traagstromende waters prefereren (fig. 61) (Günther 1974; Heym 1974; Rybacki & Berger 1994). Hetzelfde geldt voor zijn verticale verspreiding: in het oosten van Duitsland en in Polen is de meerkikker een laaglandvorm en komt hij niet boven de 350 m voor, terwijl hij in Zuid-Europa en de Kaukasus waterpartijen boven de 2000 m hoogte bezet (Rybacki & Berger 1994; Gasc *et al.* 1997). Dit verschijnsel, dat we trouwens bij heel veel soorten waarnemen, staat in de biologie bekend als het "Kühneltse principe" (Böhme 1978) en bepaalt dat een soort in het centrum van zijn areaal een grote verscheidenheid aan biotopen bezet (de soort is euryok). In de limietregionen van het areaal is de niche beperkt tot meer favorabele habitats: de soort wordt sterk. Het is bekend dat randpopulaties veelal geografisch geïsoleerd zijn, zodat er geen genenflux meer is tussen die populaties en hun conspecificen uit het kernareaal. Deze perifere populaties karakteriseren zich daardoor als sterkere "genetische eenheden", met een beperkte adaptatie aan diverse ecologische situaties (Mayr 1963).



Fig. 61. Een klassiek biotoop van de meerkikker in Centraal-Europa, Biebrza-rivier in Polen.

Verscheidene onderzoeken hierover geven echter soms tegenstrijdige resultaten. Aanvankelijk werd bijvoorbeeld de biotoop van de meerkikker in Nederland beschreven als plaatsen met vrij veel en grote wateren (Wijnands 1977). Latere inventarisaties hebben aangetoond dat de meerkikkerpopulaties in Nederland zich ook in kleine waters ophouden. De kans bestaat echter ook dat het hier gaat om meerkikkers die recent vanuit hun kernareaal, al dan niet onvrijwillig, zijn geïntroduceerd en die dus over een brede ecologische niche beschikken. De eerder vermelde meerkikkerpopulatie in de vallei van de Schelde bijvoorbeeld gedijt opvallend goed in een biotoop met kleine vijvers en grachten en heeft zich de laatste jaren sterk uitgebreid.

In tegenstelling tot de poelkikker overwintert de meerkikker overwegend in het water, vooral in het oostelijk deel van zijn verspreidingsgebied (Kaspische Zeegebied) (Günther 1990). Maar in sommige streken van Midden-Azië is van deze soort ook overwintering in holen van knaagdieren vastgesteld (Kuzmin 1999). De meerkikker zou zeer gevoelig zijn aan schommelingen van het zuurstofgehalte in het water en vrij snel doodgaan bij te lage concentraties aan zuurstof. Dichtgevroren wateren veroorzaken soms de dood van vele honderden meerkikkers (Berger 1982). Daarentegen blijken meerkikkers vrij resistent te zijn tegen biotooppollutie. In de vroegere Sovjet-Unie wordt de meerkikker vrij frequent aangetroffen in chemisch sterk verontreinigde waters (Kuzmin 1999). Ook in ons land worden meerkikkers waargenomen in grachten met huishoudelijk afvalwater.

De meerkikker plant zich relatief laat in het voorjaar voort. Bij zacht weer zijn veel kikkers reeds in maart op de paaiplaatsen te vinden, maar het duurt soms nog 3 tot 6 weken voor men de eerste legfels aantreft. De voortplantingsperiode strekt

zich ook uit over meerdere weken. In Centraal-Europa schommelt die tussen 15 en 45 dagen (Heym 1974; Obert 1975). In Polen zouden de wijfjes geslachtsrijp zijn bij een lichaamslengte van 72.5 mm en een gewicht van 32.7 g (Berger & Uzzell 1980). Skrzypiec (1964) houdt er iets hogere waarden op na, respectievelijk 89 mm en 50.9 mm.

Karakteristiek zijn de bewegingen en het akoestisch gedrag van de mannetjes op de paaiplaatsen. Deze zwemmen en duiken regelmatig in het water. Komt een ander mannetje in hun directe omgeving, dan springt het sterkste en meest agressieve dier op het andere om het onder water te drukken. Meermaals ziet men tijdens deze gevechten ook een afwisselend elkaar bespringen.

De roep van de meerkikker is duidelijk verschillend van deze van de beide andere taxa van het *esculenta*-synklepton en is reeds van bij het begin van de voortplantingstijd (einde april – begin mei) duidelijk te horen. De roep wordt gekarakteriseerd door op elkaar volgende "kè-kè-kè-kè-kè-kè-kè"-tonen die soms vrij kort zijn. De pulsgroepen zijn duidelijk van elkaar gescheiden (fig. 62). Niet zelden hoort men bij deze basisgroepen een duidelijk scherp "pfiif"-geluid.

In de omgeving van Guryev in Kazachstan, het terra typica resticta van de soort, bedraagt het aantal pulsgroepen per roep gemiddeld 8. De pulsgroepen hebben een gemiddelde duur van 50.2 ms, met intervallen tussen de groepen van 44.04 ms en een totale duur van de roep van gemiddeld 693.32 ms, en dat bij een watertemperatuur van 20°C (Schneider & Egiasarjan 1991). Vrijwel een gelijkaardige structuur in de paringsroep vindt men bij de meerkikkers uit Armenië en Thracië (Schneider & Egiasarjan 1989; Schneider & Sinsch 1992; Schneider et al. 1993) en bij deze uit Centraal-Europa (Günther 1990).

*R. ridibunda* is een dominante soort. Door zijn grootte en zijn voedselgedrag (kan een veel grotere diversiteit aan prooien aan) bezit hij een sterke competitiviteit t.o.v. andere, syntoop voorkomende amfibieën. De meerkikker is, net zoals zijn verwanten, hoofdzakelijk insectivoor: tweevleugeligen, kevers, spinnen, mieren, sprinkhanen, rupsen, vlinders, enz. staan op zijn menu. De samenstelling van zijn dieet wordt bepaald door het voedselaanbod, vandaar dat dagactieve insecten die vooral aan de oevers van het water foerageren nog al eens de hoofdschotel vormen. De meerkikker eet ook nog regenwormen en slakken en staat eveneens bekend als piscivoor en carnivoor. Kikkers en hun larven, hagedissen, jonge ringslangen, vogels en kleine zoogdieren staan op zijn menu. Zelfs het eten van eigen soortgenoten komt vrij frequent voor. Hij is trouwens onder alle groene kikkers de meest uitgesproken kannibaal. Meerkikkers deïnzzen er niet voor terug om soortgenoten tot 78 mm lengte naar binnen te werken (Kuzmin 1999)!

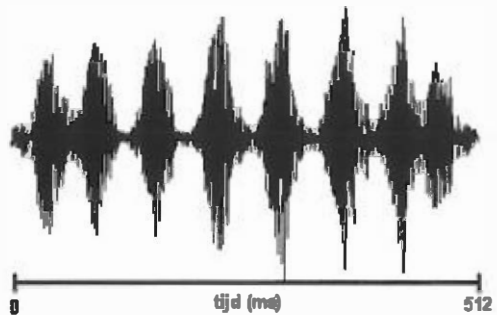


Fig. 62. Oscillogram van de paringsroep van de meerkikker (*R. ridibunda*). Allochtone populatie, afkomstig uit de omgeving van Kalofer, ten westen van Kazanliik, Bulgarije. Wetteren, 14 juni 2001. Watertemperatuur: 22°C.

Morfokenmerk	<i>R. lessonae</i>	<i>R. esculenta</i>	<i>R. ridibunda</i>
KRL/TL	> 2.2	> 2.0	< 2.0
TL/CIL	< 7.0	7.0-8.5 6.0-7.5 (LLR) 8.0-10.0 (LRR)	> 8.0
DPL/CIL	< 2.1	2.0-2.5 (LR) 1.8-2.3 (LLR) 2.5-3.0 (LRR)	> 2.3
callus internus	halfcirkelvormig	hooggewelfd, hoogste punt richting teenpunt	spitshoekige driehoek of trapeziumvormig
tibiotarsaal gewricht	niet tot oog	intermediair: niet tot oog, tot oog tot oog	tot oog
dorsale kleur	groen, zelden bruin; zwak gevlekt	groen, dikwijls bruin; matig gevlekt	olijfbruin-vuilgroen; sterk gevlekt
binnenkant bovendij	zwart gemarmerd op gelige tot oranjegele grondkleur	idem zoals <i>R. lessonae</i>	donkerbruin of groen gemarmerd op witachtige tot olijfgroene grondkleur

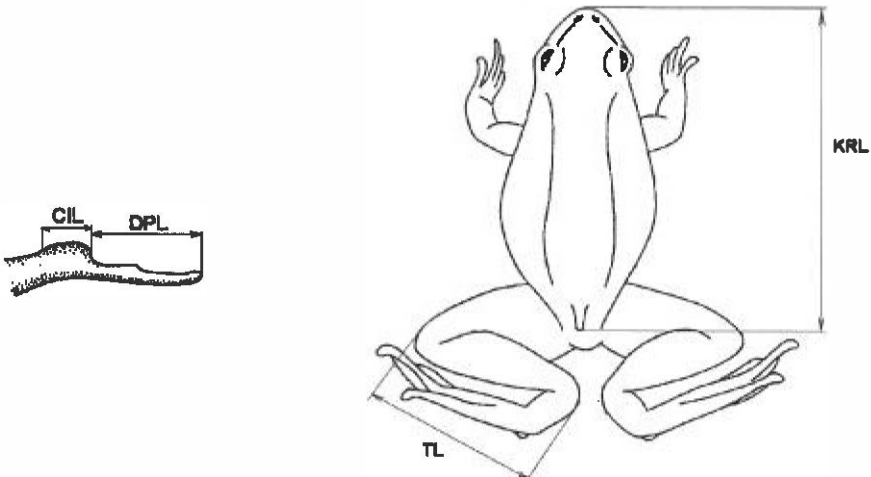
Tabel 2. Vergelijkende morfologie van het *R. esculenta*-synklepton. (Naar Günther 1990)

KRL = kop-romp-lengte (mm), gemeten van de punt van de snuit tot het extreme uiteinde van het stuitbeen

TL = tibia(scheenbeen)-lengte (mm)

CIL = callus internus(metatarsusknobbel)-lengte (mm)

DPL = digitus primus(eerste teen)-lengte (mm), gemeten vanaf het distale uiteinde van de callus internus tot de punt van de teen



## 4 *Rana perezi* Seoane, 1885

Perez' groene kikker

Iberische groene kikker

### Derivatio nominis

Genoemd naar Spaanse ontdekkingsreiziger en schipper J. Perez uit de 18e eeuw, die o.m. de NW-kusten van Amerika exploreerde.

### Synonymie

*Rana "hispanica" Fitzinger, 1826* (Neue Classif. Rept. 64). Type: geen. Terra typica: Spanje. Nomen nudum volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 155) omdat deze naam voor het eerst gepubliceerd werd door Fitzinger maar zonder beschrijving.

Dit bleef ook zo in Bonaparte 1838 (Fascicolo XXII, Roma Salviucci 202) en Tschudi 1838 (Classification der Batrachier, Beuchâtel, Petipierre 41: 80). Schreiber 1875 (Herpetol. Eur. 118) citeerde verkeerd dat de naam ook zou gebruikt zijn door Michahelles 1830 in Isis von Oken 1830 (160). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 155) werd de naam *Rana hispanica* maar beschikbaar in Bonaparte 1839 (Icon. Fauna Ital. Arminal. Vert. pl. 81) (beschrijving door indicatie). In synonymie met wat eerder als *Rana "esculenta"* werd beschouwd door Steindachner 1867 (Reise Freg. Novara, Amph. 16) en met *Rana perezi* (subjectief senior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 155).

*Rana calcarata* Tschudi, 1838 (Classif. Batr. 40). Holotype: specimen afgebeeld op pl. 1, fig. 1 van deze publicatie. Terra typica: Spanje. Vooringenomen naam door *Rana calcarata* Michahelles, 1830 (= *Pelobates fuscus*). In synonymie (subjectief senior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157).

*Rana perezi* Seoane, 1885 (Zoologist 1885: 171). Syntypes: MNHN 1889.596 en MCZ 6832, volgens Barbour en Loveridge 1929 (Bull. Mus. Comp. Zool. 59: 327). Lectotype, MCZ 6832, adult wijfje, KRL = 63.6 mm, aanduiding door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 170). Terra typica restricta: La Coruña (43°22' N, 08°23' W), Galicia, Spanje.

De groene kikkers van het Iberisch Schiereiland zijn fylogenetisch nauw verwant met de kikkers uit het noorden van Afrika (*R. saharica*) en vormen hiermee meer dan waarschijnlijk een adelphotaxon (Plötner 1998).

De Iberische groene kikker (fig. 63) bereikt een lichaamslengte van 50 tot 80 mm en de wijfjes zijn,



Fig. 63. Iberische groene kikker (*R. perezi*). (Foto: H. Willocx)

zoals bij de andere groene kikkers, gemiddeld groter dan de mannetjes. Uitzonderlijk bereiken de wijfjes een lichaamslengte van 90 tot 100 mm. Deze kikker onderscheidt zich van de meerkikker door zijn kleinere afmetingen, zijn relatief kortere tibialengte, zijn slanker lichaam en zijn scherpere snuit. Hij verschilt van de poelkikker en de groene kikker door zijn vlakkere en kortere metatarsusknobbel en het ontbreken van geel op de achterkant van de dijbenen.

Volgende relatieve waarden zijn karakteristiek voor de Iberische groene kikker:  $TL/CIL < 9.0$  en  $DPL/CIL > 2.5$ . De kleur van de bovenkant van het lichaam varieert zeer sterk: van groen, bruin tot grijs. Bij de meeste dieren zijn donkerbruine pigmentvlekken met onregelmatige randen te zien. Deze vlekken zijn op de achterpoten zeer groot en dikwijls tot banden versmolten. Veel individuen bezitten een duidelijke lichtgele vertebrale streep. De kwaakblazen zijn grijs en de dorsolaterale klierband bronsbruin. De buikzijde is vuilwit en grijs gevlekt en die vlekken zijn soms in een netwerk samengevlochten. In zijn geheel lijkt *R. perezi* wat grootte en kleur betreft vrij sterk op *R. ridibunda*.

De Iberische groene kikker is ook gekenmerkt door een sterk genetisch polymorfisme, dat vermoedelijk het resultaat is van isolaties in meerdere refugia tijdens Pleistocene ijstijden. Ten noorden van de Pyreneeën is echter dit polymorfisme minder uitgesproken, wat op een post-Würm-kolonisatie wijst (Hotz *et al.* 1994).

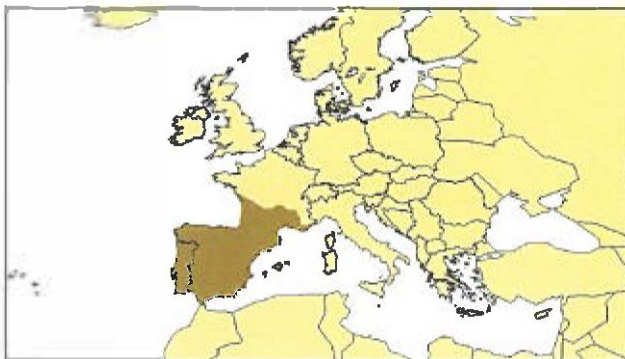


Fig. 64. Verspreidingsgebied van de Iberische groene kikker.

Het natuurlijk verspreidingsgebied (fig. 64) van de Iberische groene kikker strekt zich uit van het zuiden van Frankrijk (Camargue, zuidelijke Rhône, Charente), zuidwaarts over nagenoeg het gehele Iberisch schiereiland (uitgezonderd in enkele bergregio's in de Pyreneeën en het Cantabrisch gebergte) tot het zuiden van Portugal en Spanje. Hij komt ook voor op de Balearen (Mallorca, Ibiza, Menorca en Formentera, alhoewel recente waarnemingen voor de 2 laatstgenoemde gebieden ontbreken). De soort werd geïntroduceerd op de archipels van Madeira en het Kanarisch gebied. Recent zou hij ook vrijwillig of onvrijwillig in diverse andere Europese regio's zijn geïntroduceerd, o.a. in Wallonië waar specimens vooral in de omgeving van vijvercentra worden gesignaleerd.

*R. perezi* is vrij sterk aan het water gebonden en bezet dan ook diverse waterpartijen: stromen, rivieren, meren, spaarbekkens, moerassen, poelen, irrigatiesystemen, enz. Ook in zijn macrobiotoop is hij weinig kieskeurig: wouden, mediterrane "garrigues", cultuurgronden, tuinen en parken, rotsachtige streken en berggebieden (tot 1500 m in de Pyreneeën en 2000 m in de Sierra de Gredos).



Fig. 65. Een riviertje in Extremadura, Spanje: een van de typische habitats die door de Iberische groene kikker bezet worden.

Op het Iberisch schiereiland is hij nog altijd vrij algemeen, maar de laatste jaren zijn niettemin heel wat favorabele waterbiotopen tengevolge van pollutie en demping verdwenen. In Frankrijk is hij trouwens op veel plaatsen vrij schaars geworden. De voortplantingsperiode is vrij lang. Alhoewel de meeste paringen plaatsgrijpen tijdens de maanden april en mei, worden tijdens de zomermaanden ook nog vrij veel jonge larven gevonden.

*R. perezi* heeft een vrij gevarieerde paringsroep (fig. 66). In de Camargue in het zuiden van Frankrijk lijkt deze vrij sterk op de roep van *R. esculenta*. Bij 19°C bedraagt de gemiddelde duur van de paringsroep 498.94 ms. Er zijn gemiddeld 11.97 pulsgroepen per roep, die elk gemiddeld 5.75 pulsen bevatten. De gemiddelde duur van een pulsgroep is 31.28 ms, deze van de intervallen tussen de pulsgroepen 13.30 ms. De mannetjes produceren enkele roepen ofwel in series. In het laatste geval zijn er gemiddeld 3.82 (s.d. = 3.69) roepen per serie te noteren. Bij hogere temperaturen vermindert de duur van de roep, zowel als gevolg van het verminderen van de

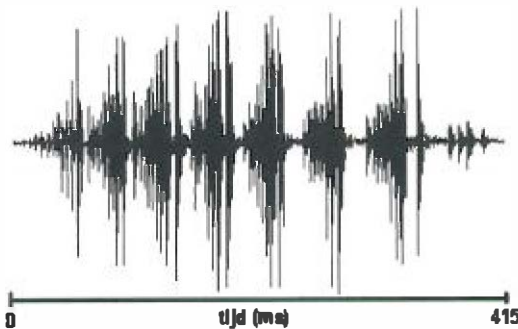


Fig. 66. Oscillogram van de paringsroep van de Iberische groene kikker (*R. perezi*). Specimen uit Extremadura, Spanje. Watertemperatuur: 21°C.

duur van de roep, zowel als gevolg van het verminderen van de duur van de pulsgroepen zelf als van hun intervallen (Schneider & Steinwarz 1990).



## 5 *Rana kl. grafi* Crochet, Dubois, Ohler & Tunner, 1995

### Grafs groene kikker

#### Derivatio nominis

Genoemd naar de wetenschapper J.D. Graf die, samen met Karch en Moreillon, in 1977 het hybridogenetisch voortplantingsproces bij het taxon beschreef.

#### Synonymie

*Rana grafi* Crochet, Dubois, Ohler & Tunner, 1995 (Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris (A) 17: 11-30). Holotype: MNHN 1993.3374, adult wijfe, KRL = 111.0 mm. Terra typica: tussen Lussan (44°09' N, 04°22' O) en La Bastide, Gorges de l'Aiguillon, Gard, France. Paratypes: MNHN 1993.3375-3376, adulte wijfes, tussen Lussan en La Bastide, Gorges de l'Aiguillon; MNHN 1991.76, adult wijfe; MNHN 1991.78, adult wijfe; MNHN 1991.79-80, subadulte wijfes; MNHN 1991.82, subadult wijfe; MNHN 1991.85, juveniel mannetje; MNHN 1991.86, adult mannetje, alle uit Faraman (43°25' N, 04°43' O), 2.5 km ten westen van Salin-de-Giraud, Bouches-du-Rhône; MNHN 1991.98-99, juveniele mannetjes, Astouin (43°32' N, 04°24' O), 10 km ten noorden van Saintes-Maries-de-la Mer, Bouches-du-Rhône; MNHN 1991.671 en MNHN 1991.674, juveniele mannetjes, Bac du Petit Sauvage (43°29' N, 04°25' O), 5 km ten noordwesten van Saintes-Maries-de-la Mer, Bouches-du-Rhône.

Uit elektroforetisch onderzoek van verschillende enzymen bij groene kikkers in het zuiden van Frankrijk kon men afleiden dat in de omgeving van Goudargues (Dept. Gard) individuen voorkomen die voor de helft het genoom bezitten van *R. perezi* en voor de andere helft het genoom van *R. ridibunda* (Graf et al. 1977). Gedurende de meiose elimineren deze kikkers het *perezi*-genoom en geven de *ridibunda*-chromosomen klonaal door. *R. grafi* behoort dus, net als onze inheemse groene kikker, tot een hybridogenetisch complex.

Grafs groene kikker (fig. 67) is een grote soort. De wijfes bereiken een gemiddelde lengte van 80.16 mm (s.d. = 19.76, n = 5) (Crochet et al. 1995). De bovenzijde van het lichaam is bruin en bezet met brede, donkere vlekken. Op de achterpoten bevinden zich donkere banden. De buikzijde is vuilwit en bruin gemarmerd. Hij differentieert zich van *R. perezi* door zijn



Fig. 67. Volwassen mannetje van Grafs groene kikker (*R. grafi*) uit het zuiden van Frankrijk (Lac Salagou, Dpt. Hérault). (Foto: H. Willocx)

grotere zwemvliezen tussen de tenen en zijn hoger gewelfde metatarsusknobbel. De intervomerale ruimte zou eveneens een belangrijk kenmerk zijn om de beide

taxa van elkaar te onderscheiden. Deze is zeer nauw bij *R. grafi* en breder bij *R. perezi*. Van *R. ridibunda* onderscheidt hij zich door zijn smallere kopbreedte, zijn kortere vierde teen, zijn minder ontwikkelde zwemvliezen tussen de tenen en door de afstand tussen het oog en het trommelvlies die kleiner is dan de helft van de diameter van het trommelvlies. Bij *R. ridibunda* zou die afstand groter zijn dan de helft van de diameter van het trommelvlies (Crochet *et al.* 1995).

Het verspreidingsgebied (fig. 68) van dit klepton strekt zich uit over het zuiden van Frankrijk, van de Camargue zuid- en westwaarts over de regionen van Banyuls-sur-Mer en Toulouse tot Bayonne en het noorden van de Landes. In het noorden van Spanje wordt hij gesignaleerd ten zuidoosten van Bilbao, oostwaarts over de streek van Zaragoza tot de regio van de Ebro-delta. Deze



Fig. 68. Verspreidingsgebied van Grafs kikker.

delta in het zuiden en de omgeving van Lyon is tot op heden het zuidelijke en noordelijke randgebied van het taxon (Arano *et al.* 1994).

Over geheel dit gebied is deze hybride vrij algemeen verspreid en zou het areaal zich zowel in zuidelijke als noordelijke richting nog altijd verder uitbreiden (Crochet, pers. med.).



Fig. 69. Biotoop van Grafs groene kikker: Lac Salagou in de Hérault, mediterraan Frankrijk. In dit stuwmeer waar zich aan de oevers vrij grote rietkragen ontwikkeld hebben, leeft deze grote kikker geassocieerd met de Iberische groene kikker.

De pulsgroepen van de paringsroep van Grafs groene kikker volgen elkaar trager op dan bij de Iberische groene kikker, zodat zijn roep vrij goed gelijkt op de roep van de meerkikker. Deze kikker heeft ook nog een vrij eigenaardige afweertroep, waarbij hij, bv. als hij vastgenomen wordt, dikwijls een aanhoudend en schreeuwend geluid produceert.

## 6 *Rana bergeri* Günther, 1986

Bergers groene kikker

Italiaanse groene kikker

### Derivatio nominis

Genoemd naar de Poolse wetenschapper L. Berger, de belangrijkste voorman in het onderzoek naar het voortplantingssysteem van de groene kikkers.

### Synonymie

*Rana lessonae bergeri* Günther, 1986 (In Engelmann *et al.*, Lurche und Kriechtiere Europas, Enke Verlag, Stuttgart 180). Types: niet vermeld. Lectotype, adult marnetje afgebeeld door fig. 55 van Günther 1986 (181), beschrijving door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 177). Terra typica restricta: omgeving van Rome (41°54' N, 12°29' O).

*R. bergeri* (fig. 70) is een kleine tot middelgrote soort, die in zijn lichaamsgrootte en kleur vrij goed gelijkt op onze inheemse poelkikker. Toch zijn er morfometrische verschillen tussen de beide zustersoorten waar te nemen en maakt een vergelijking van de ver-



Fig. 70. Italiaanse groene kikker (*R. bergeri*) uit de omgeving van Cariu, Corsica. (Foto: J. Van Der Voort)

houdingen TL/CIL met DPL/CIL differentiatie mogelijk. Zijn paringsroep daarentegen gelijkt zeer sterk op deze van de poelkikker (Günther & Plötner 1994). De rug is groen en bezet met zwarte vlekken en doorgaans is een helgroene vertebrale streep aanwezig. De grondkleur van de achterkant van de dijen is geel of oranje met een zwarte tot zwartbruine marmertekening. Keel en buik zijn wit tot vuilwit en dikwijls grijs gemarmerd of gevlekt. De kwaakblazen zijn wit. De Italiaanse groene kikker heeft een kortere tibia, een hogere en langere metatarsusknobbel en een smallere kop dan de hybride, *R. hispanica*, waarmee hij samen-

leeft. Het quotiënt van de verhouding kopbreedte/(afstand tussen de neusopeningen) is kleiner is dan deze van het *hispanica* -klepton. Verder zijn er ook genotypische verschillen (isoenzymen) en hebben de rode bloedlichaampjes van de hybriden een grotere diameter (Uzzell & Hotz 1979).

Een seksueel dimorfisme is vooral te zien tijdens de paartijd. De mannetjes hebben dan, in analogie met de mannetjes van de andere groene kikkers, grijs gepigmenteerde knobbeltjes op de basis van de duimen. Hun voorste ledematen zijn zwaarder gebouwd. Voor de voornaamste morfometrische ratio's van *R. bergeri*, zie tabel 3.

Morfokenmerk	<i>R. bergeri</i> (n = 45)	<i>R. hispanica</i> (n = 24)
KRL/TL	2.11 (+/- 0.07)	1.98 (+/- 0.05)
TL/CIL	7.74 (+/- 0.77)	8.78 (+/- 0.80)
DPL/CIL	2.31 (+/- 0.26)	2.59 (+/- 0.29)

Tabel 3. Morfometrische kenmerken (x +/- s.d., in mm) van *R. bergeri* en *R. hispanica*. n = aantal metingen (Naar Uzzell & Hotz 1979)

De Italiaanse groene kikker is wijd verspreid in Italië (fig. 71), tenminste ten zuiden van de lijn Genua-Rimini. Verder leeft hij nog op Corsica en Sicilië (Uzzell 1979, 1983). Wel blijkt uit moleculair onderzoek dat de populaties uit Sicilië en het zuiden van Calabrië zich genetisch differentiëren van de populaties uit de meer noordelijke gebieden van het Apennijns schiereiland (Santucci *et al.* 1996). In de gehele regio van de Po-rivier is het verspreidingspatroon van *R. lessonae* en *R. bergeri* nog onduidelijk en mogelijk komen hier intergradatiezones voor.



Fig. 71. Verspreidingsgebied van de Italiaanse groene kikker.

Het voorkomen van deze 2 nauwverwante soorten op het Apennijns schiereiland komt hoogstwaarschijnlijk door het bestaan van 2 verschillende en disjuncte refugia tijdens de laatste of 1 van de vorige ijstijden. Het refugium van *R. lessonae* situeerde zich toen vermoedelijk meer in het noordoosten van het schiereiland, dat van *R. bergeri* meer in zuidelijke regionen (Uzzell & Hotz 1979).

## 7 *Rana* kl. *hispanica* Bonaparte, 1839

Uzzells groene kikker

Italiaanse hybride groene kikker

### Derivatio nominis

Naam voor het eerst gepubliceerd als een nomen nudum, die in 1839 status kreeg in de nomenclatuur door Bonaparte (zie synonymie *R. perezi*). De door Bonaparte beschreven specimina zijn gelieerd met "Hispania et Sicilia" en vandaar de afgeleide naam *hispanica*. Het door Bonaparte als *R. hispanica* aangeduid specimen zou uit Sicilië komen en is geassocieerd met de zuidelijk hybride.

### Synonymie

*Rana hispanica* Bonaparte, 1839 (Icon. Fauna Ital. Animal. Vert. pl. 81). Holotype: specimen afgebeeld op pl. 81, fig. 5 van Bonaparte 1839, volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157). Terra typica: niet vermeld. Gelimiteerd tot Sicilië, Italië door Mertens & Wermuth 1960 (Amph. Rept. Eur. 55) en volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 157-158) de valide naam voor het klepton eertijds gekend als "Southern hybrid" of "*Rana* klepton RI" en te verkiezen boven het gebruik van deze naam voor het "non-hybrid zuidelijk taxon" of "*Rana* species I", omwille van het feit dat dit taxon mogelijk een synoniem is van *R. lessonae* en hierdoor de stabiliteit van de reeds lang gebruikte naam *R. lessonae* in het gedrang wordt gebracht.

*Rana fluviatilis* Bonaparte, 1840 (Mem. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. 2(2): 443). Types: onbekend. Terra typica: rivieren van Lombardije, Italië. In synonymie (subjectief junior synoniem) volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 158-159), die suggereren een neotype te beschrijven op basis van een zuidelijk hybride of, indien geen dergelijke vormen gevonden worden in Lombardije, een neotype te beschrijven op basis van *Rana esculenta*, afkomstig uit een rivier van noordelijk Lombardije. In dit geval zou de naam *Rana fluviatilis* beschikbaar worden voor het "noordelijk klepton".

Nomenclatuur probleem met betrekking tot de binomen *Rana bergeri* en *Rana hispanica*: het is mogelijk dat ofwel *Rana bergeri* ofwel *Rana hispanica*, ofwel zelfs beide meer noordwestelijk voorkomen dan tot nu toe is verondersteld.



Fig. 72. De "zuidelijke hybride" (*R. hispanica*), drijvend tussen eendenkroos op een waterplas op het eiland Sicilië. (Foto: J. Van Der Voort)

Deze taxa zouden zelfs het zuidoosten van Frankrijk kunnen bevolken (Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 206-207)). In dit geval dient volgens Dubois & Ohler de naam *Rana maritima* Risso 1827 eerder voorgesteld voor de Kikker van Graf (Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 155)), maar niet weerhouden (Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 206-207)) om reden van prioriteit gebruikt te worden voor *R. bergeri* of *R. hispanica*.

De Italiaanse hybride, *R. hispanica*, is een middelgrote groene kikker (fig. 72), die wat lichaamsgrootte betreft intermediair is tussen *R. bergeri* en *R. ridibunda*. Deze lichaamslengte illustreert zijn bastaardkarakter. Toch twijfelt men nog over de herkomst van het *ridibunda*-genoom, dat bij het Italiaanse klepton steeds klonaal doorgegeven wordt: ofwel via oorspronkelijke kruisingen met *R. ridibunda* of via kruisingen met *R. esculenta*. Het is echter weinig waarschijnlijk dat *R. ridibunda* in het verleden ooit sympatrisch leefde met *R. bergeri*. De hypothese dat het *ridibunda*-genoom afkomstig is van zuidwaarts migrerende *R. esculenta*-exemplaren is bovendien meer geloofwaardig en meer consistent met het feit dat de Italiaanse hybriden in de hoger gelegen bergstreken ontbreken.

De bovenzijde is bruin tot groen gekleurd en een bleekgroene vertebrale streep is al dan niet aanwezig. De grondkleur op de achterzijde van de dijen is wit tot bleekgeel en gemarmerd met bleekgrijze vlekken. De metatarsusknobbel is kleiner en vlakker dan deze van *R. bergeri*. De voor naamste lichaamsquotiënten van deze "zuidelijke hybride" zijn eveneens terug te vinden



Fig. 73. Verspreidingsgebied van de "zuidelijke hybride".

in tabel 3. Net zoals bij de sympatrisch voorkomende "goede soort", waarop hij voor zijn voortplanting parasiteert, is ook bij het klepton nagenoeg hetzelfde seksuele dimorfisme waar te nemen.

*R. hispanica* komt, ten zuiden van de lijn Genua-Rimini, voor over nagenoeg het gehele gebied en ontbreekt enkel in de hogere regionen van de Apennijnen, zoals Campo Felice, Pescasseroli, Lago Sirino en Sinni (Uzzell & Hotz 1979). Hij leeft ook op Sicilië, maar ontbreekt daarentegen op Corsica (fig. 73).

Zoals bij *R. esculenta*, die voor zijn overleving steeds afhankelijk is van het genoom van de biologische soort *R. lessonae*, valt het areaal van de Italiaanse hybride eveneens grotendeels samen met dit van de soort die hij nodig heeft voor zijn voortbestaan, nl. *R. bergeri*.

## 8 *Rana kurtmuelleri* Gayda, 1940

Schneiders groene kikker

### Derivatio nominis

Genoemd naar de Duitse professor Kurt Müller (1880-1972), die lange tijd docent was in de Oud-Griekse kunst aan de Universiteit van Göttingen.

### Synonymie

*Rana ridibunda kurt-mülleri* Gayda, 1940 (Atti Soc. Ital. Sci. nat. Mus. civ. Stor. nat. Milano 79: 267). Holotype: vermoedelijk in het ZMB, adult mannetje, KRL = 75 mm, afgebeeld door fig. 2 in Gayda 1940. Terra typica: rivier Erzen in de omgeving van Petrela, Albanië.

*Rana balcanica* Schneider & Sinsch, 1992 (Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 30: 297-315). Types: niet beschreven. Holotype: later geannoteerd als ZFMK 52825, adult mannetje, door Schneider, Sinsch & Sofianidou 1993 (60). Paratypes: ZFMK 52831-52835, adulte mannetjes, verzameld op dezelfde plaats als het holotype. Terra typica: rivier Axios, 2 km ten westen van Gefyra, omgeving Thessaloniki, Macedonië, Griekenland. Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 179) is de naam beschikbaar gemaakt door publicatie in Schneider & Sinsch 1992 (Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 30: 297-315), via een sectie van een oscillogram en sonagram van de paringsroepen van mannetjes uit de rivier Gallikos, een populatie die beschreven is als *Rana balcanica*. Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 179) beschreven een lectotype van het adult mannetje, waarvan het oscillogram afgebeeld is in fig. 2c van Schneider & Sinsch 1992. Terra typica restricta door lectotype beschrijving: Gallikos rivier (40°35' N, 22°55' O), nabij Thessaloniki, Macedonië, Griekenland. Volgens Frost 1998 (Amph. Spec. World) is deze lectotype-beschrijving overbodig en waardeloos.

Deze soort (fig. 74) lijkt sterk op de meerkikker. Enkel geavanceerde statistische methoden, zoals multivariate analyse op externe morfologische indexen, laten een discriminatie toe tussen de 2 soorten. *R. ridibunda* en *R. kurtmuelleri* zijn tweelingsoorten van de "Euraziatische lijn" en zijn reproductief van elkaar geïsoleerd (Sinsch & Eblen-kamp 1994).



Fig. 74. Een bruine variant van Schneiders groene kikker (*R. kurtmuelleri*) uit de omgeving van Messonghi, Corfu.

*R. kurtmuelleri* differentiateert zich biochemisch van *R. ridibunda* en vooral ook door zijn aparte paringsroep. Per roep worden gemiddeld 4 pulsgroepen geproduceerd, die elk, afhankelijk van de watertemperatuur, gemiddeld 27 pulsen bevatten.

*R. ridibunda* uit het noordoosten van Griekenland (Thracië) produceert 7 pulsgroepen per roep met elk 20 pulsen (Schneider & Joermann 1988; Schneider & Sinsch 1992; Schneider *et al.* 1993).

De meeste exemplaren van *R. kurtmuelleri* zijn op de rug groen gekleurd en bezitten een lichtgroene vertebrale lengtestreep op het midden van de rug. De donkergroene vlekken op de rug hebben een onregelmatige vorm en liggen bovendien onregelmatig verdeeld over de rug. De trommelvliezen zijn bronskleurig, soms groen in het midden en met een donkere rand. De kwaakblazen van de mannetjes zijn licht- tot donkergrijs. De mannetjeskickers bereiken een lichaamslengte van 72 mm; de wijfjes zijn met hun lichaamslengte van 79 mm duidelijk groter. De voorname morfometrische indexen zijn weergegeven in tabel 4.

*R. kurtmuelleri* is voor het eerst beschreven in de regio van Thessaloniki, maar hij komt ook voor over het grootste deel van Griekenland (Macedonië, Peloponnesos) (fig. 75). Enkel het uiterste noordoosten van Griekenland, namelijk Thracië en het eiland Samothraki, zou bezet worden door *R. ridibunda* (Schneider *et*



Fig. 75. Verspreidingsgebied van Schneiders groene kikker.

*al.* 1993). In het westen van Griekenland leeft *R. kurtmuelleri* op veel plaatsen (o.a. aan het Ioannina-meer) sympatrisch met de Epirus kikker (*R. epirotica*), waarmee hij regelmatig steriele hybriden vormt. Verder strekt zijn areaal zich uit over Macedonië, Kosovo en mogelijk het zuiden van Servië en Albanië. Hij komt ook voor op de Ionische eilanden Cephallonia en Zakynthos (Sofianidou & Schneider 1989; Schneider & Sinsch 1992).

Schneiders groene kikker heeft een vrij lange voortplantingsperiode, die schommelt tussen 113 en 165 dagen. De periode van het afzetten van de eieren is eveneens opvallend lang: 77 tot 113 dagen. Bij het begin van de voortplantingsperiode verzamelen de mannetjes zich in groepen en roepen ze enkel overdag. Wanneer de temperatuur boven 17°C stijgt, roepen ze ook 's nachts. De wijfjes hebben 2 legsels per jaar. De eieren worden in kleine klompjes (7 tot 11) aan de watervegetatie gekleefd, meestal 5 tot 10 cm onder het wateroppervlak. De metamorfose van de larven vangt aan in de tweede helft van juni, maar heeft zijn hoogtepunt in juli of augustus. De wijfjes zijn geslachtsrijp vanaf een lichaamslengte van 62-66 mm en een gewicht van 22-25 g en zijn, in verhouding tot gewicht en lichaamslengte, relatief vlugger geslachtsrijp dan hun *R. ridibunda*-verwanten uit Centraal-Europa (Kyriakopoulou-Sklavounou & Kattoulas 1990; Kyriakopoulou-Sklavounou 1992).



## 9 *Rana epeirotica* Schneider, Sofianidou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984

Tunners groene kikker

Epirus groene kikker

### Derivatio nominis

Genoemd naar de regio waar het grootste deel van zijn areaal zich situeert, namelijk het westen van Griekenland of Epirus, waarin ook het Ioannina-meer gelegen is.

### Synonymie

#### *Rana epeirotica* Schneider, Sofianidou & Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984

(Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 22: 363). Holotype: ZFMK 41679, adult mannetje, KRL = 48 mm. Paratypes: ZFMK 41680-41684, 5 adulte mannetjes en ZFMK 41685-41689, 5 adulte wijfjes, uit dezelfde omgeving als het holotype. Terra typica: oostelijke oever van het Ioannina-meer, 5 km ten zuiden van Amphithea, ten oosten van Ioannina (39°40' N, 20°50' O), Epirus, Griekenland.

Op basis van biochemisch onderzoek heeft men aangetoond dat er naast de meer-kikkerpopulaties op het Griekse vasteland en op de eilanden Korfu en Milos nog een tweede, dikwijls sympatrisch voorkomend taxon bestaat (Hotz & Uzzell 1982; Tunner & Heppich 1982). Laatstgenoemden doopten deze nieuwe vorm oorspronkelijk als "Korfu-Taxon". Twee jaar later werd het nieuwe taxon beschreven, vooral gebaseerd op morfologisch en bioakoestisch onderzoek (Schneider *et al.* 1984).



Fig. 76. Epirus kikker (*R. epeirotica*) uit de Ropa-rivier, Vatos, Corfu. (Foto: H. Willocx)

De kleur van de bovenzijde van het lichaam is bij de meeste dieren uniform olijfgroen en voorzien van vrij veel donkergroene, onregelmatig gevormde en grote vlekken. De helgroene streep op het midden van de rug is bij de meeste dieren sterk geaccentueerd. De flanken zijn geelachtig. De groene bovenzijde en de witte onderzijde van de dijen zijn doorkruist met bruinzwarte tot zwarte boogvormige strepen, die regelmatig in elkaar vloeien. De kwaakblazen van de mannetjes zijn tijdens de voortplantingstijd donkergrijs tot zwart; daarna zijn ze meer zacht olijfgroen. De mannetjes van *R. epeirotica* worden gemiddeld 74.39 (s.d. = 7.41, n = 49) mm lang; de wijfjes bereiken een gemiddelde lichaamslengte van 83.01 (s.d. = 7.50, n = 29) mm.

De metatarsusknobbel is driehoekig, eerder vrij klein en met ongelijke zijden. De voornaamste lichaamsquotiënten om de *Epirus* groene kikker te differentiëren van de syntoop voorkomende *R. kurtmuelleri* zijn gegeven in tabel 4.

Morfokenmerk	<i>Rana epeirotica</i>	<i>Rana kurtmuelleri</i>	Hybriden
	(n=78)	(n=26)	(n=17)
KRL/TL	2.16 (+/- 0.01)	1.92 (+/- 0.06)	2.16 (+/- 0.01)
KRL/CIL	21.16 (+/- 0.48)	16.57 (+/- 1.39)	21.16 (+/- 0.48)
KRL/DPL	7.15 (+/- 1.04)	7.49 (+/- 0.50)	7.15 (+/- 1.04)
TL/CIL	9.78 (+/- 1.04)	8.58 (+/- 0.65)	2.96 (+/- 0.25)
DPL/CIL	2.96 (+/- 0.25)	2.21 (+/- 0.21)	2.59 (+/- 0.25)

Tabel 4. Morfometrische kenmerken ( $\bar{x}$  +/- s.d., in mm) van *R. epeirotica* en *R. kurtmuelleri* en van hun hybriden.

n = aantal metingen

(Naar Schneider et al. 1984)

Een ander zeer goed differentiatiekenmerk van deze kikker is zijn paringsroep. Deze is zo typisch dat hij met geen enkele andere roep van groene kikkers kan vergeleken worden. De paringsroep (fig. 77) van *R. epeirotica* bestaat uit een serie van korte pulsgroepen van elk ongeveer 30 pulsen (Schneider et al. 1984). De duur van elke pulsgroep is afhankelijk van de watertemperatuur en varieert van 645 ms bij een temperatuur van 13°C tot 505 ms bij 24.5°C.

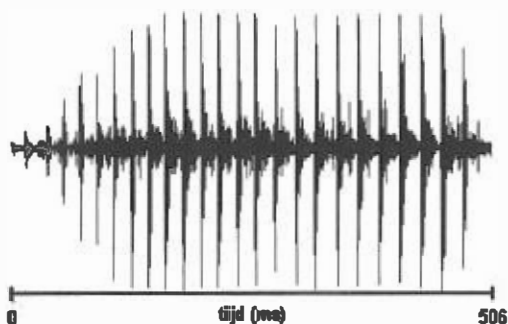


Fig. 77. Oscillogram van een pulsgroep in de paringsroep van de Epirus kikker (*R. epeirotica*)  
Specimen uit Corfu (Ropa rivier). Watertemperatuur: 22°C.

*R. epeirotica* is een endem van het Ionisch gebied. Zijn areaal (fig. 78) strekt zich uit over de provincie Epirus en het westen van de Peloponnesos in Griekenland, het eiland Kerkyra en het zuiden van Albanië (Schneider et al. 1984; Sofianidou & Schneider 1989; Schneider & Haxhiu 1992). Hij bezet

er vooral vegetatierijke meren, rivieren, moerassen en diverse kleine waterbiotopen, waarvan de meeste gesitueerd zijn beneden 100 m hoogteligging (alhoewel sommige populaties ook voorkomen boven 450 m). Het is nog een vrij algemene soort, maar aangezien hij eveneens in sterk door mensen bewoonde streken leeft, zijn diverse populaties bedreigd door pollutie. Ontelbare dieren worden eveneens

weggevangen voor consumptie. De Epirus kikker plant zich voort in juni en zou reeds in zijn tweede kalenderjaar geslachtsrijp zijn. Hij is zo sterk aan water gebonden dat hij meestal in de directe omgeving van het water foerageert, in tegenstelling tot *R. kurtmuelleri* die soms ver van het water te vinden is.



Fig. 78. Verspreidingsgebied van de Epirus kikker.

*R. epirotica* leeft op de meeste plaatsen sympatrisch met *R. kurtmuelleri*. Beide soorten hybridiseren vrij frequent en hieruit ontstaan dan steriele bastaarden, die wat roep en morfometrie betreft een intermediaire positie innemen (zie tabel 4). Het zijn dus normale bastaarden, die niet kunnen vergeleken worden met de hybridogenetische vormen en die tijdens hun meiose een toevallige verdeling van de paternale en maternale chromosomen vertonen.

De samenstelling van de *epirotica-kurtmuelleri*-mengpopulaties in een bepaald gebied kan verschillen van streek tot streek en zelfs volgens de seizoenen. Zo zal in een bepaald seizoen de populatiesamenstelling niet enkel bepaald worden door de verschillen in voortplantingsperiode van de 2 soorten, maar ook door de aard van de biotoop zelf.

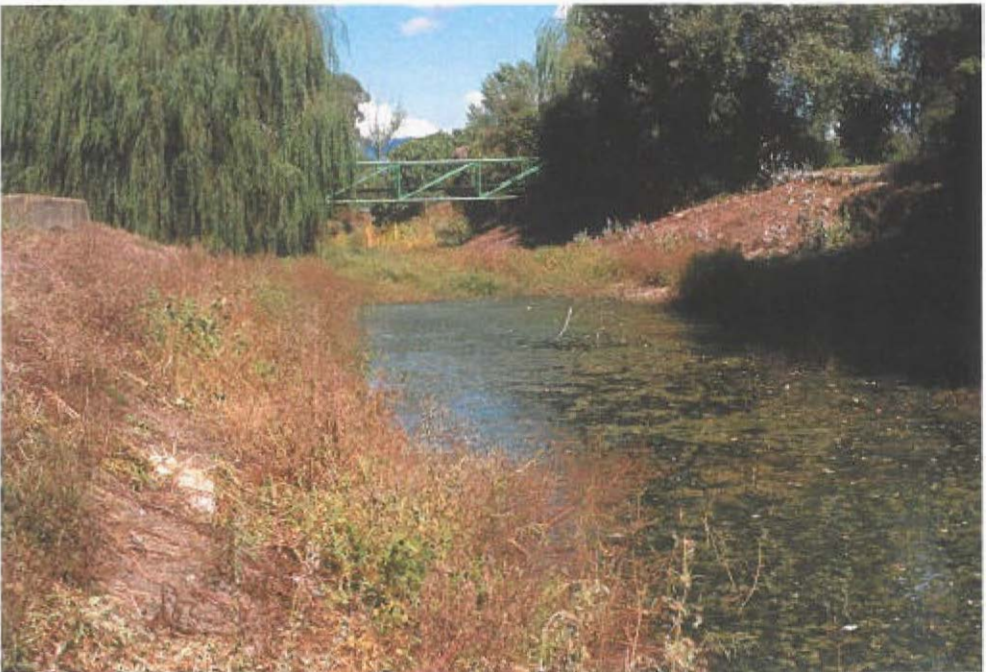


Fig. 79. Ropa rivier, Vatos, Corfu. Een van de vele waterpartijen uit het westen van Griekenland waar de Epirus kikker en Schneiders groene kikker syntoop voorkomen.

De sterk aquatische *R. epeirotica* verkiest doorgaans grotere waterpartijen, terwijl de meeste individuen van *R. kurtmuelleri* in kleinere en ondiepere meertjes te vinden zijn. Naargelang het seizoen is de samenstelling van de mengpopulaties eveneens afhankelijk van de veranderingen van de biotoop, die soms van die aard zijn dat de kikkers genoodzaakt zijn te migreren naar andere, meer permanente wateren. Enkel in grote waterpartijen blijft de samenstelling van de mengpopulaties nagenoeg constant en zijn er enkel interspecifieke verschillen in microhabitat waar te nemen. In de meeste populaties is de Epirus kikker echter sterk in de meerderheid. Hij verdraagt bovendien wateren met een hoge pH-waarde en komt zelfs in brak water voor (Sofianidou & Schneider 1989).

## 10 *Rana shqipERICA* Hotz, Uzzell, Günther, Tunner & Heppich, 1987

Hotz' groene kikker

Balkan groene kikker

### Derivatio nominis

De soortnaam is afgeleid van Shqipëria, wat in het Albanees staat voor Albanië, het land dat vermoedelijk het grootste deel van het areaal van de soort omvat.

### Synonymie

*Rana shqipERICA* Hotz, Uzzell, Günther, Tunner & Heppich, 1987 (Not. Nat. 468: 2). Holotype: ANSP 30211, adult mannetje, KRL = 71 mm. Terra typica: Skadarsko Jezero (42°14' N, 19°05' O; hoogte: 6 m), in de omgeving van Virpazar, Crna Gora, Montenegro.

De Balkan groene kikker (fig. 80) is een kleine soort, die door biochemisch onderzoek ontdekt werd aan het Scutari-meer (fig. 81), op de grens tussen Albanië en Montenegro, waar hij mengpopulaties vormt met *R. ridibunda*. Hij werd aanvankelijk gedoopt als "new Yugoslavian taxon" (Hotz & Uzzell 1982), maar werd pas enkele jaren later als een nieuwe soort beschreven (Hotz *et al.* 1987). Het is een middelgrote kikker, waarvan de mannetjes een gemiddelde lengte van 70.6 (s.d. = 7.4, n = 11) mm en de wijfjes 73.8 (s.d. 8.1, n = 20) mm bereiken.



Fig. 80. Balkan groene kikker (*R. shqipERICA*).  
(Foto: R. Günther)



Fig. 81. Het Scutari-meer aan de grens tussen Albanië en Montenegro vormt een belangrijk habitat voor de Balkan groene kikker. (Foto: H. Wilcox)

Tabel 5 geeft een overzicht van de voornaamste lichaamsquotiënten. De metatarsusknobbel is hooggewelfd, asymmetrisch en met het hoogste punt richting teen. Sommige dieren hebben echter een "ridibunda-achtige" metatarsusknobbel. De rugzijde van de mannetjes is groen tot lichtbruin en voorzien van relatief brede, bruine tot zwarte vlekken. Een lichtgroene vertebrale streep is al dan niet aanwezig. Gedurende het broedseizoen is de rug van de mannetjes veelal grasgroen tot olijfgael en zijn de vlekken sterk gereduceerd of zelfs afwezig. Uiteraard onderscheiden ze zich dan ook van de wijfjes door hun parknobbels aan de basis van de duimen. De wijfjes zijn op hun rug lichtbruin tot olijfkleurig met een chocoladebruin tot zwart vlekkenpatroon. Een opvallend gele pigmentatie strekt zich uit van de liezen en de laterale en ventrale zijde van de dijbenen tot de buik, de scheenbenen en de hielgewrichten. De buik is crèmekleurig en spaarzaam gevlekt. De kwaakblazen van de mannetjes zijn olijfkleurig tot grijs.

Zijn verspreidingsgebied (fig. 82) is eerder beperkt en naast bovenvermelde regio komt hij ook voor langs de Adriatische Kust, van de laaglanden van de



Fig. 82. Verspreidingsgebied van de Balkan groene kikker

Morfokenmerk	<i>R. shqipërica</i> (n = 50)
KRL/TL	2.01 (+/- 0.10)
TL/CIL	8.61 (+/- 0.72)
DPL/CIL	2.46 (+/- 0.24)

Tabel 5 Morfometrische kenmerken ( $x \pm s.d.$ , in mm) van *R. shqipërica*.  
n = aantal metingen  
(Naar Hotz et al. 1987)

Skadarsko Jezero-regio in Montenegro tot deze in Albanië, vanaf de Adriatische kust tot ongeveer 60 km landinwaarts. Hij bevolkt er vooral sloten, moerassen, kanalen en traag stromende rivieren.

Ook de Balkan groene kikker leeft syntoop met Schneiders groene kikker, zodat interspecifieke paringen regelmatig voorkomen. Deze hybriden hebben een verminderde fertiliteit en planten zich eveneens niet hybridogenetisch voort (Berger 1988b; Hotz & Uzzell 1983).

De paringsroep van *R. shqipërica* lijkt sterk op deze van *R. lessonae*. Sommige taxonomen beschouwen *R. shqipërica* trouwens als conspecifiek met *R. lessonae* (Schneider & Joermann 1988; Schneider & Haxhiu 1994; Sinsch & Schneider 1996).

## 11 *Rana cerigensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994 Günthers groene kikker

### Derivatio nominis

De soortnaam *cerigensis* is afgeleid van Cerigo, de Latijnse naam voor het eiland Karpathos, waar deze soort voorkomt en voor het eerst beschreven is.

### Synonymie

*Rana cerigensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994 (Not. Nat. 470: 4). Holotype: MHNG 2543.92, adult mannetje, KRL = 41 mm. Terra typica: Olympos (35°44' N, 27°11' O, hoogte: ~ 300 m), noordelijk Karpathos, Griekenland. Paratypes: MHNG 2543.93, wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos; NMW 33075.1, wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos; ANSP 35282, wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos; GNHM 3, subadult wijfje, Olympos, noordelijk Karpathos.

Günthers groene kikker (fig. 83) is een op basis van moleculair onderzoek beschreven taxon van het eiland Karpathos (op dit eiland komen geen andere soorten groene kikkers voor), dat mogelijk ook op Rhodos voorkomt.



Fig. 83. Günther's groene kikker (*R. cerigensis*). Specimen uit het noordoosten van Rhodos, Loutaní rivier. (Foto: T. Mutz)

*R. cerigensis* is een middelgrote groene kikker, met een relatief lange tibia, een vrij korte metatarsusknobbel en een middellange eerste teen. Deze groene kikker bereikt een gemiddelde lengte van 54.5 mm (s.d. = 12.2, n = 8) en is op de rug licht bruingrijs tot olijkleurig. De bruine vlekken op de rug kunnen soms ontbreken. Alle onderzochte specimens hadden geen vertebrale streep. De buik is crèmekleurig met grijze vlekjes. Voor morfometrische indexen, zie tabel 6.

De mannetjes hebben grijze kwaakblazen en produceren bij een watertemperatuur van 20°C en een luchttemperatuur van 18°C een serie roepen met een gemiddelde

Morfokenmerk	<i>Rana cerigensis</i>	<i>Rana cretensis</i>
KRL/TL	1.85 (+/- 0.08) (n = 8)	1.97 (+/- 0.15) (n = 37)
KRL/CIL	18.50 (+/- 2.20) (n = 7)	18.50 (+/- 2.70) (n = 31)
KRL/DPL	7.40 (+/- 1.10) (n = 7)	7.40 (+/- 0.80) (n = 37)
DPL/CIL	2.50 (+/- 0.30) (n = 7)	2.50 (+/- 0.30) (n = 37)

Tabel 6. Morfometrische kenmerken ( $x \pm s.d.$ , in mm) van *R. cerigensis* en *R. cretensis*.  
n = aantal metingen  
(Naar Beerli et al. 1994)

duur van 341 ms (s.d. = 44) en vrij korte intervallen van 276 ms (s.d. = 54). Iedere roep heeft een laag aantal pulsgroepen (6.0 +/- 0.9), met een duur van 57 ms (s.d. = 5) en relatief vrij lange lange intervallen van 41 ms (s.d. = 15) (Beerli et al. 1994). *R. cerigensis* zou zo'n 3 miljoen jaar geleden van zijn Anatolische verwanten zijn gedivergeerd. In zijn uiterlijk gelijkt hij opvallend sterk op *R. bedriagae* en staat er ook fylogenetisch zeer dicht bij.

Alhoewel de Rhodos- en Karpathos-populaties tot dezelfde genetische cluster behoren en voorlopig dus als conspecifiek beschouwd worden, differentiëren ze zich onderling van elkaar en dit vooral op basis van een aantal allelen die de kikkers uit Rhodos delen met deze uit Anatolië. De geografische barrière tussen Rhodos en Karpathos is 3 miljoen jaar oud; deze tussen Rhodos en het Anatolisch vasteland stamt uit het Vroeg-Pleistoceen, zo'n 1.8 miljoen jaar terug (Beerli et al. 1994).

De toekomst van de groene kikkers op Karpathos is onzeker. Omwille van langdurige droogten, de zeldzaamheid van geschikte waterpartijen en de door de mens veroorzaakte pollutie van het water zijn er op dit eiland nog maar weinig populaties aanwezig, die op de koop toe slechts een beperkt aantal individuen tellen!

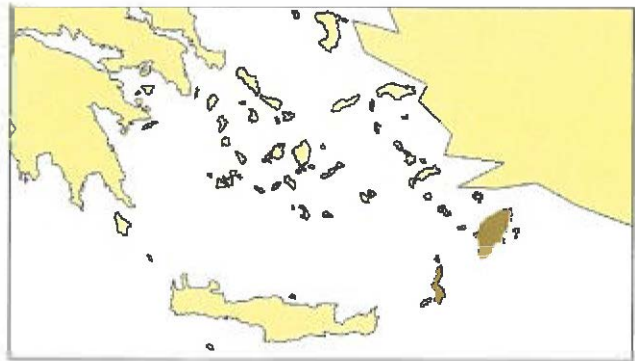


Fig. 84. Verspreiding van Günthers groene kikker in het zuidoostelijk Middellandse Zee-gebied.

## 12 *Rana cretensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994

Beerli's groene kikker  
Groene kikker van Kreta

### Derivatio nominis

De soortnaam refereert naar het eiland Kreta, waar de soort zijn verspreiding heeft.

### Synonymie

*Rana cretensis* Beerli, Hotz, Tunner, Heppich & Uzzell, 1994 (Not. Nat. 470: 2). Holotype: MHNG 2543.90, adult mannetje, KRL = 63 mm. Terra typica: Kastelli (35°30' N, 23°43' O, hoogte: 5 m), westelijk Kreta, Griekenland. Paratypes: MHNG 2543.91, wijfje, Petros-rivier nabij Gerani, noordelijk Kreta; NMW 33074.1, wijfje, Kastelli, westelijk Kreta; NMW 33074.2, wijfje, Lavris-vallei van de Geropotamos-rivier, noordelijk Kreta; ANSP 35280, wijfje, Petros-rivier nabij Gerani, noordelijk Kreta; ANSP 38281, wijfje, Kastelli, westelijk Kreta; GNHM 1, wijfje, Lavris-vallei van de Geropotamos-rivier, noordelijk Kreta; GNHM 2, Lavris-vallei van de Geropotamos-rivier, noordelijk Kreta.

Een vorm (fig. 85) van het eiland Kreta, die zowel fenotypisch als genotypisch vrij identiek is met *R. cerigensis* en die, fylogenetisch gezien, zich nog meer dan laatstgenoemde van de vormen van het vasteland (Balkan en Anatolië) zou gedivergeerd hebben. In tijd uitgedrukt zo'n 5 miljoen jaar, wat overeenkomt met de geografische isolatie van het eiland. *R. cretensis* karakteriseert zich door een combinatie van allelen die uniek zijn voor het taxon en waardoor hij zich differentieert van alle andere West-Palearctische groene kikkers (Beerli *et al.* 1994).



Fig. 85. Beerli's groene kikker (*R. cretensis*). Juveniel specimen uit de omgeving van Perama, Kreta. (Foto: H. Strijbosch)

tie van allelen die uniek zijn voor het taxon en waardoor hij zich differentieert van alle andere West-Palearctische groene kikkers (Beerli *et al.* 1994).

Het is een middelgrote kikker, met een relatief middellange tibia, een korte metatarsusknobbel en een middellange eerste teen. Deze groene kikker heeft een gemiddelde lichaamslengte van 64.6 mm (s.d. = 9.5, n = 8). Hij is op de rug lichtgrijs tot bruin gekleurd met bruine tot olijfgrijze vlekken. Af en toe worden grasgroene individuen met bruine vlekken waargenomen. Buik en keel zijn witachtig met een lichtgrijze pigmentatie. De vertebrale streep ontbreekt doorgaans. Op het achterste deel van de flanken en op de binnenkant van dij- en scheenbeen is er een opvallende gele pigmentatie. De ruglijsten zijn breed en bruin gekleurd.



Voor morfometrische indexen, zie tabel 6.

De kwaakblazen zijn donkergrijs. De mannetjes produceren bij een watertemperatuur van 20°C en een luchttemperatuur van 26°C een serie roepen met een gemiddelde duur van 646 ms (s.d. = 58), gescheiden door intervallen van 612 ms (s.d. = 30). Iedere roep heeft een hoog aantal pulsgroepen (gemiddeld 12.3 +/- 1.5) met een relatief korte duur van 32 ms (s.d. = 4) en korte intervallen van 19 ms (s.d. = 5) (Beerli *et al.* 1994).

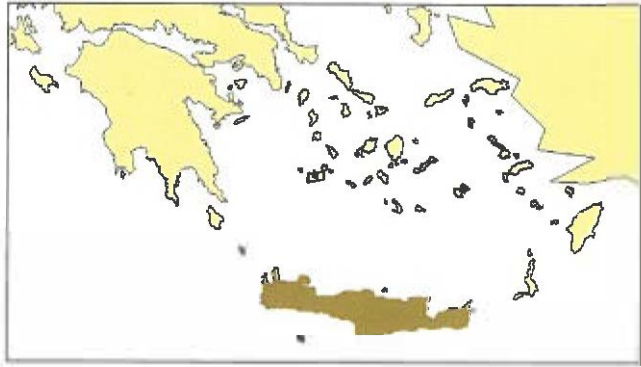


Fig. 86. Verspreidingsgebied van Beerli's groene kikker.

### 13 *Rana bedriagae* Camerano, 1882

#### Bedriaga's groene kikker

##### Derivatio nominis

Genoemd naar de naturalist en wetenschapper J. von Bedriaga (1854-1906), die doctoreerde aan de universiteit van Jena.

##### Synonymie

*Rana esculenta* var. *bedriagae* Camerano, 1882 (Bull. Assoc. Franç. 1881: 688). Type(s): niet bekend. Terra typica: Damascus (33°30' N, 36°18' O), Syria.

*Rana ridibunda caralitana* Arikan, 1988 (Istanbul Üniv. Fen Fak. Biyoloji Der. 53: 82). Holotype: ZDEU 18.1982.11, adult wijfe, KRL = 84.6 mm. Terra typica: Beyşehir Gölü (37°40' N, 31°30' O), Konya, Anatolië. In synonymie door Böhme & Wiedl 1994 (Zool. Middel East 10: 39) en door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 178) (subjectief junior synoniem).

*Rana levantina* Schneider & Sinsch, 1992 (Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 30: 297). Holotype: ZFMK 52836, adult wijfe, KRL = 81.5 mm, nadien aangeduid door Schneider, Sinsch & Nevo 1992 (Zool. Anz. 228: 102). Terra typica: nadien aangeduid als Birket Ata, 5 km ten zuiden van Hadera, Israël. Paratypes: ZFMK 52837-52840, 4 adulte mannetjes en ZFMK 52841-52844, 4 adulte wijfes uit dezelfde lokatie als het holotype. In synonymie door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 178) (subjectief junior synoniem van *Rana bedriagae* Camerano, 1882) en door Schneider & Sinsch 1999 (J. Zool. Syst. Evol. Res. 37: 67-73).

Alle "grote groene kikkers" uit Europa en het Midden-Oosten werden tot voor kort als monotypisch beschouwd, nl. als *R. ridibunda*. Er is een duidelijk genetische divergentie tussen de meerkikkers uit Griekenland en de Israëlische populaties (Nevo & Filippucci 1988; Sinsch & Eblenkamp 1994; Plötner 1998; Plötner &

Ohst 2001; Plötner *et al.* 2001). Die divergentie zou ontstaan zijn in het Midden-Pleistoceen en is van voldoende grootte om de 2 populaties als aparte soorten te beschouwen. De meerkikkers uit de Levant werden door Schneider *et al.* (1992) aanvankelijk als een aparte soort beschreven onder het binomen *R. levantina*. De wetenschappelijke soortbenaming werd afgeleid van hun areaal. Ze baseerden zich hiervoor vooral op enkele morfologische en biochemische kenmerken en op een duidelijk verschil in roepen. Uit de morfometrie van de door Schneider *et al.* beschreven Klein-Aziatische "grote groene kikkers" en de specimens uit het MNHN, Parijs, afkomstig uit de omgeving van Damascus in Syrië en reeds in 1882 door Camerano beschreven als *R. bedriagae*, blijkt dat beide taxa conspecifiek zijn. Het binomen *R. levantina* is dus een junior synoniem van *R. bedriagae* Camerano, 1882 (Dubois 1992; Dubois & Ohler 1994a).



Fig. 87. *Bedriaga's groene kikker* (*R. bedriagae*). (Foto: H. Willcox)

De kleur van de groene kikkers uit het Midden-Oosten (fig. 87) is zeer variabel. De meeste dieren zijn op de bovenkant van kop en rug bruin gekleurd, bij andere domineert een groene kleur. Veel kikkers bezitten een mediodorsale streep. De vlekken op de rug hebben onregelmatige randen en zijn donkerbruin tot donker-groen of zelfs zwart. Zeer karakteristiek zijn de grote donkere vlekken of dwarsbanden op de achterpoten. De buik is vuilwit en al dan niet grijs gemarmerd. De kwaakblazen van de mannetjes zijn donkergrijs.

De mannetjes bereiken een lichaamslengte van 62 tot 78 mm, de wijfjes van 75 tot 93 mm. Ze worden dus iets groter dan hun *R. ridibunda*-verwanten uit het noord-oosten van Griekenland (Schneider *et al.* 1992). Voor de voornaamste morfometrische data van

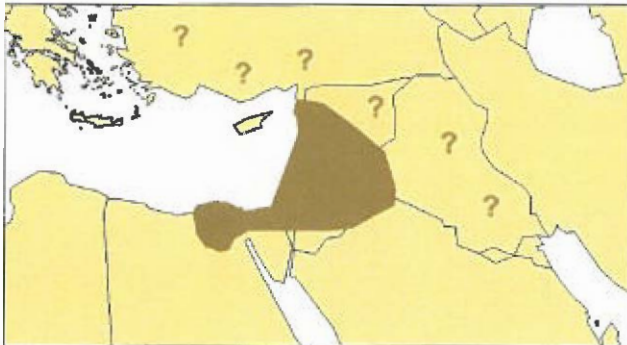


Fig. 88. Verspreidingsgebied van *Bedriaga's groene kikker*.

*R. bedriagae* uit Israël en *R. ridibunda* uit Thracië, verwijzen we naar tabel 7.

Volgens Akef & Schneider (1989) en Schneider *et al.* (1992) komt *R. bedriagae* voor in het het westen van Anatolië, Israël en de delta van de Nijl. Plötner & Ohst (2001) en Plötner *et al.* (2001) wijzen er echter op dat de populaties in het westen en

zuiden van Anatolië en deze uit Cyprus meer dan waarschijnlijk tot andere, nog te beschrijven taxa behoren (zie verder). Hierdoor zou het areaal van *R. bedriagae* eerder beperkt zijn tot het uiterste zuiden van Anatolië (Antakya-regio), het westen van Syrië, Libanon, Jordanië, het westen van Irak, het noorden van het Arabisch Schiereiland en de Sinai tot de Nijl-delta (fig. 88). In Libanon is hij zeer algemeen en wordt hij gevonden tot 1900 m hoogte (Hraoui-Bloquet *et al.* 2001). Naar het noorden en oosten toe is de areaalgrens nog onduidelijk en mogelijk komt deze soort zelfs tot in Iran voor.

De roep van de mannetjes is specifiek (fig. 89). Hij duurt gemiddeld 529.53 ms (s.d. = 130.10) en bezit gemiddeld 10.42 puls groepen, die elk op hun beurt 10.08 pulsen bevatten. Naar het einde van een serie toe zijn de roepen dikwijls lang met meer dan 20 puls groepen per roep. Er is een typisch patroon van frequentiemodulatie tijdens de duur van de roep. In de praktijk vertaalt de roep van Bedriaga's groene kikker zich door een sneller op elkaar volgend aantal geluiden dan bij de typische "lachende roep" van de meerkikkers uit Centraal-Europa. Zoals bij de andere verwanten uit de heterogene meerkikkergroep zijn sommige parameters van de roep, zoals bv. de duur van de puls groepen en hun intervallen, de pulsgroeperiode, de roepperiode en de intervallen tussen de verschillende roepen, negatief gecorreleerd met de watertempera-

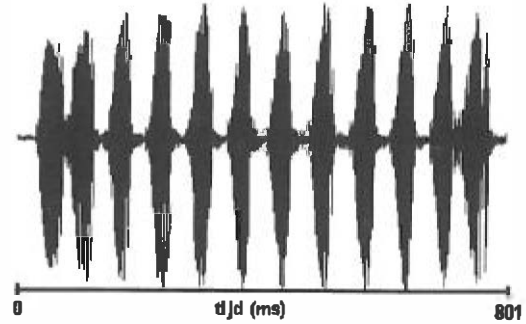


Fig. 89. Oscillogram van de paringsroep van de Bedriaga's groene kikker (*R. bedriagae*). Merxhem, allochtone populatie in vijver in tuincentrum, 14 juni 2001. Watertemperatuur: 24°C.

Morfokenmerk	<i>R. bedriagae</i>		<i>R. ridibunda</i>		P
	Wijfjes (n = 16)	Mannetjes (n = 11)	Wijfjes (n = 6)	Mannetjes (n = 12)	
KRL	83.5 (+/- 1.5)	70.0 (+/- 1.4)	77.1 (+/- 1.9)	75.6 (+/- 2.3)	
	74.7-92.8	62.5-78.5	69.5-81.5	64.0-88.5	
TL	39.9 (+/- 0.7)	35.1 (+/- 0.6)	37.1 (+/- 1.1)	37.5 (+/- 1.2)	
	36.3-44.0	32.4-38.4	33.0-39.3	31.0-44.3	
DPL	10.3 (+/- 0.3)	8.9 (+/- 0.3)	10.1 (+/- 0.5)	10.0 (+/- 0.3)	
	9.0-11.6	7.4-10.2	8.5-12.0	8.5-11.5	
CIL	4.7 (+/- 0.1)	4.0 (+/- 0.1)	4.1 (+/- 0.1)	4.0 (+/- 0.2)	
	3.5-5.5	3.6-5.1	3.7-4.5	3.5-5.0	
Ratio's	<i>R. bedriagae</i> (n = 27)		<i>R. ridibunda</i> (n = 18)		
KRL/TL	2.05 (+/- 0.02)		2.03 (+/- 0.01)		> 0.05
KRL/DPL	8.08 (+/- 0.13)		7.60 (+/- 0.13)		0.01 < p < 0.02
KRL/CIL	17.86 (+/- 0.36)		18.85 (+/- 0.28)		= 0.05
TL/CIL	8.71 (+/- 0.17)		9.25 (+/- 0.12)		0.02 < p < 0.05
DPL/CIL	2.23 (+/- 0.06)		2.49 (+/- 0.06)		0.001 < p < 0.01

Tabel 7. Morfometrische kenmerken (x +/- s.d. en spreiding, in mm) van *R. bedriagae* en *R. ridibunda* (Naar Schneider *et al.* 1992)

tuur. De duur van de pulsgroep bijvoorbeeld is gemiddeld 57.20 ms bij 19°C en 41.10 ms bij 29°C watertemperatuur. Het aantal pulsgroepen per seconde is positief gecorreleerd met die temperatuur. Ook de lichaamslengte van de dieren heeft een invloed op hun roepkarakteristieken. Met toenemende lichaamslengte zullen volgende roepkenmerken toenemen: de duur van de intervallen tussen de roepen, het aantal pulsgroepen per roep en de duur van de pulsgroep. De duur van de intervallen tussen de pulsgroepen daarentegen neemt af (Schneider *et al.* 1992).

## 14 *Rana cf. bedriagae* en *Rana cf. ridibunda*: naar een nieuwe taxonomie en nomenclatuur voor de meerkikkers uit het oostelijk Middellandse Zee-gebied?

Dat de taxonomie van de heterogene meerkikker-groep uit het oostelijke mediterrane gebied nog helemaal niet op punt staat, hoeft geen betoog. Veith (1996) beschouwt zowel *R. cretensis* als *R. cerigensis* conspecifiek met de Klein-Aziatische groene kikker *R. bedriagae* Camerano, 1882. Zeer recent genetisch onderzoek (Plötner & Ohst 2001; Plötner *et al.* 2001) heeft aangetoond dat de populaties uit



Fig. 90. *Rana* sp. uit het Paralimni-meer op Cyprus. (Foto: P. Veenoliet)

Kreta wel als een aparte soort mogen beschouwd worden, maar dat de meerkikkers uit een groot deel van het Midden-Oosten niet tot *R. bedriagae* behoren maar vermoedelijk tot 1 of zelfs meerdere taxa (fig. 91). Eerst en vooral zijn er de Cypriotische populaties, die zo'n 3 miljoen jaar geleden van deze op het vasteland (Anatolië en westelijk Syrië) zijn geïsoleerd en een eigen genetische entiteit vormen (fig. 90).

In Anatolië zelf blijken er 3 aparte fylogenetische eenheden voor te komen. Een eerste groep wordt gevormd door de populaties in het noordwesten van Anatolië tot de Kaukasus. Hetzelfde haplotype komt ook in Centraal-Syrië voor. Een tweede groep wordt gevormd door de populaties uit het zuiden van Anatolië (Alanya en Beyşehir). Beide zouden 1.5 miljoen jaar geleden zijn ontstaan. Omwille van hun afwijkend karyotype en kleurpatroon werden de populaties uit Beyşehir reeds eerder beschreven als een aparte vorm, nl. *R. ridibunda caralitana* (Arikan 1988; Alpagut & Falakali 1995). Plötner & Ohst stellen voor om de populaties uit

Beyşehir als een aparte soort te beschouwen. In deze monografie wordt dit taxon nog in synonymie met *R. bedriagae* geplaatst. Ook is het nog niet duidelijk of de populaties uit het zuiden conspecifiek zijn met deze uit het westen van Anatolië. Verder is er nog een fylogenetisch aparte populatie uit Ceyhan (Zuid-Anatolië), waarvan het areaal tot op heden onvoldoende gekend is.

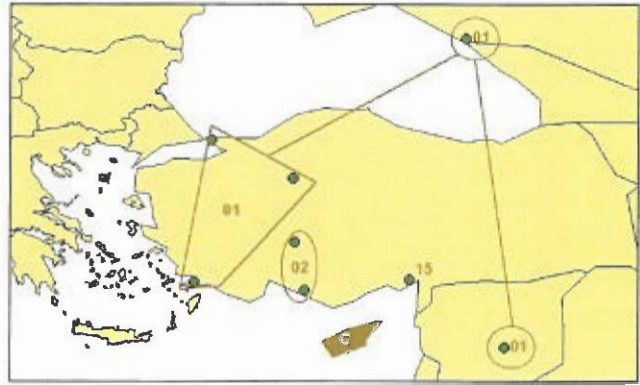


Fig. 91. Verpreiding van de diverse fylogenetische lijnen in Anatolië. haplotype 01; haplotype 02; haplotype 15; C = Cypriotische populaties; haplotype 07 (Naar Plötner & Ohst 2001 en Plötner et al. 2001)

Uit het genetisch onderzoek blijkt ook dat de populaties uit Karpathos en Rhodos identiek zijn met deze uit het noordwesten van Anatolië tot de Kaukasus. Volgens Plötner (2001) zouden de populaties uit Karpathos en Rhodos zich enkel door plesiomorfe kenmerken onderscheiden, die bij de Anatolische verwanten verloren zijn gegaan. In dat geval moet de naam *R. cerigensis* ook gebruikt worden voor de populaties uit een groot deel van Anatolië. Verder onderzoek zal eveneens moeten uitwijzen of de West-Anatolische kikkers al dan niet conspecifiek zijn met de door Laurenti (1768:33) beschreven groene kikker van Limnos, die nu door Frost (2002) als *incertae sedis* wordt beschouwd. Zo ja, dan wordt *R. cerigensis* niet enkel in synonymie geplaatst met *R. ranaeformis* Laurenti 1768, maar dient dit binomen ook gebruikt te worden voor het grootste deel van de Anatolische populaties. Mocht toekomstig onderzoek bovendien aanwijzen dat de populaties uit het terra typica van *R. ridibunda* conspecifiek zijn met deze uit Anatolië, dan komt zelfs de naam *R. ridibunda* voor de Europese populaties in het gedrang!

Nog volgens Plötner et al. (2001) blijken ook de meerkikkerpopulaties uit Turkmenistan en Oezbekistan, die nu als *R. ridibunda* geklasseerd zijn, een "zustergroep" te zijn van de populaties uit het noordwesten van Anatolië en mogelijk hiermee een taxonomische entiteit te vormen. De auteurs voegen er echter aan toe dat relaties tussen de diverse



Fig. 92. *Rana cf. bedriagae* uit de Göksu delta, Silifke (Zuid-Anatolië). (Foto: H. Strijbosch)

"meerkikker"-populaties in Klein-Azië moeilijk vast te stellen zijn op basis van hun huidige mitochondriaal DNA-data en dat verder onderzoek nodig is om de toch vrij complexe situatie in die hele regio op te helderen.

## 15 *Rana susana* Boulenger, 1905

Heppichs groene kikker

### Derivatio nominis

Genoemd naar de plaats waar de soort voor het eerst werd vastgesteld, de omgeving van de ruïnes van Susa in Iran.

### Synonymie

*Rana esculenta* var. *susana* Boulenger, 1905 (Ann. Mag. Nat. Hist. (7)16: 552). Syntypes: BMNH 1905.10.14.53-54 (= 1947.2.28.97-98), adult mannetje en wijfje. Terra typica: omgeving van de ruïnes van Susa (32°11' N, 48°15' O), Khuzestan, Iran. Kan mogelijk in synonymie gebracht worden met *Rana bedriagae*.

Boulenger (1905) beschreef deze soort op basis van 2 exemplaren, een mannetje en een wijfje. De auteur noemde het een kortbenige variant in vergelijking met andere meerkikkers. *R. susana* verschilt morfologisch en morfometrisch sterk van de meerkikkers uit het noorden van het land. De metatarsusknobbel heeft de karakteristieke vorm van die van een meerkikker, maar in hun lichaamslengte en dijbeenlengte scoren exemplaren van *R. susana* kleinere waarden dan hun noordelijke verwanten (Eiselt & Schmidtler 1973). Het mannetje is op de rug grauw van kleur en met enkele donkerbruine vlekken getekend. Kop en schouders zijn lichtgroen. Het wijfje heeft een groenbruine grondkleur met donkere bruine vlekken en een brede, lichte vertebrale streep (Boulenger 1905).

Leviton *et al.* (1992) plaatsen deze soort in synonymie met *R. ridibunda*. De status van het taxon wordt echter voorlopig aanvaard in afwachting van verder moleculair onderzoek (Dubois & Ohler 1994). Het areaal van deze meerkikker-soort beperkt zich tot het warme zuidwesten van Iran en mogelijk in het aangrenzende deel van Irak (fig. 93).

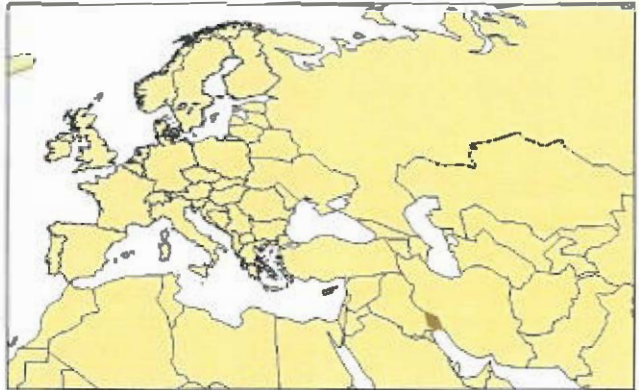


Fig. 93. Verspreidingsgebied van Heppichs groene kikker.

## 16 *Rana terentievi* Mezhzherin, 1992

### Terentjevs groene kikker

#### Derivatio nominis

Genoemd naar de Russische wetenschapper en herpetoloog P.V. Terentjev.

#### Synonymie

*Rana terentievi* Mezhzherin, 1992 (Dopov. Akad. Nauk. Ukr. 1992(5): 152). Holotype: ZIK 25441. Terra typica: Obi-Garm, Komsomolabad district, zuidelijk Tadzjikistan.



Fig. 94. Terentjevs groene kikker (*R. terentievi*). (Uit Kuzmin 1999, foto gepubliceerd met toelating van Pensoft Publishers, Sofia, Bulgarije)

Deze soort onderscheidt (fig. 94) zich van *R. ridibunda* door zijn kleinere lichaamslengte, scherpere snuit en kleinere middenvoetsknobbel, waarvan de lengte varieert tussen 2.3 en 3.8 mm. Bij *R. ridibunda* schommelt de waarde tussen 2.4 en 5.1 mm. De relatieve waarde DPL/CIL varieert van 3.8 tot 5.0. Bij *R. ridibunda* bedraagt die 3.1 tot 4.1 mm. Daarenboven onderscheidt hij zich ook nog biochemisch van de meerkikker.

*R. terentievi* bereikt een lichaamslengte van 51 tot 84 mm. De rug is

overwegend groen en donkerbruin gevlekt. De bleke vertebrale streep is altijd aanwezig.

Terentjevs groene kikker bewoont de vlakten en berggebieden van zuidelijk Tadzjikistan (fig. 95), ten zuiden van de Gissar-bergketen: de omgeving van Obi-Garm, Shaartuz en Dushambe. Vermoedelijk komt hij ook voor in de benedenloop van de Amu-Darya-rivier en in het noorden van Afghanistan (Kuzmin 1999). In sommige gebieden leeft *R. terentievi*



Fig. 95. Verspreidingsgebied van Terentjevs groene kikker.

mogelijk sympatrisch met *R. ridibunda*. Van zijn ecologie is weinig bekend. In het valleigebied rond Obi-Garm bezet deze soort waterplassen en moerasgebieden in de nabijheid van warmwaterbronnen.

De voortplanting heeft plaats in maart, kort na de winterslaap. Overwintering grijpt veelal plaats op het land: in holen van knaagdieren en tussen wortels van bomen (Kuzmin 1999).

## 17 "*Rana saharica*" Boulenger, 1913

Camerano's groene kikker

### Derivatio nominis

De soortnaam refereert naar de Sahara, waarvan een groot deel van het gebied het areaal van de soort omvat.

### Synonymie

*Rana esculenta* var. *latastei* Camerano, 1882 (C.R. Soc. Franç. Avanc. Sci. 10: 689). Types: onbekend. Terra typica: Tanger (35°48' N, 05°45' W), Larache (35°12' N, 06°10' W), Casablanca (33°39' N, 07°35' W), Essaouira ("Mogador") (31°30' N, 09°47' W) en Rabat (34°02' N, 06°51' W) in Marokko; ook in Algerië en Portugal. Reeds in gebruik (junior primair homoniem) door *Rana latastei* Boulenger, 1879. In synonymie (subjectief senior synoniem) door Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 168). Deze auteurs stellen voor om een lectotype aan te duiden met 1 van de syntypes uit Marokko of Algerië en de type-localiteit te limiteren, tenminste indien de syntypes bestaan. Zo niet, door een neotype aan te duiden met een specimen uit 1 van de type-localiteiten.

*Rana esculenta* var. *saharica* Boulenger in Hartert, 1913 (Novit. Zool. 20: 84). Syntypes: BMNH 1912.11.9.136-145, BMNH 1912.11.9.147-156, en 8 niet-genummerde specimens; in totaal 15 adulte mannetjes, 12 adulte wijfjes en 1 juveniel. Terra typica: meer in El Golea (30°30' N, 02°50' O), Laghouat (Algerië), Igosten-oase (27°12' N, 02°36' O) en In Salah-oase (27°12' N, 02°28' O), Tamarassat (Algerië). Gelimiteerd tot In Salah-oase door Eiselt & Schmidler 1973 (Ann. Naturh. Mus. Wien 77: 332). Volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 172) zou de restrictie van het terra typica gepaard moeten gaan met het beschrijven van een lectotype, des te meer daar volgens Hemmer, Konrad & Bachmann 1980 (Amphibia-Reptilia 1: 41-48) verschillende vormen van groene kikkers in Noord-Afrika voorkomen.

*Rana zavattarii* Scortecci, 1936 (Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Milano 75: 135). Syntypes: MSNM, maar volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 174) zijn alle syntypes verloren gegaan in 1943. Terra typica: Al-Birkah-oase ("Al Barkat", 24°54' N, 10°11' O), ten zuiden van Ghat, Fezzan, Lybië. In synonymie met "*Rana ridibunda saharica*" door Eiselt & Schmidler 1973 (Ann. Naturhist. Mus. Wien 10: 329-331) en volgens Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 174) (subjectief junior synoniem). Volgens laatstgenoemden zou het binomen *Rana zavattarii* mogelijk beter in synonymie gebracht worden met *Rana bedriagae* en stabilisatie van zijn status vraagt ook de beschrijving van een neotype uit topotypisch materiaal.

*Rana ridibunda riodeoroi* Salvador & Peris, 1975 (Biol. Est. Centr. Ecol. 8: 49). Holotype: MNCN 9930, adult mannetje, KRL = 48 mm. Terra typica: Huerta al Hatri, Edchera (27°03' N, 13°02' W), westelijke Sahara. In synonymie door Salvador 1996 (Smithson. Herpetol. Inform. Ser. 109: 32) en Dubois & Ohler 1994 (Zool. Polon. 39: 177) (subjectief junior synoniem).



De groene kikkers uit het noorden van Afrika (fig. 96a, b) worden momenteel nog getaxedeerd onder het binomen *R. saharica* Boulenger 1913. Ze komen voor over nagenoeg de gehele westelijke Maghreb, van de westelijke Sahara tot het noorden van de Hoggar, verder oostwaarts over het noorden van Libië tot het noordwesten van Egypte (fig. 97). Er zou geen contactzone zijn met het areaal van *R. bedriagae* en in de centrale noordkust van Egypte zouden geen groene kikkers voorkomen (Schleich *et al.* 1996). De taxonomie van deze kikker is nog vrij verwarrend en het is mogelijk dat *R. saharica* 2 of meerdere taxa omvat (Hemmer *et al.* 1980, Buckley *et al.* 1994; Bons & Geniez 1996; Schleich *et al.* 1996).



Fig. 96a. Camerano's groene kikker (*R. saharica*). Specimen uit de omgeving van Bab Taza, Marokko. (Foto: S. Bogaerts)



Fig. 96b. Camerano's groene kikker (*R. saharica*). Specimen uit de omgeving van Fernana, Tunesië. (Foto: S. Bogaerts)

*R. saharica* is fylogenetisch het nauwst verwant met de Iberische groene kikker (*R. perezi*) en deze beide vormen zouden zo'n 6 miljoen jaar geleden van elkaar gedivergeerd zijn, wat samenvalt met de post-"Messinian-salinity-crisis", de periode waarin de Middellandse Zee terug de landverbinding ter hoogte van Gibraltar doorbrak. De roep van de Noord-Afrikaanse groene kikkers lijkt echter vrij goed op deze van de Iberische groene kikker.

Op basis van bio-akoestisch onderzoek heeft men daarom geconcludeerd dat de Iberische groene kikker ook in Tunesië voorkomt en dat *R. saharica* mogelijk zelfs in synonymie mag geplaatst worden met *R. perezi* (Steinwartz & Schneider 1991). De genetische afstand tussen de groene kikkers uit Spanje en deze uit Algerije is echter voldoende groot, zodat ze als aparte soorten mogen beschouwd worden (Busack 1986; Beerli 1993).

Uit elektroforetisch en DNA-onderzoek blijkt dat er in de westelijke Maghreb 2 vormen voorkomen die zouden hybridiseren en ontstaan geven aan diploïde en triploïde individuen, een situatie enigszins vergelijkbaar met deze van het

*R. esculenta*-synklepton in Europa (Hemmer *et al.* 1980). Anderen daarentegen bevestigen de aanwezigheid van hybridogenetische taxa niet, maar wel het bestaan van 2 vormen. De populaties uit Algerije zouden zo'n 2 miljoen jaar geleden van de Marokkaanse populaties zijn gedivergeerd (Buckley *et al.* 1994).

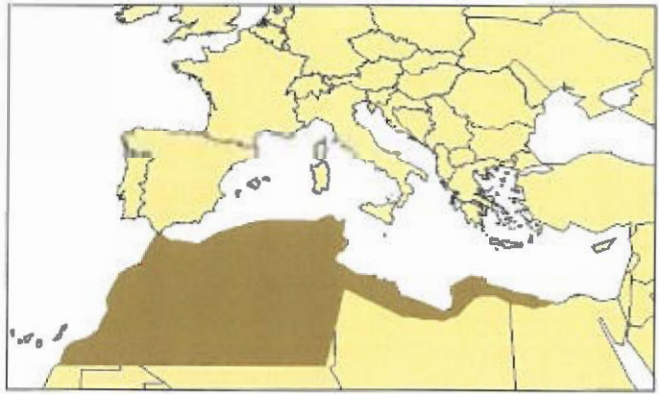


Fig. 97. Verspreidingsgebied van Camerano's groene kikker.

Bons & Geniez (1996) wijzen op het bestaan van 2 morfotypes van *R. saharica* in Marokko. Een zuidelijke matig grote vorm, die voorkomt in de Anti-Atlas, de kustgebieden ten zuiden van Agadir, de streek rond Zagora en Tafilalet en in de omgeving van Beni-Abbès. Deze kikker heeft een afgeronde snuit, vrij korte achterpoten, stompe ruglijsten en een groene of bruine rug met donkere of oranje getinte, vrij ronde vlekken. De vertebrale rugstreep ontbreekt bij de meeste dieren. Het tweede morfotype is eerder groot van vorm en lijkt vrij goed op *R. perezi*. Het heeft een nogal puntige snuit, vrij lange achterpoten en een sterk variabele rugkleur. Veel dieren bezitten een bleke vertebrale rugstreep en hebben dorsale vlekken die onregelmatig van vorm en grootte zijn. Deze vlekken kunnen zwart, grijs of donkerbruin gekleurd zijn, maar hebben nooit een oranjeachtige tint. Deze vorm zou over een groot deel van Marokko voorkomen en de zuidgrens van zijn areaal zou samenvallen met de rivieren die ontspringen in de Hoge Atlas. In contradictie hiermee zijn de resultaten van een moleculair onderzoek uitgevoerd op verschillende populaties uit het Rif-gebergte, de Atlas en de Sahara-zone, dat een sterke genetische cohesie aantoont tussen de verschillende populaties, ondanks hun gefragmenteerd voorkomen (Buckley *et al.* 1996). Het laatste woord over de groene kikkers in Noord-Afrika is dus duidelijk nog niet gezegd.

De kop van de groene kikkers uit de Sahara is bijna even breed als lang. De huid is vrij glad, maar is op de flanken ruwer. Deze kikker is zeer variabel van kleur. De grondkleur is groen of bruin of een mengeling van beide. Veel groene dieren zijn op het achterste deel van de rug en dorsolateraal bruin gekleurd. Bij morfotypes waarbij bruin overheeft, is doorgaans een groene grondkleur nog aanwezig ter hoogte van de schouders. De lichtgele of geelgroene vertebrale streep is al dan niet aanwezig. De donkerbruine vlekken op de rug zijn onregelmatig gerangschikt en kunnen bij sommige individuen ontbreken. De dijen zijn gevlekt. De kwaakblazen van de mannetjes zijn donkergrijs. De mannetjes hebben in de paartijd paarknobbels op de binnenste vinger.

*R. saharica* is zoals alle andere groene kikkers sterk aan het water gebonden en bezet nagenoeg alle permanente natuurlijke en kunstmatige waterpartijen. In



Fig. 98. De "Oued Drâa" in de omgeving van Ouarzazate, Marokko. Verzamelplaats van duizenden Noord-Afrikaanse groene kikkers.

Noord-Afrika is deze groene kikker de meest algemeen voorkomende amfibie en de populaties bezitten veelal een hoge densiteit. Tijdens de zomerperiode en met toenemende zoutconcentraties van de waterhabitat verlaten de meeste kikkers de biotoop om te gaan overzomeren op vochtige plaatsen (bv. tussen wortels van palmbomen). In het noorden van de Maghreblanden en in de bergstreken houden ze een winterslaap; in de echte woestijngebieden van het zuiden is er een korte hibernatie of helemaal geen.

## Addendum: De Noord-Amerikaanse stierkikker (*Rana catesbeiana*)

Deze Nearctische kikker wordt samen met enkele andere Noord-Amerikaanse soorten (zoals *R. clamitans* en *R. septentrionalis*) geklasseerd in het subgenus *Aquarana* en leunt fylogenetisch gezien vrij dicht aan bij de taxa van *Pelophylax* (Dubois 1992). De divergentie tussen de Nearctische en Palearctische groene kikkers heeft, zoals we eerder hebben gezien, zo'n 43 miljoen jaar geleden plaatsgevonden (Uzzell 1982). Omwille van het feit dat deze grote kikker in sommige regio's van het Europese continent ingeburgerd is, wordt hij ook in deze monografie behandeld.

## Subgenus: *Aquarana* Dubois, 1992

### Derivatio nominis

Afgeleid van het Latijnse *aqua* (water) en van de naam van het genus *Rana* Linnaeus, 1758.

*Aquarana* Dubois, 1992 (Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 61: 331). Typesoort: *Rana catesbeiana* Shaw, 1802 door originele aanduiding. Door Dubois 1992 (Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 61: 331) als een subgenus beschouwd van *Rana* Linnaeus, 1758.

## Kenmerken van *Aquarana*

- Eerste en tweede vinger nagenoeg gelijk van lengte,
- dorsolaterale huidplooien al dan niet aanwezig,
- de mannetjes bezitten externe of interne kwaakblazen,
- de diameter van het trommelvlies is gelijk aan (bij de wijfjes) of groter dan (bij de mannetjes) die van het oog,
- adulte dieren zijn vrij groot, ze kunnen soms een lengte van meer dan 20 cm bereiken,
- er is geen mediodorsale streep en de rug is niet regelmatig bezaaid met donkere vlekken.

## *Rana catesbeiana* Shaw, 1802

Stierkikker

Brulkikker

### Derivatio nominis

Genoemd naar de in 1679 geboren Engelsman M. Catesby, botanist en vogelkenner die o.m. het bekende werk "Natural History of Carolina, Florida, and the Bahama Islands" publiceerde. In dat boek duidde Catesby de stierkikker aan onder het binomen *Rana maxima* (fig. 99).

### Synonymie

*Rana catesbeiana* Shaw, 1802 (Gen. Zool. 3: 106). Type(s): onbekend. Terra typica: Noord-Amerika, gelimiteerd tot de omgeving van Charleston, South Carolina door Schmidt 1953 (Check List N. Am. Amph. Rept. 79).

*Rana mugiens* Merrem, 1820 (Tent. Sust. Amphib. 175). Terra typica: Noord-Amerika, gelimiteerd tot de "omgeving van New York City" door Schmidt 1953 (Check List N. Am. Amph. Rept., Ed. 6, 79). In synonymie door Günther 1859 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 15) en Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 36).

***Rana scapularis* Harlan, 1826** (Am. J. Sci. 10: 59). Types: niet beschreven. Terra typica: "Pennsylvania", USA, gelimiteerd tot de "omgeving van Philadelphia", Pennsylvania, USA door Schmidt 1953 (Check List N. Am. Amph. Rept., Ed. 6, 79). In synonymie met *Rana mugiens* door Duméril & Bibron 1841 (Exp. Gén. 8: 370), met *Rana catesbeiana* door Boulenger, 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 36).

***Rana conspersa* LeConte, 1855** (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 8: 425). Syntypes: omvattend ANSP 2918, volgens Malnate 1971 (Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 123: 350). Terra typica: Riceborough, Liberty County, Georgia. In synonymie door Boulenger 1882 (Cat. Batr. Sal. Brit. Mus. 36) en Schmidt 1953 (Check List N. Am. Amph. Rept., Ed. 6, 79).

***Rana nantaiwuensis* Hsü, 1930** (Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. China, Ser. Zool. 6: 19). Holotype: Mus. Univ. Amoy, maar vermoedelijk verloren gegaan tijdens WO II. Terra typica: "Nantaiwu, Amoy (= Xiamen Shi, provincie Fujian), China". Als incertae sedis beschouwd in het genus *Hoplobatrachus* door Dubois 1987 (Alytes 5: 60). In synonymie door Zhao & Adler 1993 (Herpetol. China 140).



Fig. 99. Handgekleurde ets van Mark Catesby uit 1754. Wellicht de eerste mooie tekening van de Noord-Amerikaanse stierkikker (*R. catesbeiana*). (Uit Catesby 1754)

De stierkikker (fig. 100) wordt door niet-kenners gemakkelijk met de Europese groene kikkers verward. De bovenzijde is olijfgroen of bruin gekleurd en zonder rugstreep. Ook de



Fig. 100. Wijfje van de Noord-Amerikaanse stierkikker (*R. catesbeiana*). (Foto: H. Willocx)

vlektekening op de rug is niet zo duidelijk als bij de groene kikkers en kan zelfs helemaal ontbreken. Op de dijbenen zijn donkere banden aanwezig en de buik is vuilwit en grijs gevlekt of gemarmerd. De eerste vinger is niet langer dan de tweede (Boulenger 1882). Tussen de tenen is een volledig vlies ontwikkeld. Deze reus

onder de kikkers kan een lengte van iets meer dan 20 cm bereiken en wel 500 g wegen (Thomas & Wogan 1999)! De maximumlengte van de meeste dieren varieert echter tussen 10 en 18 cm. Kenmerken die hem onderscheiden van onze groene kikkers zijn het ontbreken van de dorsolaterale ruglijsten en het zeer grote trommelvlies, dat bij de wijfjes even groot is als het oog en bij de mannetjes zelfs opmerkelijk groter. De beide geslachten kunnen aan dit kenmerk gemakkelijk vanop afstand onderscheiden worden. De mannetjes hebben tijdens de paartijd een gele keel, terwijl de keel van de wijfjes dan vuilwit blijft. Eerstgenoemde bezitten ook paarkussentjes op de duimen, die donker van kleur zijn gedurende de paartijd. De kwaakblaas van de mannetjes is enkelvoudig en onder de keel, dit in tegenstelling tot de Europese groene kikkers, die gepaarde kwaakblazen hebben.

De stierkikker is autochtoon ten oosten van het Rotsgebergte in Noord-Amerika, van Nova Scotia, New Brunswick, zuidelijk Quebec en zuidelijk Ontario in het noorden tot Centraal-Florida en de Golf van Mexico in het zuiden en van de gehele oostkust westwaarts tot Wisconsin en door de grote plateaus tot het Rotsgebergte. Hij is momenteel ingeburgerd ten westen van het Rotsgebergte, zoals in Californië en Colorado – waar hij reeds sedert begin van de 20e eeuw werd ingevoerd – en verder noordwaarts tot Brits Colombië in Canada alsook in het noorden van Mexico. Hij werd ook geïntroduceerd in diverse andere landen, zoals Cuba, Jamaica, Bermuda, Hispaniola, Puerto Rico, Hawaï, Japan en China. In 1932 werd de soort officieel geïntroduceerd in Italië, namelijk in sloten van de Corte Brusca-boerderij in Bigarello, provincie Mantua. Omwille van zijn culinaire waarde (vrij grote kikkerbilen) werd deze soort tot 1937 op die plaats verder ingevoerd (Lanza 1962; Albertini & Lanza 1987). Na de oorlog werd de stierkikker op veel andere plaatsen gesignaleerd in Mantua. In 1956 had de kikker reeds de Valli Grande Veronesi en Ostigliesi (provincie Verona) veroverd. In de zestiger jaren werden ook specimen gevonden op diverse andere plaatsen in de Venetiaanse regio en mogelijk was dit het gevolg van het herstockeren van het Venetiaanse valleigebied met vis (en onrechtstreeks met larven van stierkikkers) uit de provincie Mantua. Momenteel vormt de stierkikker reproductieve populaties in diverse gebieden van Italië: in Lombardije (provincie Mantua), de Venetiaanse regio (provincies Rovigo en Verona), Emilia Romagna (provincies Reggio Emilia, Modena en Bologna), Toscanië (provincies Pistoia en Firenze) en mogelijk ook in Latium (provincie Roma).

Buiten Italië werd een reproductieve populatie gevonden in Nederland, namelijk in een grote tuinvijver in Breda (Stumpel 1992) en in Aquitanië, in het zuidwesten van Frankrijk (Touratier 1992a, b). In Groot-Brittannië wordt de soort in verschillende "wetlands" waargenomen, waar hij op sommige plaatsen bijzonder talrijk zou zijn (Banks *et al.* 2000). In Duitsland zijn een viertal plaatsen bekend waar de stierkikker zich heeft voortgeplant of nu nog voortplant. Op twee plaatsen werden de populaties uitgeroeid, dank zij een georganiseerde aanpak. Maar in Baden-Württemberg in het zuidwesten van Duitsland blijken ze, ondanks het massaal afvangen van larven en juveniele kikkers door elektrische bevinging, nog goed stand te houden (Thiesmeier *et al.* 1994, Laufer & Waitzmann, 2002).

In ons land zijn er, naast enkele verspreide en solitaire waarnemingen, reprodu-

cerende populaties bekend in het valleigebied van de Grote Nete, op het grondgebied van de gemeenten Balen en Olmen (Jooris 2002). Vrij recent werden in Arendonk en Geel nog andere voortplantingsplaatsen ontdekt.



Fig. 101. Habitat van stierkikkers in het valleigebied van de Grote Nete tussen Meerhout en Balen. In deze regio zijn talrijke visvijvers aanwezig die omringd zijn met stuikgewas. Ze vormen hierdoor een optimaal microklimaat voor deze warmteminnende kikkers.

*R. catesbeiana* is sterk aan het water gebonden en verkiest vooral stilstaande, vegetatierijke, warme en ondiepe waters (fig. 101) en de keuze voor dergelijke biotopen zal vermoedelijk nog meer geaccentueerd zijn in ons relatief koude West-Europa. Stierkikkers blijken vooral een voorkeur voor grote waterpartijen (zoals meren en vijvers) te hebben, maar worden toch vrij frequent in kleinere waters gesignaleerd. Ze bezetten eveneens traagstromende waters en rijstvelden. Deze grote kikkers blijken trouwens vrij goed te gedijen in sterk door de mens beïnvloede landschappen (Moyle 1973). Stierkikkers doen het ook bijzonder goed in visrijke waters, daar zowel de legsels als de larven, omwille van hun slechte smaak, door maar weinig vissen gegeerd worden. Zelfs dwergmeervallen (*Ictalurus spp.*) zijn geen belangrijke predators van larven van stierkikkers (Cecil & Just 1979). Stierkikkers hebben hierdoor een groot voordeel ten opzichte van veel andere kikkersoorten, die zich weinig of niet kunnen ontwikkelen in aanwezigheid van vis.

De kritische maximumtemperatuur van de stierkikkers is 38.2°C. Overdag proberen ze hun lichaamstemperatuur te handhaven tussen 26 en 33°C, door afwisselend te zonnen en in het water te duiken (Lillywhite 1970). Dit zijn waarden die hoger liggen dan deze van andere kikkers, zodat ze bij hogere watertemperaturen bevoordeeld worden. In hun land van herkomst bevolken ze daarom vooral waterpartijen die omwille van antropogene invloeden een verhoogde temperatuur hebben (bv. rond elektrische centrales).

De warmteminnende stierkikkers ontwaken pas laat in de lente uit hun winterslaap en zonnen dan graag op een warme plaats tussen de oevervegetatie. Toch ziet men ze ook vaak drijven op het water en dit vooral bij koele avonden tijdens de herfst, wanneer de temperatuur in de bovenste lagen van de waterpartij hoger is dan de luchttemperatuur. Zoals de meeste andere groene kikkers overwinteren ze in het water, dikwijls ingegraven in de modder. Adulte dieren gaan vroeger in winterslaap dan subadulten (Willis *et al.* 1956).

Na de winterslaap en bij voldoende warm weer lokken de mannetjes dan met hun paringsroep de wijfjes. In de zuidelijke staten van hun land van herkomst duurt de voortplantingsperiode van februari tot oktober, in Europa van april tot augustus (Nöllert & Nöllert 1992). In de meeste populaties komen mannetjes en wijfjes in bijna gelijke aantallen voor (Schroeder & Baskett 1968). De adulte mannetjes zijn zeer agressief en vormen ook geen paarkoren zoals de mannetjes van onze Europese groene kikkers. De populatiedensiteit bij stierkikkers is dan ook relatief klein en het territorium beslaat doorgaans 3 tot 25 m oeverzone. In Californië worden ongeveer 9 dieren per km rivieroever waargenomen en de meeste kikkers prefereren er vegetatierijke oeverzones (Clarkson & De Vos 1986). De roep van de stierkikker is totaal verschillend van deze van de Europese groene kikkers. Het is een geluid met een lage frequentie. De roep wordt beschreven als een laag rommelend "bwumm-bwumm-bwumm". Stierkikkers laten bij verstoring en wanneer ze in het water springen een schrikroep horen, die als een karakteristiek "eep"-geluid klinkt.

Stierkikkerwijfjes kunnen geslachtsrijp worden vanaf een lengte van 123-125 mm (Willis *et al.* 1956). Het wijfje zet de eieren af in eiklumpen en ieder legsel kan wel 10.000 tot 25.000 eieren bevatten. De eieren hebben een diameter van 1.2 tot 1.7 mm en de gelatineomhulsels zo'n 6.4 tot 10.4 mm. De bovenzijde van de eieren is zwartbruin, de onder-

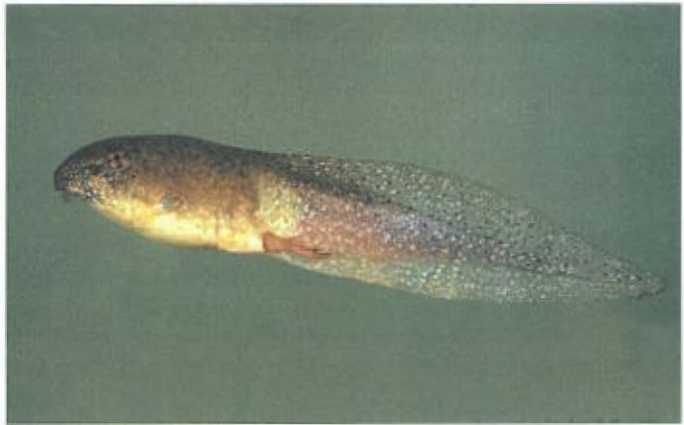


Fig. 102a. Larve van de stierkikker in stadium 30 van de ontwikkeling. (Foto: H. Willocx)

zijde bleek. De eiklumpen drijven onder vorm van witte, schuimende massa's op het wateroppervlak, maar zakken ongeveer na 20 minuten naar de bodem (Ryan 1980). De mannetjes zouden de legfels bewaken (Howard 1978a, b). In het land van herkomst komen de larven amper 4 dagen na de bevruchting uit. Hun ontwikkeling (fig. 102a, b) is vrij traag tijdens het eerste kalenderjaar, maar verloopt dan in een versneld tempo vanaf april en mei van het volgend kalenderjaar. In het mid-



den van de zomer van dat jaar gaan ze dan metamorfoser (Cecil & Just 1979). In koudere regionen vindt de metamorfose pas in het derde kalenderjaar plaats. In meer zuidelijke regionen daarentegen verloopt ze sneller en is soms na 3 tot 6 maanden beëindigd, dus binnen hetzelfde voortplantingsjaar.



Fig. 102b. Larve van de stierkikker in stadium 32 van de ontwikkeling (Foto: H. Willocx)

Maar ook in die regio's zullen de larven van het tweede legsel overwinteren (Clarkson & De Vos 1986). De kans om de pré-metamorfose te overleven, bedraagt iets meer dan 14 %. Eieren en larven zouden vooral ten gronde gaan door virale en bacteriële infecties, waterpollutie, te hoge watertemperaturen en predatie van bloedzuigers (Howard 1978a; Cecil & Just 1979).

Bij het verlaten van het ei hebben de larven een lengte van 12 tot 15 mm. Hun maximumlengte bedraagt 113 tot 145 mm, uitzonderlijk zelfs 165 mm, staart inbegrepen. Hun staartkam is vrij hoog. De bovenzijde is bruingroen en zwart bestipeld. De zogenaamde typische dwarsplooiën op de rug (Nöllert & Nöllert 1992) zijn echter bij larven in ons land nooit waargenomen.

Pas gemetamorfoseerde stierkikkers hebben een lengte van 4 cm. De juveniele mannetjes zijn na 1 jaar geslachtsrijp, de wijfjes na 1 tot 2 jaar, dus in hun derde of vierde kalenderjaar. De stierkikker kan gemiddeld 5 tot 8 jaar oud worden (Howard 1978a).

De stierkikker heeft een zeer brede ecologische niche en een breed trofisch spectrum: zoetwaterkreeftjes, wolfspinnen, krekels, pissebedden, jonge slangen en schildpadden, kleine knaagdieren (o.a. jonge muskusratten), vogels en in het bijzonder ook andere amfibieën (Clarkson & De Vos 1986; Werner *et al.* 1995). Vooral juvenielen van syntoop voorkomende kikkers zijn 1 van de voornaamste prooien van adulte stierkikkers. Introductie van stierkikkers op plaatsen waar ze normaal niet thuishoren, kan een nefaste invloed hebben op autochtone kikkerpopulaties (Moyle 1973). De voedselconcurrentie tussen brulkikkers en andere syntoop levende kikkers daarentegen zou omwille van verschillen in habitatpreferenties en lichaamsgrootte minder groot zijn (Werner *et al.* 1995).

Alhoewel het momenteel nog te vroeg is om de impact van brulkikkers op de autochtone fauna in te schatten, pleiten veel natuurbeschermers ervoor om alle geïntroduceerde populaties zo snel mogelijk uit te roeien. Of dat overal lukt, is een andere zaak!

# Kort overzicht van het groenekikkercomplex

De poelkikker (*R. lessonae*) en zijn geassocieerd klepton, de groene kikker (*R. esculenta*), vormen het oudste en belangrijkste groenekikkercomplex van het subgenus *Pelophylax*. Beide soorten delen een groot deel van hun areaal met de meerkikker (*R. ridibunda*), de tweede oudersoort die aan de basis ligt van het ontstaan van het klepton.

De poelkikker, de kleinste soort van de groene kikkers, leeft in Vlaanderen vooral in kleine en op zandgronden gelegen waterpartijen. Hij heeft een vrij terrestrische levenswijze en overwintert overwegend ingegraven op het land. Zijn grote metatarsusknobbel, vrij korte eerste teen, weinig ontwikkelde zwemvliezen en korte achterpoten zijn de voornaamste morfologische aanpassingen aan deze levenswijze.

De meerkikker is niet enkel de grootste van de 3 groene kikkers, maar is bovendien ook de grootste inheemse amfibie van Europa. Hij komt oorspronkelijk niet voor in onze streken, met uitzondering van de eerder zeldzame en weinig levensvatbare individuen die ontstaan zijn uit paringen van groene kikkers die beiden het *ridibunda*-genoom doorgeven. Deze kikker moet het in zijn Centraal-Europees verspreidingsgebied vooral hebben van grote en vegetatierijke wateren en overwintert zelfs in het water. Zijn metatarsusknobbel is klein en afgevlakt, de eerste teen, achterpoten en zwemvliezen tussen de tenen zijn zeer goed ontwikkeld, conform zijn aquatische levenswijze.

De groene kikker, het klepton dat enkele honderdduizenden jaren terug ontstaan is uit "oerkruisingen" tussen deze 2 soorten, neemt zowel wat morfologie als levensgewoonten betreft een intermediaire positie in. Hij volgt in dat opzicht perfect de Mendeliaanse wetten, maar is, biologisch gezien, ver verwijderd van de "Mendeliaanse soort". In zijn merkwaardig en hybridogenetisch voortplantingsproces gaan de chromosomen van beide ouders zich juist voor de reductiedeling niet in het wilde weg manifesteren en is er geen segregatie van de allelen. Het genoom van 1 van de oudersoorten wordt integraal geveerd, meestal het genoom van de oudersoort met wie hij samenleeft, het *lessonae*-genoom dus. Endomitose en meiose zijn de volgende stappen in de vorming van de gameten.

In veel gebieden van Europa kent de poelkikker een historische achteruitgang en zijn de hybriden verplicht zuivere populaties te vormen. Maar in dergelijke populaties leidt recombinatie van identieke genomen tot weinig of niet-levensvatbare nakomelingen, zodat de populatie uiteindelijk zou uitsterven. Om te overleven gaan in deze hybridenpopulaties veel kikkers niet-gereduceerde gameten doorgeven met genoom van beide oudersoorten. Andere kikkers geven dan weer *lessonae*-genoom door. Na paringen van dergelijke kikkers ontstaan dan triploïde LLR-vormen, die op hun beurt niet-gereduceerde gameten en gameten met *lessonae*-genoom produceren. Hierdoor wordt recombinatie van genoom van beide oudersoorten terug mogelijk gemaakt en kunnen de populaties overleven!

Het Europees areaal van het "*lessonae-esculenta*-synklepton" (l-e) is relatief groot en

spreidt zich uit vanaf de lage landen, noordwaarts tot het zuiden van Zweden, oostwaarts door Centraal-Europa tot de laagvlakte van de Oeral in Rusland. De zuidgrens wordt *grosso modo* gevormd door het midden van Frankrijk, de Po-vlakte in het noorden van Italië, het noordwesten van de Balkan, Roemenië, Moldavië en Oekraïne.

Het grootste deel van Italië en ook Sicilië is bezet door het "*bergeri-hispanica*-synklepton" (b-h), met een Mendeliaanse soort en een hybride die beiden als zeer nauw verwant kunnen beschouwd worden met poelkikker en groene kikker uit Centraal- en West-Europa.

De zuidelijke helft van Frankrijk en het noordoosten van het Iberisch Schiereiland worden gedomineerd door het "*perezi-grafi*-synklepton" (p-g). Dit synklepton bezit het kleinste areaal. In dit systeem wordt de Iberische groene kikker (*R. perezi*) eerder als een recente inwijkeling beschouwd, die na de Würm-ijstijd de Pyreneeën is overgestoken om zo het zuidoosten van Frankrijk te bevolken. Gedurende deze noordelijke expansie kwam *R. perezi* in contact met *ridibunda*-genoom van *R. ridibunda* zelf of van de zuidelijkste populaties van het klepton *esculenta* (deze laatste hypothese zou trouwens de meest geloofwaardige zijn). Uit beide genomen ontstond dan een ander klepton, Grafs kikker (*R. grafi*), het meest recente en tweede belangrijkste hybridogenetische taxon. De noordelijke grens van het p-g-systeem wordt momenteel gevormd door de Charente, de vallei van de Rhône en het zuiden van het Centraal-Massief.

In tegenstelling tot het l-e-systeem zijn zowel het b-h- als het p-g-systeem allopatrisch met *R. ridibunda*, maar het "oer"-*ridibunda*-genoom is er aanwezig en wordt al duizenden generaties lang steeds klonaal doorgegeven.

In elk van deze 3 hybridogenetische voortplantingssystemen ontstaan hybride kleptons uit paringen van wijfshybriden met mannetjes van syntoop voorkomende non-*ridibunda*-soorten (*lessonae*, *bergeri* en *perezi*). De wijfshybriden geven overwegend het *ridibunda*-genoom door. Paringen in andere richting, dus van mannetjeshybriden met non-*ridibunda*-wijfjes, zijn zeldzaam in de natuur en leiden meestal tot vrouwelijke nakomelingen, omdat de mannelijke hybriden sperma produceren met een "wijfjes-bepalende factor". In natuurlijke populaties van de hybriden zijn de wijfjes dan ook iets talrijker dan de mannetjes.

De hybriden blijven permanent in de natuur bestaan en onafhankelijk van hun oudersoort *R. ridibunda*, omdat het bijzonder hybridogenetisch voortplantingssysteem in alle generaties nakomelingen geeft die een equivalent zijn van een F1-bastaard. Deze F1-hybriden ontstaan enkel uit de bevruchting van gameten met non-*ridibunda*-genoom en gameten die *ridibunda*-genoom uit Centraal-Europa bezitten. Genetisch *ridibunda*-materiaal uit Zuid-Europa en de Levant zou steriele nakomelingen geven.

De levensgeschiedenis van onze inheemse groene kikker is een paar honderdduizend jaren oud en vond zijn oorsprong op een moment dat 2 van elkaar geïsoleerde populaties van groene kikkers elkaar terugvonden en hybridiseerden. Hun genetisch materiaal was nog vrij compatibel en gaf het ontstaan aan levensvatbare hybriden. De evolutie zorgde ervoor dat de hybriden, als gevolg van terugkruisingen, niet opnieuw identiek werden aan 1 van de oudersoorten, maar hun eigen morfokenmerken vrijwaarden. Dit werd mogelijk gemaakt door het ontstaan van een uniek voortplantingssysteem, waarbij de Mendeliaanse wetten van overerving gewoonweg met de voeten worden getreden. Niet te verwonderen dat de groene kikkers van Europa als 1 van de meest merkwaardige diergroepen ter wereld worden beschouwd.

## Dankwoord

Deze monografie is uiteraard ook gebaseerd op de verdiensten van een aantal andere mensen. Zonder hun medewerking zou ik ze nooit tot een goed einde gebracht hebben. In de eerste plaats wil ik Goedele Verbeylen en Hilde Van Durme bedanken voor het tijdrovend en punctueel verbeteringswerk en het bewerken van de tekst. Hugo Willocx en Jan Van Der Voort spendeerden veel energie bij de realisatie van het merendeel van het fotomateriaal en het digitaliseren ervan.

Een speciaal woord van dank ook aan: Dr. Franky Bossuyt voor zijn kritische doorneming van de hoofdstukken fylogenie en systematiek, Viviane Lootens voor het tekenen van figuren, Joris Bracquené, Famke Valck, Luk Daniëls en Thomas Vercauteren voor hun medewerking bij de praktische realisatie van de monografie, Prof. Dr. Wolfgang Böhme voor zijn hulp in de latijnse terminologie, Luc Vercruysse voor het gebruik van enkele antiquariaatswerken uit zijn collectie en Dr. Henk Strijbosch, Dr. Rainer Günther, Dr. Sergei Kuzmin, Drs. Paul Veenvliet, Drs. Sergé Bogaerts, Thomas Mutz en Jelle Hofstra voor hun fotomateriaal van sommige zuidelijke soorten.

De publicatie van deze monografie werd mogelijk dank zij de financiële steun vanwege Natuurpunt Studie

# Verklarende woordenlijst

**Adelphotaxon:** deze naam is afgeleid van het Griekse woord "adelphos", wat broeder betekent. Adelphotaxon refereert naar de Hennigiaanse (Willy Hennig = Duits wetenschapper, vooral bekend voor zijn werken m.b.t. de fylogenie) term "zustertaxon" of "zustergroep". In de Griekse terminologie is namelijk de mannelijke derivatie geprefereerd boven de vrouwelijke.

**Allel (mv. allelen):** 1 van de 2 (of meer) vormen van een zelfde gen (erfelijke eigenschap), die op dezelfde vaste plaats (locus) op een bepaald chromosoom liggen en die een kenmerk van het nageslacht bepalen.

**Allopatrie:** het voorkomen van twee of meer verwante soorten in geografisch gescheiden gebieden die echter doorgaans aan elkaar grenzen.

**Amnioot:** een vertebraat (gewerveld dier) waarbij het embryo omgeven is door vruchtvliezen en zich ontwikkelt in met vocht gevulde zakken. Het binnenste vlies is het amnion en omvat de amnionholte. Het buitenste vlies is het chorion.

**Amficoel:** een vertebraat waarbij de wervellichamen aan voor- en achterzijde hol zijn en de tussenwervellichamen ongedeeld blijven, wat een primitief kenmerk is.

**Amplexus:** de omklemming tijdens de paring bij amfibieën.

**Anamnioot:** een vertebraat waarbij het embryo niet omgeven is door vruchtvliezen. De ontwikkeling grijpt plaats via embryonale en larvale stadia.

**Ancestraal:** voorvaderlijk.

**Anomocoel:** een vertebraat waarbij de wervellichamen alleen aan de voorzijde, of aan voor- en achterzijde hol zijn en waarbij er vrije tussenwervelschijven gevormd worden.

**Areaal:** verspreidingsgebied.

**Benthisch:** op de bodem van het water levend.

**Binomen:** de wetenschappelijke benaming van een soort, samengesteld uit de genusnaam en de soortnaam.

**Binominal nomenclatuur:** het systeem van nomenclatuur (naamgeving) waarbij een soort (maar geen ander taxon van andere rang) is aangeduid door een combinatie van 2 namen (genus- en soortnaam).

**Biotoop (habitat):** een gebied met karakteristieke biotische en abiotische kenmerken, zodat een soort of een populatie er kan voorkomen.

**Buccofaryngale (zuurstofopname):** via de bloedvaten die in het huidepitheel van de mond- en keelholte liggen.

**Carnivoor:** vleesetend.

**Chromatide:** tijdens de kerndeling splitsen de chromosomen zich overlangs in 2 (dochter)chromosomen (= chromatiden), waarvan elk naar een tegengestelde pool gaat.

**Chromatine:** het chromosomenmateriaal in de celkern, dat zich bij de mitose reorganiseert tot chromosomen.

**Chromosoom:** draadvormige structuur in de celkern, drager van erfelijke eigenschappen in de vorm van genen (opgebouwd uit DNA-moleculen), bestaat uit 2 chromatiden.

**Cloaca:** de gemeenschappelijke kamer waarin de verteringsresten uit de darm, de urine en de voortplantingscellen uitgestort worden. De cloaca mondt in de buitenwereld uit door de anus.

**Conspecifiek:** een term die men gebruikt voor individuen of populaties van een zelfde soort.

**Diplasiocoel:** een vertebraat waarbij de wervel direct voor het heiligbeen aan voor- en achterzijde hol (amficoel) is en de overige wervels enkel aan de voorzijde hol (procoel) zijn.

**Diploid:** diploïde cellen of organismen hebben hun chromosomen in homologe paren en hebben dus 2 kopijen van elke locus van een autosoom (= een niet-sekschromosoom).

**Dominant:** een allel dat het fenotype van een heterozygoot bepaalt.

**Dorsolateraal:** zijdelings van de rug.

**Ecologie (Oecologie):** de studie van de relaties tussen organismen onderling en met hun omgeving.

**Endeem, endemisch taxon:** een verwantschapsgroep die in zijn verspreiding beperkt is tot een bepaald geografisch gebied of zoögeografische streek.

**Endomitose:** chromosoomrepletie zonder celdeling, waaruit dus een polyploïde cel ontstaat.

**Epicontinentaal:** tussen continenten in.

**Eukaryoot:** organismen met cellen met een reeks organellen in het cytoplasma, waaronder een celkern (met daarin de chromosomen) die gescheiden is van het cytoplasma door een dubbele kernmembraan, en waarbij zich meiose voordoet. Alle organismen hoger dan de prokaryoten.

**Euryok:** een soort met een brede ecologische niche, die een grote verscheidenheid aan habitats bezet.

**Eutroof:** voedselrijk.

**F1:** aanduiding voor het eerste nageslacht bij een kruising.

**Fenotype:** het geheel aan kenmerken (uiterlijk) van een organisme, het resultaat van een interactie tussen het genotype en de omgeving.

**Fylogenie:** wetenschap waarbinnen met de afstamming van een groep organismen tracht te reconstrueren (de gemeenschappelijke voorvader en de mate van divergentie van de verschillende vertakkingen). De wordingsgeschiedenis van een organisme.

**Gameet:** geslachtscel, voortplantingscel (eicel, zaadcel).

**Gametogenese:** vorming van de geslachtscellen.

**Garrigues:** een Franse term die een wijd verspreid biotoop aanduidt in het Middellandse Zeegebied. "Garrigues" zijn biotopen waarin vooral doornig struikgewas en kruidachtige gewassen, zoals euphorbia's, brem, thijm, lavendel en rozemarijn, groeien.

**Gen:** erfelijke eenheid, gelokaliseerd op een bepaalde plaats (locus) van een chromosoom.

**Genoom:** het gehele complex van erfelijke factoren aanwezig in een haploïd stel chromosomen.

**Genoominprenting:** volgens de Mendeliaanse manier van overerving bevat het genoom van de zygote een equivalente hoeveelheid erfelijk materiaal van de beide ouders. Voor een aantal specifieke genen gaat dit echter niet op en wordt de genetische informatie in een bepaald deel van sommige chromosomen van een oudersoort geïnactiveerd, waardoor bij de overerving enkel de kenmerken van de andere oudersoort tot uiting komen. Dit fenomeen noemt men genoominprenting.

**Genotype:** de genetische samenstelling van een organisme.

**Genus (mv. genera):** taxonomische eenheid waarin men soorten samenbrengt die men als verwant beschouwt (vermoedelijk van gemeenschappelijke fylogenetische oorsprong en gescheiden van andere verwante eenheden (genera) door een bepaalde kloof). De taxonomische eenheid direct boven het subgenus en onder de familie in de hiërarchie van de classificatie.

**Gonade:** geslachtsklier (testis, ovarium).

**Gynogenese:** een wijze van voortplanting waarbij tijdens de vorming van de geslachtscellen steeds het genetisch materiaal van de moedersoort wordt doorgegeven, of waarbij het genetisch materiaal van beide oudersoorten wordt doorgegeven maar het vreemd sperma de eicel dan niet bevrucht maar enkel fungeert als stimulator voor de groei ervan. Ook van dieren die zich op deze manier voortplanten zijn enkel wijfjes bekend.

**Haploïd:** haploïde cellen of organismen bezitten een enkele set van niet-gepaarde chromosomen. De gameten zijn haploïd.

**Haplotype:** de set die bestaat uit 1 allel van elk gen, omvattende het genotype.

**Hemiklonen, hemiklonale voortplanting:** ontwikkeling van de eicel na bevruchting door vreemd sperma, waarbij tijdens de vorming van de gameten het genoom van 1 van de oudersoorten wordt geweerd.

**Herbivoor:** planteneter.

**Heterozygoot:** het bezit van verschillende allelen op 1 of meer specifieke genen.

**Een individu met verschillende allelen ten opzichte van een bepaald kenmerk.**

**Holotype:** het enige specimen aangeduid als het type door de originele auteur op het ogenblik van de publicatie van de oorspronkelijke beschrijving van een soort.

**Homoniem:** in nomenclatuur (1) in de familie-groep: 1 van 2 of meer beschikbare namen die dezelfde spelling hebben of enkel verschillen in achtervoegsel, voor verschillende nominale taxa; (2) in de genus-groep: elk van 2 of meer beschikbare namen met dezelfde spelling, voor verschillende nominale taxa; (3) in de species-groep: elk van 2 of meer beschikbare namen met dezelfde spelling of spellingen volgens beoordeling van artikel 58 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN) voor verschillende nominale taxa en zowel origineel (primair homoniem) als later (secundair homoniem) gecombineerd met dezelfde genusnaam.

**Homozygoot:** het bezit van identieke allelen op 1 of meer specifieke genen. Een individu dat voor een bepaald kenmerk van beide ouders dezelfde erfelijke eigenschappen heeft ontvangen.

**Hybride:** een individu ontstaan uit een kruising van 2 soorten.

**Hybridogenese:** een wijze van voortplanting waarbij tijdens de vorming van de geslachtscellen in een hybride al het genetisch materiaal van 1 van de oudersoorten in zijn geheel wordt geweerd. Bij dieren die zich hybridogenetisch voortplanten zijn zowel wijfjes als mannetjes aanwezig.

**Hydrolytisch:** gepaard gaande met hydrolyse (= splitsing van een stof door toevoeging van water (H en OH)).

**Incertae sedis:** een Latijnse term die een onzekere taxonomische positie van een taxon aanduidt.

**Introgressie:** introductie van genen in een soort door hybridisatie met een andere soort. Bv.: een vertegenwoordiger van soort A hybridiseert eenmalig met een vertegenwoordiger van soort B. De nakomelingen hiervan planten zich later enkel met soort A verder. Na enkele generaties is van de oorspronkelijke hybridisatie bij die nakomelingen niets meer waar te nemen, maar de genen van soort B zitten nog altijd voor een deel in soort A.

**Junior homoniem:** van 2 homoniemen, de laatst gepubliceerde van 2 of meer identieke namen voor verschillende taxa.

**Junior synoniem:** de meer recent gepubliceerde van 2 of meer beschikbare namen voor hetzelfde taxon.

**Juveniel:** jong.

**Klonale (voortplanting):** ontwikkeling van de eicel door autofertilisatie (thelytoky), zonder tussenkomst van sperma.

**Klonon (kloon):** groep identieke cellen of een organisme, door asexuele deling uit een enkele cel ontstaan.

**Lectotype:** een syntype dat na de publicatie van de originele beschrijving van een nominale soort of ondersoort aangeduid werd als het type.

**Locus:** plaats van een gen op een chromosoom.

**Macrofaag:** een grote fagocyt (= een cel die uit haar omgeving vaste deeltjes kan opnemen en verteren).

**Maternale (overerving):** overerving langs de maternale cel, bv. langs de oöcyt en de eicel. De normale weg langs waar genomen uit de mitochondriën wordt overgeërfd.

**Mediodorsaal:** midden op de rug.

**Meiose:** de 2 achtereenvolgende delingen van de kern in de cel zonder chromosoomrepletie, die leiden tot de vorming van de gameten. De reductiedeling.

**Mendeliaanse soort:** een soort met een klassieke voortplanting, waar bij de scheiding van de chromosomen het erfelijk materiaal onafhankelijk wordt gesorteerd en doorgegeven in de geslachtscellen, zodat genetisch materiaal van beide oudersoorten in de geslachtscellen aanwezig is.

**Mesotroof:** middelmatig voedselrijk.

**Metamorfose:** de gedaanteverwisseling bij amfibieën, de overgang van larve naar juveniele vorm.

**Metatarsusknobbel (Callus internus):** middenvoetsknobbel. Aan de basis van de kleinste teen.

**Mitose:** het proces van kern- en celdeling van de lichaamscellen van de eukaryoten. Uit een

cel ontstaan 2 dochtercellen die hetzelfde aantal chromosomen hebben als de oudercel.

**Monofyletisch:** tot een groep behorend waarvan de leden allemaal afstammen van de dichtste gemeenschappelijke stamvader.

**Morfologie:** de beschrijving van de uit- en inwendige vormen en structuren van organismen.

**Morfometrie:** het verrichten van metingen van de vormen der organismen.

**Morfotype:** een fenotype dat herkenbaar is aan zijn morfologie.

**Neotype:** het specimen aangeduid als het type van een nominale soort of ondersoort, dat nodig wordt geacht om het nominale taxon objectief aan te duiden om reden dat de originele types niet meer bestaan.

**Niche (ecologische):** de multidimensionale toevluchtsruimte van een soort of organisme, zijn ecologische behoeften of zijn specifieke manier van gebruik van de omgeving.

**Nomenclatuur:** een systeem van naamgeving voor de levende wezens.

**Nomen novum:** een Latijnse term die een equivalent is aan "nieuwe vervangingsnaam".

**Nomen nudum:** een Latijnse term die refereert naar een naam die niet beschikbaar is conform artikels 11, 12 en 13 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN).

**Nomen oblitum:** een Latijnse term in de nomenclatuur (een "vergeten naam") toegepast na 1 januari 2000 voor een naam die niet meer gebruikt werd sinds 1899, en die door artikel 23.9.2 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN) geen voorrang heeft op een recenter synoniem of homoniem. De recentere naam krijgt voorrang op het nomen oblitum en wordt een nomen protectum genoemd.

**Nominaal taxon (species, genus, enz.):** een naamdragend taxon dat objectief beschreven werd door zijn type.

**Objectief synoniem:** elk van 2 of meer namen die gebaseerd zijn op hetzelfde type.

**Oligotroof:** voedselarm.

**Ontogenetisch, ontogenie:** het ontstaan en de ontwikkeling van de soort.

**Oöcyt:** een bepaald stadium in de ontwikkeling van de vrouwelijke gameet (eicel), het stadium tussen oögonium en het rijpe ei dat bevrucht kan worden.

**Oögonium (mv. oögonia):** primordiaal ei in het kiemepitheel van de eierstok. Het eerste stadium in de ontwikkeling van de eicel.

**Oöplasma:** cytoplasma van de eicel.

**Opisthocoel:** een vertebraat waarbij het wervellichaam aan de achterzijde hol is.

**Paratype:** elk specimen uit de serie van types anders dan het holotype.

**Parthenogenese:** een wijze van voortplanting waarbij geen sperma vereist is voor de verdere ontwikkeling van de eicel en er dus van bevruchting geen sprake is. Alle dieren die zich parthenogenetisch voortplanten, zijn wijfjes. Ze zijn ontstaan uit een oorspronkelijke kruising van 2 nauwverwante soorten.

**Paternale overerving:** overerving langs de paternale cel, de zaadcel.

**Piscivoor:** visetend.

**Pleistoceen refugium:** een favorabel gebied ten zuiden van de ijskap, waar soorten en populaties overleefden tijdens de ijstijden.

**Plesiomorf kenmerk:** ancestrale (primitieve) kenmerktoestand.

**Polyplloid:** een cel of organisme met meer dan 2 haploïde chromosomensets.

**Predator:** jagend dier dat een prooi vangt en doodt om zich te voeden.

**Primair homoniem:** elk van 2 of meer identieke soort- of ondersoortnamen gepubliceerd voor verschillende nominale taxa en oorspronkelijk gecombineerd met dezelfde genusnaam. Voor variante spelling zie ook artikel 58 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN).

**Procoel:** een vertebraat met wervels die aan de voorzijde hol zijn en die soms vrije tussenwervels bezit.

**Prokaryoot:** organismen waarbij een duidelijke celkern ontbreekt en het DNA georganiseerd is in een enkele reeks (uitzonderlijk 2). Deze organismen bezitten maar weinig organellen. Prokaryoten zijn de bacteriën en de cyanobacteriën (blauwgroene algen).



**Quadrinomine nomenclatuur:** het systeem van nomenclatuur waarbij een taxon van een rang lager dan de species-groep aangeduid wordt door een combinatie van 4 namen. Dit systeem is niet meer geldig volgens artikel 5 van de Internationale Code van Zoölogische Nomenclatuur (ICZN).

**Recessief:** een allel dat enkel bij homozygote fenotypes tot uiting komt. Bij een heterozygoot individu wordt het kenmerk verdoezeld door de dominante allelen.

**Recombinatie:** het ontstaan van nieuwe genen-volgordes in de geslachtscellen. Bij de vorming van geslachtscellen zoeken eerst de homologe chromosomen elkaar op en komen tegen elkaar aan te liggen. Dan worden beide overlangs in twee chromatiden gesplitst. Deze kunnen nu met hun evenbeeld vergelijkbare stukken uitwisselen ('crossing-over').

**Senior homoniem:** de eerst gepubliceerde van 2 of meer identieke namen voor verschillende taxa.

**Senior synoniem:** de eerst gepubliceerde van 2 of meer beschikbare namen voor hetzelfde taxon.

**Sensu lato:** het Latijn voor "in de brede zin". Het tegenovergestelde van *sensu stricto* (in de stricte betekenis).

**Spermatide:** een uit een spermatocyt ontstane cel, die het voorstadium is van een spermatozoön.

**Spermatocyt:** mannelijke kiemcel (in het kiemepitheel van de testiskanaaltjes), ontstaan door deling van een spermatogonium.

**Spermatogonium (mv. spermatogonia):** ongedifferentieerde mannelijke kiemcel (cf. oögonium), voortkomend uit het epitheel van de testiskanaaltjes.

**Spermatozoön (mv. spermatozoa):** een rijpe zaadcel die in staat is een eicel te bevruchten.

**Stenok:** een soort met een nauwe ecologische niche, die gespecialiseerd is op welbepaalde habitats.

**Subgenus:** de taxonomische eenheid onder het genus.

**Subjectief synoniem:** elk van 2 of meer synoniemen gebaseerd op verschillende types, die door zoölogen echter aanzien worden als behorende tot hetzelfde taxon en in synonymie behouden werden.

**Sympatrie:** het geheel of gedeeltelijk in hetzelfde gebied voorkomen van 2 of meer soorten.

**Synoniem:** in nomenclatuur; elk van 2 of meer beschikbare namen voor hetzelfde taxon.

**Syntoop:** het in dezelfde biotoop voorkomen van 2 of meer soorten.

**Syntype:** elk specimen uit de serie van types waarvan geen holotype of lectotype is aangeduid.

**Systematiek:** de wetenschap die de diversiteit van de levende wezens en hun onderlinge relaties bestudeert.

**Taxon (mv: taxa):** een monofyletische groep van populaties die kunnen herkend worden door een gemeenschappelijke groep van kenmerken. Zo'n groep is duidelijk herkenbaar en vormt een taxonomische eenheid.

**Teratogeen:** misvormingen veroorzakend bij het embryo.

**Tetraploïd:** tetraploïde cellen of organismen hebben 4 kopijen van het haploïde aantal chromosomen in hun celkern.

**Terra typica:** de geografische plaats waar het naamdragend type (holotype, lectotype of neotype) werd geïncubeerd.

**Terra typica restricta:** de gelimiteerde geografische plaats van het naamdragend type.

**Thyreotroop:** met betrekking tot de schildklier.

**Topotypisch/topotype:** een terminologie die gebruikt wordt voor een specimen afkomstig uit hetzelfde gebied van de soort of ondersoort waartoe het behoort.

**Triploïd:** triploïde cellen of organismen bezitten driemaal het haploïde aantal chromosomen.

**Trofische (niche):** met betrekking tot de voeding. Het voedselspectrum of dieet.

**Type:** een zoologisch object dat fungeert als de basis voor de naam van een nominaal taxon.

**Typesoort:** de soort (species) die aangeduid werd als het voorbeeld of type van een nominaal genus.

**Vitellogenese:** de ontwikkeling van de dooier van een ei in de eileider.

**Zygote:** een diploïde cel, het resultaat van de fusie van een vrouwelijke en mannelijke gameet tijdens de bevruchting.

# Acroniemen musea en andere collecties in synonymielijst

- ANSP: Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, USA  
BMNH: British Museum (Natural History), Londen, United Kingdom  
GNHM: Goulandris Natural History Museum, Kifissia-Athinai, Greece  
MCZ: Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, USA  
MHNG: Muséum d'Histoire Naturelle, Genève, Suisse  
MNCN: Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España  
MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France  
MSNM: Museo di Storia Naturale di Milano, Milano, Italia  
MSNT: Museo e Istituto di Zoologia Sistemática, Torino, Italia  
NMW: Naturhistorisches Museum, Wien, Austria  
ZDEU: Zoology Department Ege University, Izmir, Turkey  
ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn,  
Deutschland  
ZIK: Ukrainian Academy of Sciences, Zoological Institute, Kiev, Ukraine  
ZMB: Zoologisches Museum, Berlin, Deutschland

## Literatuur

- Akef, M.S.A. & H. Schneider, 1989.- The eastern form of *Rana ridibunda* (Anura: Ranidae) inhabits the Nile delta. *Zool. Anz.* 223: 129-138.
- Albertini, G. & B. Lanza, 1987.- *Rana catesbeiana* Shaw, 1802 in Italy. *Alytes* 6: 117-129.
- Alpagut, N. & B. Falakali, 1995.- Karyotype analysis of two *Rana ridibunda* (Ranidae; Anura) populations in Turkey. *Isr. J. Zool.* 41: 523-531.
- Arano, B., G.A. Llorente, P. Herrero & N. Sanchiz, 1994.- Current studies on Iberian water frogs. *Zool. Polon.* 39(3-4): 365-375.
- Arikan, H., 1988.- On a new form of *Rana ridibunda* (Anura Ranidae) from Turkey. *Istanbul Üniv. Fen Fak. Biyoloji Der.* 53: 81-87.
- Bailon, S., 1991.- Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes. Thèse de Doctorat, Université Paris VII, Vol. I, 499 pp.; Vol. II, 89 pp.
- Banks, B., J. Foster, T. Langton & K. Morgan, 2000.- British Bullfrogs? *British Wildlife* 2000: 327-330.
- Beerli, P., 1993.- Genetic isolation and calibration of an average protein clock in Western Palearctic waterfrogs of the Aegean region. Inaugural-Dissertation, Philosophische Fakultät II, Universität Zürich, 92 pp.
- Beerli, P., H. Hotz, H.G. Tunner, S. Heppich & T. Uzzell, 1994.- Two New Water Frog Species from the Aegean Islands Crete and Karpathos (Amphibia, Salientia, Ranidae). *Notulae Naturae Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 470: 1-9.

- Berger, L., 1966.- Biometrical studies on the population of green frogs from the environs of Poznan. *Ann. Zool. Warszawa* 23(11): 303-324.
- Berger, L., 1968.- Morphology of the F1 generation of various crosses within *Rana esculenta* complex. *Acta Zool. Crac.* 13: 301-324.
- Berger, L., 1970.- Some characteristics of the crosses within *Rana esculenta* complex in post-larval development. *Ann. Zool.* 27: 373-416.
- Berger, L., 1971a.- Viability, sex and morphology of F2 generation within forms of *Rana esculenta* complex. *Zool. Polon.* 21: 345-393.
- Berger, L., 1971b.- Inheritance of sex and phenotype in F1 and F2 crosses within *Rana esculenta* complex. *Genetica Poloniae* 21: 517-521.
- Berger, L., 1973.- Systematics and hybridization in European green frogs of *Rana esculenta* complex. *J. Herpetol.* 7: 1-10.
- Berger, L., 1979.- Egg size as an index of phenotype in progeny of *Rana esculenta* females. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 55(1): 187-202.
- Berger, L., 1982.- Hibernation of the European water frogs (*Rana esculenta* complex). *Zool. Polon.* 29: 57-72.
- Berger, L., 1987.- Impact of agriculture intensification on Amphibia. In J.J. van Gelder, H. Strijbosch & P.J.M. Bergers (eds.). *Proc. of the 4th Ordinary General Meeting of the SEH, Nijmegen, 1987*, 79-82.
- Berger, L., 1988a.- Principles of studies of European water frogs. *Acta Zool. Cracov.* 31(21): 563-580.
- Berger, L. 1988b.- On the origin of genetic systems in European water frog hybrids. *Zool. Polon.*, 34, 1-4: 5-32.
- Berger, L., 1988c.- An all-hybrid waterfrog population persisting in agrocenoses of Central Poland (Amphibia, Salientia, Ranidae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 140: 202-219.
- Berger, L., 1994.- Some peculiar phenomena in European water frogs. *Zool. Polon.*, 39, 3-4: 267-280.
- Berger, L. & R. Günther, 1988.- Genetic composition and reproduction of water frog populations (*R. kl. esculenta* Synklepton) near nature reserve Serrahn, GDR. *Arch. Natursch. Mecklenb.* 28: 265-280.
- Berger, L. & H. Roguski, 1978.- Ploidy of Progeny from Different Egg Size Classes of *Rana esculenta* L. *Folia Biol. (Krakow)* 26(4): 231-248.
- Berger, L. & M. Rybacki, 1994.- Sperm competition between two species of European water frogs (*Rana ridibunda* and *Rana lessonae*). *Zool. Polon.* 39(3-4): 281-291.
- Berger, L. & T. Uzzell, 1980.- The eggs of European water frogs (*Rana esculenta* complex) and their hybrids. *Fol. Biol. (Krakow)* 28(1): 3-25.
- Berger, L., H. Hotz & H. Roguski, 1986.- Diploid Eggs of *Rana esculenta* with Two *Rana ridibunda* Genomes. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 138(1): 1-13.
- Berger, L., H. Roguski & T. Uzzell, 1978.- Triploid F2 Progeny of Water Frogs (*Rana esculenta* complex). *Folia Biol. (Krakow)* 26(3): 136-152.
- Berger, L., T. Uzzell & H. Hotz, 1988.- Sex determination and sex ratios in western Palearctic water frogs: XX and XY female hybrids in the Pannonian Basin. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 140(1): 220-239.

- Berger, L., T. Uzzell & H. Hotz, 1994.- Postzygotic reproductive isolation between Mendelian species of European Water Frogs. *Zool. Polon.* 39(3-4): 209-242.
- Bergmans, W. & A. Zuiderwijk, 1986.- Atlas van de Nederlandse Amfibieën en Reptielen en hun Bedreiging. KNNV, uitgave nr. 39, 177 pp.
- Blankenhorn, H., 1973.- Zum Stand der Forschung über die Verbreitung der Grünfrösche im Kanton Zürich. *Rev. Suisse Zool.* 80 (3): 656-661.
- Böhme, W., 1978.- Das Kühneltsche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 16: 256-266.
- Bons, J. & Ph. Geniez, 1996.- Amphibiens et Reptiles du Maroc (Sahara Occidental compris). Atlas biogéographique. Asociación Herpetológica Española, Las Palmas (Gran Canaria), 319 pp.
- Borkin, L.J., 1986.- Pleistocene Glaciations and Western-Eastern Palearctic Disjunctions in Amphibian Distribution. In Z. Rocek (ed.), *Studies of Herpetology*, Prague, 63-66.
- Borkin, L.J., W.I. Garaninn, N.T. Tichenko & I.A. Zaune, 1979.- Some results in the green frogs survey in the USSR. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 1: 153-170.
- Borkin, L.J., I. Zaune, M.M. Pikulik & T. Sokolova, 1986.- Distribution and structure of the Green Frog Complex in the USSR. In Z. Rocek (ed.), *Studies of Herpetology*, Prague, 675-678.
- Bossuyt, F. & M.C. Milinkovitch, 2001.- Amphibians as Indicators of Early Tertiary 'Out of India' Dispersal of Vertebrates. *Science* 292: 93-95.
- Boulenger, G.A., 1882.- Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum (2nd ed.), 495 pp, 30 pl.
- Boulenger, G.A., 1891.- A contribution to the knowledge of the races of *Rana esculenta* and their geographical distribution. *Proc. Zool. Soc. London*, 1891: 374-384.
- Boulenger, G.A., 1905.- On remarkable specimens of *Rana esculenta* from South-Western Persia. *Ann. Mag. nat. Hist.* 7(16): 552.
- Boulenger, G.A., 1918.- On the races and variation of the edible frog, *Rana esculenta* L. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2: 241-257.
- Bruchta, B.H. & H.G. Tunner, 1994.- Flow cytometric analysis of spermatogenesis in triploid *Rana esculenta*. *Zool. Polon.* 39(3-4): 507.
- Bucci, S., M. Raghianti, G. Mancino, L. Berger, H. Hotz & T. Uzzell, 1990.- Lampbrush and mitotic chromosomes of the hemiclonally reproducing hybrid *Rana esculenta* and its parental species. *J. Exp. Zool.* 255: 37-56.
- Buckley, D., B. Arano, P. Herrero, G.A. Llorente & M. Esteban, 1994.- Moroccan water frogs vs *R. perezi*: allozyme studies show up their differences. *Zool. Polon.* 39(3-4): 377-385.
- Buckley, D., B. Arano, P. Herrero & G. Llorente, 1996.- Population structure of Moroccan water frogs: genetic cohesion despite a fragmented distribution. *J. Zool. Syst. Evol. Research* 34: 176-179.
- Burny, J. & G.H. Parent, 1985.- Les Grenouilles vertes de la Belgique et des régions limitrophes. Données chorologiques et écologiques. *Alytes* 4(1): 12-33.
- Busack, S.D., 1986.- Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research* 2(1): 17-36.
- Catesby, M., 1754.- The Naural History of Carolina, Florida and the Bahama Islands: containing the figures of Birds, Beasts, Fishes, Serpents, Insects and Plants, 2nd ed. (ed. G. Edwards), 2 vols., London.

- Cecil, S.G. & J.J. Just, 1979.- Survival Rate, Population Density and Development of a Naturally Occurring Anuran Larvae (*Rana catesbeiana*). *Copeia* 1979(3): 447-453.
- Cimino, M.C., 1972.- Egg-production, polyploidization and evolution in a diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. *Evolution* 26: 294-306.
- Clarkson, R.W. & J.C. De Vos, Jr., 1986.- The Bullfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, in the Lower Colorado River, Arizona-California. *J. Herpetol.* 20(1): 42-49.
- Cogălniceanu, D. & T. Călin, 1993.- On the presence of *Rana lessonae* in Rumania. *Amphibia-Reptilia* 14(1): 90-93.
- Cogălniceanu, D., M.W. Palmer & C. Ciubuc, 2001.- Feeding in anuran communities on islands in the Danube floodplain. *Amphibia-Reptilia* 22(1): 1-19.
- Crochet, P.A., A. Dubois, A.M. Ohler & H. Turner, 1995.- *Rana (Pelophylax) ridibunda* Pallas, 1771, *Rana (Pelophylax) perezi* Seoane, 1885 and their associated klepton (Amphibia, Anura): morphological diagnoses and description of a new taxon. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér.*, 1-2: 11-30.
- Duellman, W.E., 1992.- Reproductive strategies in frogs. *Scientific American* 1992: 58-65.
- Dubois, A., 1979.- Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana "esculenta" COMPLEX (AMPHIBIA, ANURA)*. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 55(1): 59-87.
- Dubois, A., 1982.- Notes sur les Grenouilles vertes (groupe de *R. kl. esculenta* L. (1758)). Introduction. *Alytes* 1:42-49.
- Dubois, A., 1983.- Classification et nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. *Bull. Soc. linn. Lyon* 52(9): 270-276.
- Dubois, A., 1992.- Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon* 61(10): 305-352.
- Dubois, A., 1998.- Lists of European species of amphibians and reptiles: will we soon be reaching "stability"? *Amphibia-Reptilia* 19(1):1-28.
- Dubois, A. & R. Günther, 1982.- Klepton and Synklepton: Two New Evolutionary Systematics Categories in Zoology. *Zool. Jb. Syst.* 109: 290-305.
- Dubois, A. & J.J. Morère, 1980.- Pollution génétique et pollution culturelle. *C.R. Soc. Biogéogr.* 488: 5-22.
- Dubois, A. & A. Ohler, 1994a.- Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, Genus *Rana*): A catalogue of available and valid scientific names, with comments on name-bearing types, complete synonymies, proposed common names, and maps showing all type localities. *Zool. Polon.* 39(3-4): 139-204.
- Dubois, A. & A. Ohler, 1994b.- Catalogue of Names of Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, Genus *Rana*): A few additions and corrections. *Zool. Polon.* 39(3-4): 205-208.
- Dubois, A. & D. Vachard, 1971.- Sur une anomalie pigmentaire de la grenouille verte (*Rana esculenta*) et de quelques autres amphibiens anoures en urodèles. *Bull. Soc. linn. Lyon* 40: 40-52.
- Duméril, 1865.- Observations sur la monstruosité dite polymelie ou augmentation du nombre des membres chez des batraciens anoures. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 1: 309-319 + pl. XX.
- Ebendal, T., 1979.- Distribution, morphology and taxonomy of the Swedish green frogs (*Rana esculenta* COMPLEX). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 55(1): 143-152.

Eikhorst, R., 1981.- Populationsgenetische Untersuchungen an Grünfröschen der Bremer Umgebung. Beitr. Naturk. Niedersachsens 34: 104-111.

Eiselt, J. & J.F. Schmidler, 1973.- Froschlurche aus dem Iran unter Berücksichtigung ausseriranischer Populationsgruppen. Ann. Naturhist. Mus. Wien 77: 181-243.

Fischer, C., 1999.- Teichfrosch (*Rana* kl. *esculenta*) mit beidäugig schwarzer Iris. Salamandra 35(1): 57-59.

Fog, K., 1994.- Water frogs in Denmark: population types and biology. Zool. Polon. 39(3-4): 305-330.

Frank, N. & E. Ramus, 1996.- A complete Guide to Scientific and Common Names of Reptiles and Amphibians of the World. NG Publishing Inc., Pottsville, 377 pp.

Frost, D.R., 2002.- Amphibian Species of the World. American Museum of Natural History. Electronic database available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.

Gabriel, M., 1987.- Ein albinotischer Seefrosch *Rana ridibunda* Pallas, 1771 aus Sibirien, Jugoslawien. Salamandra 23(4): 280-281.

Gasc, J.P., A. Cabela, J. Crnobrnja-Isailovic, D. Dolmen, K. Grossenbacher, P. Haffner, J. Lescure, H. Martens, J.P. Martínez Rica, H. Maurin, M.E. Oliveira, T.S. Sofianidou, M. Veith & A. Zuiderwijk, 1997.- Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. S.E.H., MNHN, Paris, 494 pp.

Gaupp, E., 1896.- Anatomie des Frosches. Braunschweig.

Graf, J.D., F. Karch & M.C. Moreillon, 1977.- Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. Experientia 33: 1582-1584.

Gubányi, A. 1992.- Distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex, Anura: Ranidae) in Hungary. In Z. Korsós & I. Kiss (eds.), Proc. Sixth. Ord. Meet. S.E.H., Budapest, 1991, 205-210.

Gubányi, A. & R. Creemers, 1994.- Population structure of water frogs in a floodplain of the river Danube (Szigetköz) in Hungary. Zool. Polon. 39(3-4): 441-445.

Günther, R., 1973.- Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen Grünfröschen und den Bastardcharakter von *Rana esculenta* L. (Anura). Zool. Anz. 190(3-4): 250-285.

Günther, R., 1974.- Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae) in der DDR. Mitt. Zool. Mus. Berlin 50: 287-289.

Günther, R., 1975.- Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie Triploider Teichfrösche, "*Rana esculenta*" L. in der DDR (Anura, Ranidae). Mitt. Zool. Mus. Berlin 51: 145-158.

Günther, R., 1983.- Zur Populationsgenetik der mitteleuropäischen Wasserfrösche des *Rana esculenta*-Synkleptons (Anura, Ranidae). Zool. Anz. 211: 43-54.

Günther, R., 1990.- Die Wasserfrösche Europas. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 288 pp.

Günther, R. & S. Hähnel, 1976.- Untersuchungen über den Genfluss zwischen *Rana ridibunda* und *Rana lessonae* sowie die Rekombinationsrate bei der Bastardform *Rana "esculenta"* (Anura, Ranidae). Zool. Anz. 197(1-2): 23-38.

Günther, R. & J. Plötner, 1986.- On the Noxious Effects of Household Detergents on Anuran Eggs and Tadpoles. In Z. Rocek (ed.), Studies in Herpetology, Proc. of the 3rd European Herpetological Meeting, Prague, 1986, 717-722.

Günther, R. & J. Plötner, 1994.- Morphometric, enzymological and bioacoustic studies in Italian water frogs (Amphibia, Ranidae). Zool. Polon. 39(3-4): 387-415.

- Günther, R., T. Uzzell & L. Berger, 1979.- Inheritance patterns in triploid *Rana "esculenta"* (Amphibia, Salientia). Mitt. Zool. Mus. Berlin 55: 35-57.
- Hall, J.G., 1990.- Genomic Imprinting: Review and Relevance to Human Diseases. Am. J. Hum. Genet. 46: 857-873.
- Hayashi, H. & K. Takayama, 1978.- Inhibitory effects of cadmium on the release of acetylcholine from cardiac nerve terminals. Jap. J. Physiol. 28: 333-345.
- Hemmer, H., A. Konrad & K. Bachmann, 1980.- Hybridization within the *Rana ridibunda* complex of North Africa. Amphibia-Reptilia 1: 41-48.
- Hempelmann, F., 1908.- Der Frosch. Leipzig.
- Heppich, S., H.G. Turner & J. Greilhuber, 1982.- Premeiotic chromosome doubling after genome elimination during spermatogenesis of the species hybrid *Rana esculenta*. Theor. appl. Genet. 61: 101-104.
- Herter, K., 1941.- Die Physiologie der Amphibien. Handb. Zool. Bd. 6.
- Heym, W.D., 1974.- Studien zur Verbreitung, Ökologie und Ethologie der Grünfrösche in der Mittleren und Nördlichen Niederlausitz. Mitt. Zool. Mus. Berlin 50(2): 263-285.
- Hofer-Polit, D., 1998.- Aussterben von *Rana lessonae* und *Rana esculenta* durch die Ausbreitung von *Rana ridibunda*. Elaphe 6(2): 79-80.
- Hofstra, J., 1997a.- Albino kikkers in Nederland. Lacerta 55(4): 165-168.
- Hofstra, J., 1997b.- Blauwe exemplaren van de Groene Kikker (*Rana esculenta*-complex) in Friesland. Lacerta 55(6): 230-233.
- Hofstra, J., 1999.- Opnieuw meldingen van blauwe Groene Kikkers in Friesland. Lacerta 57(5): 166-169.
- Holenweg, P.A.-K., H.-U. Reyer & T.G. Abt, 2001.- Homing behavior of *Rana lessonae*, *R. ridibunda* and their hybridogenetic associate *R. esculenta* after experimental displacement. Amphibia-Reptilia 22(4): 475-480.
- Holman, J.A. & D.L. Harrison, 1999.- *Rana* (Amphibia: Ranidae) from the Upper Eocene (MP17a) Hordle Cliff Locality, Hampshire, England. Palaeovertebrata, Montpellier 28(1): 47-51.
- Hotz, H., 1983.- Genetic diversity among water frogs genomes inherited with and without recombination. Dissertation, University Zürich, 136 pp.
- Hotz, H. & T. Uzzell, 1982.- Biochemically detected sympatry of two water frog species: two different cases in the Adriatic Balkans (Amphibia, Ranidae). Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 134: 50-79.
- Hotz, H. & T. Uzzell, 1983.- Interspecific hybrids of *Rana ridibunda* without germ line exclusion of a parental genome. Experientia 39: 538-540.
- Hotz, H., G. Mancino, S. Bucci-Innocenti, M. Ragghianti, L. Berger & T. Uzzell, 1985.- *Rana ridibunda* varies geographically in inducing clonal gametogenesis in interspecies hybrids. J. exp. Zool. 236(2): 199-210.
- Hotz, H., T. Uzzell, R. Günther, H.G. Turner & S. Heppich, 1987.- *Rana shqipericana*, a new European water frog species from the Adriatic Balkans (Amphibia, Salientia, Ranidae). Notulae Naturae Acad. Nat. Sci. Philad. 468: 1-3.
- Hotz, H., T. Uzzell & L. Berger, 1994.- Hemiclonal Hybrid Water Frogs associated with the sexual host species *Rana perezi*. Zool. Polon. 39(3-4): 243-266.
- Howard, R.D., 1978a.- The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. Evolution 32: 850-971.

- Howard, R.D., 1978b.- The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59: 789-798.
- Hraoui-Bloquet, S., R. Sadek & R. Geze, 2001.- Les Amphibiens du Liban: inventaire, répartition géographique et altitudinale. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 99: 19-28.
- Isawa, H. & Y. Morita, 1980.- Normal Stages of Development in the Frog, *Rana brevipoda porosa* (Cope). *Zool. Mag.* 89(1): 65-75.
- Joermann, G., I. Baran & H. Schneider, 1988.- The Mating Call of *Rana ridibunda* (Amphibia: Anura) in Western Turkey: Bioacoustic Analysis and Taxonomic Consequences. *Zool. Anz.* 220(5-6): 225-232.
- Jooris, R., 2000.- Exoten onder de inheemse herpetofauna. *De Wielewaal* 66: 42-47.
- Jooris, R., 2002.- Palmt de Stierkikker uit Noord-Amerika ook Vlaanderen in? Een stand van zaken. *Natuur.focus* 1(1): 13-15.
- Juszczyk, W., 1951.- The migrations of the aquatic frog *Rana esculenta* L. *Bull. Acad. Pol. Sc. Lett. ser. B.*, 2: 341-369.
- Kämpfe, L., R. Kittel & J. Klapperstück, 1966.- Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. Jena.
- Kawamura, T. & M. Nishioka, 1979.- Isolating mechanisms among the water frog species distributed in the Palearctic region. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 55(1): 171-185.
- Kok, P.J.R., 2001.- Note sur l'introduction de *Rana bedriagae* Camerano, 1882 (Anura, Ranidae) en Belgique et ses possibles implications sur la batrachofaune indigène. *Les Naturalistes belges* 82(1): 25-30.
- Kotlik, P. & K. Šulová, 1994.- Syntopic occurrence of three taxa of water frogs in Czech Republic. *Zool. Polon.* 36(3-4): 417-424.
- Kuhn, B. & H. Schneider, 1984.- Mating and Territorial Calls of the Frog *Rana ridibunda* and their Temperature-dependent Variability. *Zool. Anz.* 212(5-6): 273-305.
- Kumar, S. & S. B. Hedges, 1998.- A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature* 392: 917-920.
- Kuzmín, S.L., 1999.- The Amphibians of the former Soviet Union. *Persoft Publishers, Sofia*, 538 pp.
- Kyriakopoulou-Sklavounou, P., 1992.- Everything that we know about the water frog *Rana ridibunda* P. from Greece. *Proc. Sixth Ord. Meet. S.E.H.*, Budapest, 1991, 281-283.
- Kyriakopoulou-Sklavounou, P. & M.E. Kattoulas, 1990.- Contribution to the reproductive biology of *Rana ridibunda* Pallas (Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia* 11: 23-30.
- Kyriakopoulou-Sklavounou, P. & N. Loumbourdis, 1990.- Annual Ovarian Cycle in the Frog, *Rana ridibunda*, in Northern Greece. *J. Herpetol.* 24(2): 185-191.
- Lanza, B., 1962.- On the introduction of *Rana ridibunda* Pallas and *Rana catesbeiana* Shaw in Italy. *Copeia* 3: 642-643.
- Laufer, H. & M. Waitzmann, 2002.- Der Ochsenfrosch (*Rana catesbeiana*) am nördlichen Oberrhein (Baden-Württemberg). *Herpetofauna*, 24(136) : 5-14.
- Laurent, R.F., 1975.- La distribution des amphibiens et les translations continentales. *Mem. Mus. Hist. Nat. Paris* 88: 176-191.
- Laurenti, J.N., 1768.- Specimen medicum, exhibens synopsis Reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota Reptilium austriacorum. *Viennae, Joan. Thom. Nob. De Trattnem: i-ii + 215 pp., pl. I-V.*



- Leviton, A.L., S.C. Anderson, K. Adler & S.A. Minton, 1992.- Handbook to Middle East Amphibians and Reptiles. SSAR, Oxford, Ohio, USA, 252 pp.
- Lillywhite, H.B., 1970.- Behavioral temperature regulation in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. Copeia 1970: 158-168.
- Løfts, B., J.J. Wellen & T.J. Benraad, 1972.- Seasonal changes in endocrine organs of the male common frog *Rana temporaria*, III. The gonads and the cholesterol cycles. Gen. Comp. Endocrinol. 18: 344-363.
- Loumbourdis, N.S. & P. Kyriakopoulou-Sklavounou, 1991.- Reproductive and lipid cycles in the male frog *Rana ridibunda* in northern Greece. Comp. Biochem. Physiol. 99A: 577-583.
- Marik, J., 1995.- Ein Fall von Albinismus beim Kleinen Wasserfrosch (*Rana lessonae*). Salamandra 31(1): 57-60.
- Massemin, D. & M. Cheylan, 2001.- Éléments bibliographiques sur le statut passé et actuel du Sonneur à ventre jaune *Bombina variegata* (L.) (Anura; Discoglossidae) en région méditerranéenne française. Bull. Soc. Herp. Fr. 97: 41-47.
- Mayr, E., 1963.- Animal Species and Evolution. Cambridge, MA, Harvard University Press, 797 pp.
- Mayr, E. & P.D. Ashlock, 1991.- Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill Book Company, New York, 475 pp.
- Mayr, E., L.E. Gorton & R.L. Usinger, 1953.- Methods and principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill Book Company, New York, 328 pp.
- Mertens, R. & H. Wermuth, 1960.- Die Amphibien und Reptilien Europas. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. 451: 1-56.
- Meyer, F. & W.R. Grosse, 1997.- Nachweis von Albinismus bei *Rana* kl. *esculenta* L. (Amphibia: Ranidae). Salamandra 33(1): 75-78.
- Monnerot, M., A. Dubois & H. Tunner, 1985.- Mitochondrial DNA polymorphism among *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *R. kl. esculenta*: Preliminary study. Alytes 4: 101-112.
- Moyle, P.B., 1973.- Effects of Introduced Bullfrogs, *Rana catesbeiana*, on the Native Frogs of the San Joaquin Valley, California. Copeia 1973: 18-22.
- Nevo, E. & M.G. Filippucci, 1988.- Genetic Differentiation between Israeli and Greek Populations of the Marsh Frog, *Rana ridibunda*. Zool. Anz. 221(5-6): 418-424.
- Nevo, E. & H. Schneider, 1983.- Structure and variation of *Rana ridibunda* mating call in Israel (Amphibia: Anura). Isr. J. Zool. 32: 45-60.
- Nöllert, A. & C. Nöllert, 1992.- Die Amphibien Europas. Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co, Stuttgart, 382 pp.
- Obert, H.J., 1975.- The dependence of calling activity in *Rana esculenta* Linné 1758 and *Rana ridibunda* Pallas, 1771, upon exogenous factors (Ranidae, Anura). Oecologia (Berlin) 18: 317-328. .
- Ogielska, M., 1994a.- *Rana esculenta* developmental syndrome: fates of abnormal embryos from the first cleavage until spontaneous death. Zool. Polon. 39(3-4): 447-459.
- Ogielska, M., 1994b.- Nucleus-like bodies in gonial cells of *Rana esculenta* (Amphibia, Anura) tadpoles - a putative way of chromosome elimination. Zool. Polon. 39(3-4): 461-474.
- Ogielska M. & L. Jurgowiak, 1994.- Exogastrulation in the progeny of water frog, *Rana esculenta* L. (Amphibia, Anura). Zool. Polon. 39(3-4): 475-484.

- Ogielska, M. & E. Wagner, 1990.- Oogenesis and Development of the Ovary in European Green Frog, *Rana ridibunda* (Pallas). I. Tadpole Stages until Metamorphosis. Zool. Jb. Anat. 120: 211-221.
- Ogielska, M. & E. Wagner, 1993.- Oogenesis and Ovary Development in the Natural Hybridogenetic Water Frog, *Rana esculenta* L. I. Tadpole Stages until Metamorphosis. Zool. Jb. Physiol. 97: 349-368.
- Ogielska, M., I. Kubicius, K. Gruszka, B. Odziomek, M. Poreba, M. Indyk, K. Kazana & M. Ferenc, 1994.- Diploid-triploid, predominantly male pure *Rana esculenta* population in Wrocław-Novy Dom. Zool. Polon. 39(3-4): 501-502.
- Pieau, C., 1987.- Recent data on sex determination and sexual differentiation in amphibians and reptiles. Proc. 4th Ord. Gen. Meeting SEH, Nijmegen, 1987, 307-310.
- Plötner, J., 1998.- Genetic diversity in mitochondrial 12S rDNA of western palearctic water frogs (Anura, Ranidae) and implications for systematics. J. Zool. Syst. Evol. Research 36: 191-201.
- Plötner, J. & C. Grunwald, 1991.- A mathematical model of the structure and the dynamics of *Rana ridibunda/esculenta*-♂♂-populations (Anura, Ranidae). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 29: 201-207.
- Plötner, J. & M. Klinkhardt, 1992.- Investigations on the genetic structure and the morphology of a pure hybrid population of *Rana kl. esculenta* (Anura, ranidae) in North Germany. Zool. Anz., 229 (3-4): 163-184.
- Plötner, J. & T. Ohst, 2001.- New hypotheses on the systematics of the western Palearctic water frog complex (Anura, Ranidae). Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Zool. Reihe, 77(1): 5-21.
- Plötner, J., C. Becker & K. Plötner, 1994.- Morphometric and DNA investigations into European waterfrogs *Rana kl. esculenta* Synklepton (Anura, Ranidae) from different population systems. J. Zoo. Syst. Evol. Research 32: 193-210.
- Plötner, J., T. Ohst, W. Böhme & R. Schreiber, 2001.- Divergence in mitochondrial DNA of Near Eastern water frogs with special reference to the systematic status of Cypriote and Anatolian populations (Anura, Ranidae). Amphibia-Reptilia 22(4): 397-412.
- Polls-Pelaz, M., 1994.- Modes of gametogenesis among kleptons of the hybridogenetic water frog complex: an evolutionary synthesis. Zool. Polon. 39(3-4): 123-138.
- Rage, J.C., 1984.- Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior to the Oligocene? Amphibia-Reptilia 5(3-4): 281-288.
- Rage, J.C., 1988a.- Histoire paléobiogéographique des vertébrés terrestres depuis la fin du Paléozoïque, principaux événements. C.R. Soc. Biogéogr. 64(1): 3-17.
- Rage, J.C., 1988b.- Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. Geological Soc. Special publ. 37: 255-273.
- Raimondo, S.M., C.L. Rowe & J.D. Congdon, 1998.- Exposure to Coal Ash Impacts: Swimming Performance and Predator Avoidance in Larval Bullfrogs (*Rana catesbeiana*). J. Herpetol. 32(2): 289-292.
- Rastogi, R.K., L. Iela, P.K. Saxena & G. Chieffi, 1976.- The Control of Spermatogenesis in the Green Frog, *Rana esculenta*. J. Exp. Zool. 196: 151-166.
- Rastogi, R.K., L. Iela, G. Delrio, M. Di Meglio, A. Russo & G. Chieffi, 1978.- Environmental Influence on Testicular Activity in the Green Frog, *Rana esculenta*. J. Exp. Zool. 206: 49-64.
- Renner, M., 1984.- Kükenthal's Leitfaden für das Zoologische Praktikum. Jena.
- Ricqlès, A., 2000.- Le problème de l'origine des tétrapodes hier et aujourd'hui. Bull. Soc. Herp. Fr. 96: 39-55.

- Roesel von Rosenhof, A.J., 1758.- *Historia naturalis ranarum nostratium*. Nuremberg, I-VIII, 1-115 pp.
- Romer, A.S., 1962.- *De gewervelde dieren*. Uitgeverij Het Spectrum, Antwerpen 384 pp (deel 1) en 346 pp (deel 2).
- Rostand, J., 1952a.- Polydactylie, polypodie et polymélie chez les têtards de *Rana esculenta* L. C. R. Acad. Sci. 235: 322-324.
- Rostand, J., 1952b.- Sur la variété d'expression d'une certaine anomalie (P) chez la Grenouille verte (*Rana esculenta* L.). C. R. Acad. Sci. 235: 583-585.
- Rostand, J., 1952c.- Régénération des membres normaux chez les larves de *Rana esculenta* présentant l'anomalie P. C. R. Soc. Biol. 146: 1530-1531.
- Rostand, J. 1952d.- Sur une certaine anomalie (P) de la Grenouille verte (*Rana esculenta* L.). Rev. Sci. 90: 353-365.
- Rostand, J. 1953.- Sur l' anomalie "Iris brun" chez *Rana esculenta* L. et chez *R. temporaria* L. C.R. Acad. Sci. 237: 762-764.
- Rostand, J. 1959.- L'anomalie P chez la Grenouille verte (*Rana esculenta* L.).- Bull. biol. Fr. Belg. 93: 7-15.
- Rostand, J. 1962.- Sur la distribution de l'anomalie P chez la Grenouille verte (*Rana esculenta* L.). C. R. Acad. Sci. 255: 2189-2190.
- Rostand, J., 1971.- Les étangs à monstres. Histoire d'une recherche (1947 - 1970). Paris.
- Rostand, J. & P. Darré, 1968.- Conditions déterminantes de l'anomalie P chez *Rana esculenta*. C. R. Soc. Biol. 162: 1682-1683.
- Rostand, J. & P. Darré, 1969.- Action tératogène de déjections de certains poissons sur les larves de *Rana esculenta*. C. R. Soc. Biol. 163: 2033-2034.
- Rostand, J. & P. Darré, 1970.- Une mutation de *Rana esculenta*: la Grenouille aux yeux noirs. C. R. Acad. Sci. 271: 1414-1415.
- Rybacki, M., 1994a.- Water frogs (*Rana esculenta* complex) of the Bornholm Island, Denmark. Zool. Polon. 39(3-4): 331-344.
- Rybacki, M., 1994b.- Structure of water frog populations (*Rana esculenta* complex) of the Woli Island, Poland. Zool. Polon. 39(3-4): 345-364.
- Rybacki, M., 1994c.- Pure populations of a hybrid *Rana esculenta* from the German-Polish use-domain island. Zool. Polon. 39(3-4): 519-520.
- Rybacki, M., 1994d.- Structure and reproduction of water frog populations, predominantly RLL triploids, from Wysoka Kamie\_ska, Poland. Zool. Polon. 39(3-4): 521-522.
- Rybacki, M., 1994e.- Changes of the body weight in adult and juvenile individuals of *Rana lessonae*. Zool. Polon. 39(3-4): 523-525.
- Rybacki, M., 1994f.- Diploid males of *Rana esculenta* from natural populations in Poland producing diploid spermatozoa. Zool. Polon. 39(3-4): 517-518.
- Rybacki, M. & L. Berger, 1994.- Distribution and ecology of water frogs in Poland. Zool. Polon. 39(3-4): 293-303.
- Santucci, F., G. Nascetti & L. Bulliri, 1996.- Hybrid zones between two genetically differentiated forms of the pond frog *Rana lessonae* in southern Italy. J. Evol. Biol. 9: 429-450.

- Schleich, H.H., W. Kästle & K. Kabisch, 1996.- Amphibians and Reptiles of North Africa. Koeltz, Königstein, 627 pp.
- Schneider, H. & J. Brozoska, 1981.- Die Befreiungsrufe der mitteleuropäischen Wasserfrösche. Zool. Anz. 206(3-4): 189-202.
- Schneider, H. & E.M. Egiasarjan, 1989.- Biacoustic investigations of lake frogs (Ranidae: *Rana ridibunda*) in Armenia as a contribution to the study of distribution of the eastern form. Biol. J. Armenia 42: 926-935.
- Schneider, H. & E. M. Egiasarjan, 1991.- The Structure of the Calls of Lake Frogs (*Rana ridibunda*: Amphibia) in the Terra Typica Restricta. Zool. Anz. 227(3-4): 121-135.
- Schneider, H. & I. Haxhiu, 1992.- Distribution of the Epeirus frog *Rana epirotica* in Albania. Amphibia-Reptilia 13(3): 293-295.
- Schneider, H. & I. Haxhiu, 1994.- Mating call analysis and taxonomy of the water frogs (Ranidae, Anura) in Albania. Zool. Jahrb. Syst. 121: 248-262.
- Schneider, H. & G. Joermann, 1988.- Mating calls of water frogs from the lake Scutari, Yugoslavia, and the relationship to water frogs of other regions. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 26: 261-275.
- Schneider, H. & U. Sinsch, 1992.- Mating call variation in male frogs referred to as *Rana ridibunda* Pallas, 1771. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 30: 297-315.
- Schneider, H. & T.S. Sofianidou, 1985.- The mating Call of *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) in Northern Greece as Compared with Those of Yugoslavian and Israeli Populations: Proposal of a New Subspecies. Zool. Anz. 214(5-6): 309-319.
- Schneider, H. & D. Steinwarz, 1990.- Mating Call and Territorial Calls of the Spanish Lake Frog, *Rana perezi* (Ranidae, Amphibia). Zool. Anz. 225(5-6): 265-277.
- Schneider, H., H.G. Turner & W. Hödl, 1979.- Beitrag zur Kenntnis des Paarungsrufes von *Rana lessonae* Camerano, 1882 (Anura, Amphibia). Zool. Anz. 202(1-2): 20-28.
- Schneider, H., T.S. Sofianidou & P. Kyriakopoulou-Sklavounou, 1984.- Bioacoustic and morphometric studies in water frogs (genus *Rana*) of Lake Ioannina in Greece, and description of a new species (Anura, Amphibia). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 22: 348-366.
- Schneider, H., U. Sinsch & E. Nevo, 1992.- The Lake Frogs in Israel Represent a New Species. Zool. Anz. 228(1-2): 97-106.
- Schneider, H., U. Sinsch & T.S. Sofianidou, 1993.- The water frogs of Greece. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 31: 47-63.
- Schroeder, E.E. & T.S. Basket, 1968.- Age Estimation, Growth Rates, and Population Structure in Missouri Bullfrogs. Copeia 1968: 583-592.
- Schultz, R., 1969.- Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other Vertebrates. Amer. Natur. 103: 605-609.
- Sinsch, U & B. Eblenkamp, 1994.- Allozyme variation among *Rana balcanica*, *R. levantina* and *R. ridibunda* (Amphibia: Anura). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 32: 35-43.
- Sinsch, U & H. Schneider, 1996.- Bioacoustic assessment of the taxonomic status of pool frog populations (*Rana lessonae*) with reference to a topotypical population. J. Zool. Syst. Evol. Research 34: 63-73.
- Skrzypiec, Z., 1964.- Development of the reproductive organs of the female frog *Rana ridibunda* Pall. In the breeding season. Acta Biol. Crac. 7: 47-58.

- Smith-Gill, S.J., C.M. Richards & G.W. Nace, 1972.- Genetic and Metabolic Bases of Two "Albino" Phenotypes in the Leopard Frog, *Rana pipiens*. J. exp. Zool. 180: 157-168.
- Sofianidou, T.S. & H. Schneider, 1989.- Distribution Range of the Epeirus Frog *Rana epeirotica* (Amphibia: Anura) and the Composition of the Water Frog Populations in Western Greece. Zool. Anz. 223(1-2): 13-25.
- Sparreboom, M., 1981.- De amfibieën en reptielen van Nederland, België en Luxemburg. Balkema, Rotterdam, 284 pp.
- Spolsky, C. & T. Uzzell, 1984.- Natural interspecies transfer of mitochondrial DNA in Amphibians. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 81: 5802-5805.
- Spolsky, C. & T. Uzzell, 1986.- Evolutionary history of the hybridogenetic hybrid frog *Rana esculenta* as deduced from mtDNA analyses. Mol. Biol. Evol. 3: 44-56.
- Steinwartz, D. & H. Schneider, 1991.- Distribution and bioacoustics of *Rana perezi* Seoane, 1885 (Amphibia, Anura, Ranidae) in Tunisia. Bonn. zool. Beitr. 42(3-4): 283-297.
- Stumpel, A.H., 1992.- Successful reproduction of introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in northwestern Europe: a potential threat to indigenous amphibians. Biol. Conserv. 60: 61-62.
- Thiesmeier, B., O. Jäger & U. Fritz, 1994.- Erfolgreiche Reproduktion des Ochsenfrosches (*Rana catesbeiana*) im nördlichen Landkreis Böblingen (Baden-Württemberg). Zeitschrift f. Feldherpetologie 1: 169-176.
- Thomas, L.A. & G.O.U. Wogan, 1999.- Natural History Notes: *Rana catesbeiana* (Bullfrog). Record Size. Herpetological Review 30(4): 223-224.
- Thurnheer, S. & H.U. Reyer, 2001.- Spatial distribution and survival rate of waterfrog tadpoles in relation to biotic and abiotic factors: a field experiment. Amphibia-Reptilia 22(1): 21-32.
- Touratier, L., 1992a.- Première apparition en France (Région Aquitaine) d' une grenouille américaine: *Rana catesbeiana* en voie d'acclimatement. Intérêt zoologique et impact éventuellement sur l' environnement. Bull. Soc. vét. prat. France 76(4): 219-228.
- Touratier, L., 1992b.- Similitudes et différences actuellement apparentes entre les grenouilles-taureaux (*Rana catesbeiana*) en voie de propagation en Italie et en France. Emergence des questions de santé publique vétérinaire. Bull. Soc. vét. prat. France 76(6-7): 349-355.
- Tsiora, A. & P. Kyriakopoulou-Sklavounou, 2001.- Male reproductive cycle of the water frog *Rana epeirotica* in northwestern Greece. Amphibia-Reptilia 22(3): 291-302.
- Tunner, H.G., 1974.- Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 12: 309-314.
- Tunner, H.G., 1978.- Zur Morphologie junger Wasserfrosche aus verschieden zusammengesetzten Populationen. Ann. Naturh. Mus. Wien 81: 465-474.
- Tunner, H.G., 1979.- The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homozygous crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*. Mitt. Zool. Mus. Berlin 55: 89-109.
- Tunner, H.G., 1992.- Locomotory behaviour in water frogs from Neusiedlersee (Austria, Hungary). 15 km migration of *Rana lessonae* and its hybridogenetic associate *Rana esculenta*. In Z. Korsós & I. Kiss (eds.), Proc. Sixth. Ord. Meet. S.E.H., Budapest, 1991, 449-452.
- Tunner, H.G., 1994.- The morphology and biology of triploid hybridogenetic *Rana esculenta*: does genome dosage exist? Zool. Polon. 39(3-4): 505.
- Tunner, H.G., 2000.- Evidence for genomic imprinting in unisexual triploid hybrid frogs. Amphibia-Reptilia 21(2): 135-141.

Turner, H.G. & M.T. Dobrowsky, 1976.- Zur morphologischen, serologischen und enzymologischen Differenzierung von *Rana lessonae* und der hybridogenetischen *Rana esculenta* aus dem Seewinkel und dem Neusiedlersee (Österreich, Burgenland). Zool. Anz, 197: 6-22.

Turner, H.G. & S. Heppich, 1982.- A genetic analysis of water frogs from Greece: evidence for the existence of a cryptic species. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 20: 209-223.

Turner, H.G. & S. Heppich-Turner, 1991.- Genome Exclusion and 'Two Strategies of Chromosome Duplication in Oogenesis of a Hybrid Frog. Naturwissenschaften 78: 32-37.

Turner, H.G. & S. Heppich-Turner, 1992a.- A new population system of water frogs discovered in Hungary. Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Budapest, 1991, 453-460.

Turner, H.G. & S. Heppich-Turner, 1992b.- Triploid all mate offspring from a cross between diploid hybrid frogs. Abstract of the "Jahrestagung der Gesellschaft für Genetik", sept. 1992, Tübingen.

Uzzell, T., 1975.- Immunological Distances between the Serum Albumins of *Rana ridibunda* and *Rana lessonae*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 130: 1-10.

Uzzell, T., 1979.- Immunological variation in *Rana lessonae* (Amphibia, Salientia). Mitt. Zool. Mus. Berlin 55(1): 29-33.

Uzzell, T., 1982.- Immunological Relationships of Western Palearctic Water Frogs (Salientia: Ranidae). Amphibia-Reptilia 3: 135-143.

Uzzell, T., 1983.- An immunological survey of Italian water frogs (Salientia: Ranidae). Herpetologica 39(3): 255-234.

Uzzell, T. & H. Hotz, 1979.- Electrophoretic and morphological evidence for two forms of green frogs (*Rana esculenta* complex) in peninsular Italy (Amphibia, Salientia). Mitt. Zool. Mus. Berlin 55(1): 13-27.

Uzzell, T., L. Berger & R. Günther, 1975.- Diploid and Triploid progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia Salientia). Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 127(11): 81-91.

Uzzell, T., R. Günther & L. Berger, 1977.- *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (Amphibia, Salientia). Proc. Ac. Nat. Sci. Philad. 128(9): 147-171.

Uzzell, T., H. Hotz & L. Berger, 1980.- Genome Exclusion in Gametogenesis by an Interspecific *Rana* Hybrid: Evidence From Electrophoresis of Individual Oocytes. J. Exp. Zool. 214: 251-259.

Van Oordt, P.G.W.-J., 1960.- The influence of internal and external factors in the regulation of the spermatogenic cycle in amphibia. Symp. Zool. Soc. London 2: 29-52.

Veith, M., 1996.- Molecular markers and species delimitation: examples from the European batrachofauna. Amphibia-Reptilia 17(4):303-314.

Wagner, E. & M. Ogielska, 1990.- Oogenesis and Development of the Ovary in European Green Frog, *Rana ridibunda* (Pallas). II. Juvenile Stages Until Adults. Zool. Jb. Anat. 120: 223-231.

Wagner, E. & M. Ogielska, 1993.- Oogenesis and Ovary Development in the Natural Hybridogenetic Water Frog, *Rana esculenta* L. II. After Metamorphosis until Adults. Zool. Jb. Physiol. 97: 369-382.

Wahl, M., 1969.- Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). Oecologia 3: 14-55.

Werner, E.E., G.A. Wellborn & M.A. McPeck, 1995.- Diet Composition in Postmetamorphic Bullfrogs and Green Frogs: Implications for Interspecific Predation and Competition. J. Herpetol. 29(4): 600-607.

Wijnands, H.E.J., 1977.- Distribution and habitat of *Rana esculenta* complex in the Netherlands. Neth. J. Zool. 27: 277-286.

Willis, Y.L., D.L. Moyle & T. Baskett, 1956.- Emergence, Breeding, Hibernation, Movements and Transformation of the Bullfrog, *Rana catesbeiana*, in Missouri. Copeia 1956: 30-40.

Zahn, A., 1997.- Untersuchungen zum *Rana* kl. *Esculentia-lessonae*-Komplex in Oberbayern. Salamandra 33(1): 79-88.

Zavadil, V., 1994.- On the distribution of water frogs (*Rana esculenta* synklepton) in the Czech Republic with some notes from this territory. Zool. Polon. 39(3-4): 425-439.

## Register

- Ademhalingsstelsel 29  
Adelphotaxon 102  
Afweeroep 64, 107  
Albinisme 81  
Allantois (einddarm) 21  
Allel, allelen 47, 57, 58, 85, 119, 120, 138  
Allopatrie, allopatrisch 20, 139  
Alvleesklier 27, 28, 41  
Amnion (schaapshuid) 21  
Amphibia 12  
Amficoel 17, 22  
Amplexus 42, 65  
Anamnoot 21  
Anatomie 21  
Anomalieën 68, 80, 81  
Anomocoelen 17  
Archaeobatrachia 17, 18  
Atlas 22, 23  
Balkan groene kikker 14, 116  
Bedriaga's groene kikker 14, 121, 122, 123  
Beerli's groene kikker 14, 120  
Bekkingordel 17, 25  
Bergers groene kikker 14, 107  
Bevrijdingsroep 74, 76  
Bijrijeren 31, 32, 41  
Biomagnificatie 78  
Biologische pollutie 59  
Brulkikker 79, 131-133, 137  
Camerano's groene kikker 14, 128-130  
Chemicaliën 78, 79  
Chromatiden 42, 43  
Chromatine 43, 45, 47  
Cloaca 27, 28, 31, 32, 68, 69  
Cope's groene kikker 15  
Cyanisme 83  
Darmbeen 22, 25  
Dieet 28, 71, 72, 100  
Dijbeen 25, 34, 126  
Diplasiocoel 17  
Diploide cellen 42  
Dorsolaterale ruglijsten (huidplooien, klierband) 13, 103, 132, 134  
Ductus choledochus 28  
Ductus endolymphaticus 38  
Ductus deferens 31, 32  
Dunne darm 27, 28, 30  
Epirus groene kikker 14, 113, 114  
Niche 52, 71, 72, 87, 92, 98, 99, 137  
Eierstokken 32  
Eiklommen 42, 65, 68, 93, 136  
Embryonale ontwikkeling 66-68  
Endeem, endemisch 18, 144  
Endeldarm 27, 28, 30-32, 35  
Endocriene klieren, orgaanjes 40, 41  
Enzymen 27, 28, 69, 70, 105  
Endomitose 43, 47, 55, 56, 63, 148  
Eukaryoten 42  
Exogastrulatie 67  
F1 47, 50, 59, 139  
Fea's groene kikker 15  
Fei's groene kikker 15  
Flavinismen 81  
Fylogenie 15, 18, 19  
Galblaas 27, 28  
Gametogenese 44, 47, 56, 57  
Gehoorzintuig 37  
Genen 42, 51, 53, 54, 59, 61, 67, 81, 82  
Genenflux 98  
Genoominprenting 54  
Geslachtshormonen 42  
Gevoelzintuigen 40  
Gezichtsintuig 35, 36  
Gonaden 42, 47, 58, 71  
Grafs groene kikker 14, 56, 57, 60, 105-107, 139  
Groeihormoon 40  
Groene kikker 9, 14, 43, 45, 47, 51, 58, 63, 64, 66, 74-77, 80-93, 138, 140  
Groene kikker van Kreta 120  
Grote groene kikker 9, 14, 94  
Guanophoren 81  
Günthers groene kikker 14, 118, 119  
Gynogenese 9, 44, 45, 61  
Hallowells groene kikker 15  
Haploïde cellen, gameten 43, 45, 47, 48, 50, 53-56, 66  
Handwortelbeentjes 25  
Hart 27, 29, 30, 31  
Heiligbeen 22

Hemiklonen 44, 45, 57, 58, 61  
 Heppichs groene kikker 14, 126  
 Hersenen 34-38  
 Hielgewricht 85, 96, 117  
 Hoornlaag 22, 77  
 Hotz' groene kikker 14, 16  
 Huidstructuur 21  
 Hu's groene kikker 15  
 Hybridogenese 9, 44, 47-49, 61  
 Iberische groene kikker 56, 74, 75, 102-104, 106, 107, 129, 139  
 Intermaxillare 23  
 Introgressie 57, 58, 60  
 Italiaanse groene kikker 14, 107, 108  
 Italiaanse hybride groene kikker 14, 56, 109  
 Ito's groene kikker 15  
 Kannibaal, kannibalisme 72, 87, 100  
 Kawamura's groene kikker 15  
 Keelademhaling 29  
 Kernlichaampjes 47  
 Kleine groene kikker 9, 14, 83  
 Klierlijsten 22, 86  
 Klier van Harder 36  
 Klonon 61  
 Kritische maximumtemperatuur 135  
 Kuitbeen 25, 34  
 Kwaakblazen 13, 42, 74, 86, 91, 97, 103, 107, 112, 113, 117, 119, 121, 122, 140, 132, 134  
 Larvale ontwikkeling 47, 64, 65, 67, 69, 70, 78  
 Lataste's groene kikker 15  
 Lessona's groene kikker 9, 14, 83  
 Lever 28, 41  
 Liu's groene kikker 15  
 Longademhaling 29  
 Lymfeklieren 30  
 Maag 27-29  
 Macrofagen 70  
 Mediodorsale streep 122, 132  
 Meerkikker 9, 14, 21, 37, 46, 52, 53, 65, 73-75, 82, 85-87, 94-100, 138  
 Melanisme 82  
 Melanocyten 81  
 Melanophoren 81  
 Meiose 43, 44, 47, 54, 56, 57, 63, 105, 115, 138  
 Mendeliaanse soort 9, 51, 58, 69, 138  
 Mengpopulaties 41, 47, 55, 62, 68-71, 73, 78-80, 83, 112, 137  
 Metamorfose 41, 47, 55, 62, 68-71, 73, 78-80, 83, 112, 147  
 Metatarsusknobbel 13, 26, 69, 85, 86, 88, 91, 92, 96, 101, 103, 105, 107, 110, 114, 117, 119, 120, 126, 138  
 Middelste groene kikker 9, 14, 89  
 Middenhandsbeentjes 25  
 Migraties 46, 88  
 Milt 27, 30, 31  
 Mitose 42, 43, 47  
 Mondholte 21, 27, 69, 74  
 Neobatrachia 17, 18  
 Niche 52, 71, 72, 87, 92, 98, 99, 137  
 Nieren 31, 32, 36, 41  
 Ontwikkelingskans 58, 59, 66  
 Oöcyten 47, 55, 68  
 Oögonia 47  
 Oöplasma 57  
 Opercularplooien 68  
 Opisthocoel 17  
 Orgaan van Jacobson 39  
 Orgaan van Leydig 37  
 Ovaria 32, 41, 42, 47  
 Paarknobbels 86, 117, 130  
 Pallas' groene kikker 9, 14, 94  
 Paringaroep 64, 65, 74, 75, 88, 89, 93, 100, 104, 107, 111, 114, 118, 123, 126  
 Parthenogenetische voortplanting 9, 61  
 Pepsine 27  
 Perez' groene kikker 14, 102  
 Plancy's groene kikker 15  
 Polydactylie 80, 81  
 Polymelie 80, 81  
 Pope's groene kikker 14  
 Populatiegenetica 49, 52, 55  
 Populatiestructuur 49, 54  
 Predator 21, 71, 79, 135  
 Recombinatie 9, 51, 54, 58, 138  
 Reuk- en smaakzintuigen 39  
 Roepgedrag 73, 74  
 Roessels groene kikker 9, 89  
 Roepkoren 63, 64  
 Ruggermerg 34, 35  
 Rugstreep 97, 130, 133  
 Scheenbeen 25, 34, 101, 120  
 Schedel 16, 22-24  
 Schneiders groene kikker 14, 111, 112, 115, 118  
 Schoudergordel 23-25, 34, 35  
 Schrikroep 76, 136  
 Slijmklieren 21  
 Slokdarm 27, 69  
 Smaakkopje 39, 40  
 Southern hybrid 46, 56, 109  
 Spermatiden 63, 64  
 Spermatocyten 63  
 Spermatogenese 62, 63  
 Spermatogonium (spermatogonia) 62, 63  
 Spermatozoön (spermatozoa) 23, 53, 55, 63, 64  
 Spierstelsel 32  
 Spijsverteringsstelsel 27  
 Spiraculum 68  
 Stembanden 73, 74  
 Stierkikker 80, 81, 131-137  
 Strotterhoofd 27, 41, 73, 74  
 Stuitbeen 22, 25, 30, 35, 101  
 Systematiek 12  
 Teratogeen 80  
 Terentjev's groene kikker 14, 127  
 Tetradaactylie 25  
 Tetraploid 55, 56  
 Tetrapood 15, 16, 21, 22, 37, 39  
 Territoriumroep 64, 73-76



Testikels 31, 32  
Thymus 41  
Thyreotroop hormoon 40  
Tibia 14, 25, 26, 33, 34, 101, 107, 119, 120  
Toxische stoffen 78  
*Triadobatrachus massinoti* 16  
Triploïde gameten 44  
Turners groene kikker 14, 113  
Twaalfvingerige darm 28  
Urineblaas 27, 31, 32, 35  
Urogenitaal stelsel 31, 32  
Uzzells groene kikker 14, 109  
Vertebrale streep 91, 103, 107, 110, 117, 119, 120, 127, 130  
Vetichaampjes 31, 32, 77  
*Viernella herbstii* 17  
Vitellogenese 47, 67, 72  
Vliezige labyrint 38  
Voedselpredatie 71  
Vomeronasaal orgaan 39  
Voortplantingscyclus 62, 77  
Voortplantingsstrategie 58  
Wervelkolom 16, 22-25, 31, 36  
Xantophoren 81  
Zenuwstelsel 34, 35, 40  
Zintuigen 34, 36, 39  
Zoögeografie 11  
Zygote 46, 59, 66

Groene kikkers zijn momenteel in veel landen beschermd, waardoor het verboden is dieren in de natuur te vangen en te doden. Daarbij komt nog dat ze wellicht tot de meest interessante herpetologische studieobjecten behoren, gezien de merkwaardige biologische eigenschappen van de groene kikker.

Deze soort is een verre van gewoon dier binnen de complexe groenekikkerfamilie en de Poolse Bioloog Berger heeft hieromtrent in de jaren '60 een duurzame theorie ontwikkeld. Sindsdien hebben de soorten van het groenekikkercomplex de aandacht getrokken van biologen uit de hele wereld en is er een uitgebreid gamma aan wetenschappelijke publicaties verschenen.

Deze monografie is een synthese van die wetenschappelijke literatuur en heeft als doel de meer geïnteresseerde lezer vertrouwd te maken met de biologie van deze amfibieën.

De nadruk wordt gelegd op de unieke voortplantingsstrategie van enkele vormen uit de groenekikkerfamilie, waarvan heel wat soorten op de koop toe moeilijk op basis van hun uiterlijk te determineren zijn...

#### Natuurhistorische reeks:

De Natuurhistorische reeks van Natuurpunt geeft vrijwilligers de mogelijkheid eigen wetenschappelijk werk in een aantrekkelijke uitgave te publiceren.