



# Découverte d'un nouveau taxon d'amphibien grâce à l'ADN environnemental : première mention de *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri* (Gayda, 1940) (Amphibia, Anura, Ranidae) en Lorraine (Grand Est, France)

**Jean-Pierre VACHER**

Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine, 3 rue du Président Robert Schuman, 57400 Sarrebourg  
[jpvacher@gmail.com](mailto:jpvacher@gmail.com)

**Alice VALENTINI**

SPYGEN, 17 Rue du Lac Saint-André, Savoie Technolac, 73375 Le-Bourget-du-Lac  
[alice.valentini@spygen.com](mailto:alice.valentini@spygen.com)

**Julia DAYON**

Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, CNRS, 1919 route de Mende, 34090 Montpellier  
[julia.dayon@gmail.com](mailto:julia.dayon@gmail.com)

**Damien AUMAÎTRE**

Conservatoire d'espaces naturels de Lorraine, 3 rue du Président Robert Schuman, 57400 Sarrebourg  
[dam.aumaitre@gmail.com](mailto:dam.aumaitre@gmail.com)

---

**Résumé** – La recherche d'amphibiens par ADN environnemental (ADNe) a permis la découverte d'un nouveau taxon d'amphibien en Lorraine, la Grenouille rieuse des Balkans *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri*. Ce taxon cryptique se trouve dans deux étangs du nord de la Moselle dans la région naturelle du Warndt, et vient ajouter de la complexité pour l'identification des grenouilles vertes du genre *Pelophylax* dans la région. Cependant, si la morphologie se révèle peu utile pour repérer ce taxon cryptique, la bioacoustique et surtout l'analyse d'ADN permettent de révéler sa présence. Nous recommandons aux écologues utilisant l'outil ADNe pour caractériser la faune aquatique des étangs et mares dans la région d'adopter une approche en métabarcoding de tous les amphibiens dans leurs protocoles afin de parfaire les connaissances sur la répartition de ce taxon.

**Mots-clés** – Amphibiens, 12S ADN ribosomal, Espèce introduite, Biodiversité aquatique.

**Abstract** – *Discovery of a new taxon of amphibian through eDNA: first record of Pelophylax ridibundus kurtmuelleri (Gayda, 1940) (Amphibia, Anura, Ranidae) in the Lorraine region (northeastern France)*

Surveying amphibians through environmental DNA (eDNA) analysis revealed the presence of a new taxon in Lorraine, the Balkan frog *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri*. This cryptic taxon has been found in two small lakes of the Warndt region and adds up to the complexity of identification of *Pelophylax* frogs in the region. If morphology is not reliable to tell apart between both taxa, bioacoustics and especially eDNA are reliable tools to detect *P. ridibundus kurtmuelleri*. We recommend naturalists and ecologists who use eDNA approaches to characterize wetland biodiversity to include a metabarcoding approach for amphibians in their protocols to better understand the distribution of this new taxon in the region.

**Keywords** – Amphibians, 12S ribosomal DNA, Introduced species, Aquatic biodiversity.

---

## INTRODUCTION

Le complexe des grenouilles vertes, genre *Pelophylax* Fitzinger, 1843 comprend actuellement 14 espèces réparties en Europe, Moyen-Orient et Asie jusqu'au Japon (Dufresnes *et al.* 2024, Frost 2026). En Europe de l'Ouest, l'étude de ce genre est compliquée du fait de l'introduction de plusieurs taxons du centre et sud de l'Europe et du Moyen-Orient, et d'un système de reproduction particulier, l'hybridogénèse, générant des taxons hybrides coexistant avec les espèces parentes, rendant leur identification difficile (Duguet & Melki 2003, Plötner 2005,

Dufresnes *et al.* 2017, Denoël & Dufresnes 2025). Un taxon du sud de l'Europe, *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri* (Gayda, 1940), la Grenouille rieuse des Balkans, dont l'aire de répartition naturelle correspond au sud des Balkans (Grèce, Albanie, Monténégro, sud de la Serbie et sud de la Bulgarie), a été introduit récemment dans l'ouest de l'Europe (Dufresnes *et al.* 2024). En France, ce taxon a été identifié dans le sud et l'ouest (Dufresnes *et al.* 2024, Pille *et al.* 2025), de même que dans une

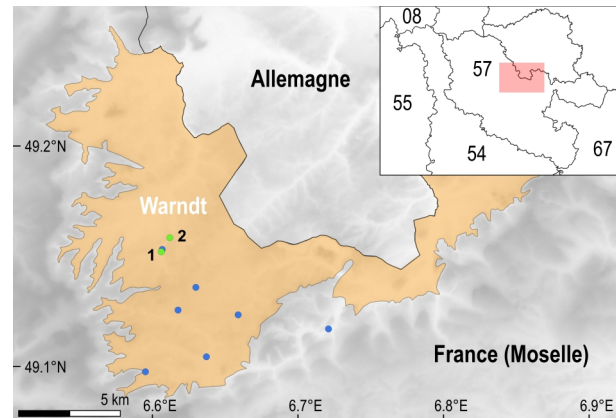
localité du sud du Haut-Rhin non loin de la frontière Suisse (Dufresnes *et al.* 2018, Denoël & Dufresnes 2025).

Le cortège d'amphibiens autochtones du Grand Est comprend 19 espèces, auxquelles s'ajoutent deux espèces introduites, la Grenouille rieuse *Pelophylax ridibundus sensu lato* et le Sonneur à ventre de feu *Bombina bombina* (Thiriet & Vacher 2010, Bellenoue *et al.* 2014, ODONAT Grand Est (coord.) 2023). Ce cortège se caractérise entre autres par des espèces d'Europe centrale qui se trouvent en limite d'aire dans la région. Il s'agit de la Grenouille des champs *Rana arvalis* Nilsson, 1842, du Crapaud vert *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), et du Pélobate brun *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768). Cette dernière espèce est très discrète et nécessite des techniques de recherche novatrices pour optimiser sa détection dans les secteurs où les effectifs sont faibles, par exemple avec l'utilisation de capteurs acoustiques passifs, ou de l'ADN environnemental (ADNe). Cette dernière technique consiste à séquencer les fragments d'ADN persistant dans l'environnement afin de détecter les espèces présentes. Nous avons adopté cette approche en 2024 lors d'une campagne de terrain dont l'objectif était de détecter des nouvelles stations de reproduction du Pélobate brun dans la région naturelle du Warndt (Moselle). C'est dans ce cadre que nous avons caractérisé le cortège d'amphibiens présents dans un réseau de mares par ADNe et ainsi découvert deux nouvelles localités de *Pelophylax r. kurtmuelleri*.

## MATÉRIEL ET METHODES

Nous avons prélevé des échantillons en suivant le protocole décrit dans Dufresnes *et al.* (2019), dans huit mares et étangs du Warndt les 4 juin 2024 (n=5) et 27 juin 2024 (n=3) ainsi qu'une mare en bordure sud-est du Warndt qui paraissait pertinente à intégrer en raison de la découverte récente de Pélobate brun à terre à proximité (Figure 1). Ces mares ont été initialement sélectionnées par leur potentialité d'accueil du Pélobate brun *Pelobates fuscus*, espèce d'intérêt conservatoire majeur dans la région et dont la détection est difficile du fait de sa rareté et de son chant discret émis sous l'eau (Duguet & Melki 2003). De ce fait, il s'agissait de pièces d'eau de grande surface (>500 m<sup>2</sup>), relativement profondes (>1 m.), qui correspondent aux exigences écologiques du Pélobate brun (Nöllert 1990, Duguet & Melki 2003).

Le protocole de terrain consistait à prélever depuis la berge deux litres d'eau par site d'étude dans un sac Whirl-Pak stérile à l'aide d'une louche de 100 ml, grâce à 20 différents points de prélèvement depuis la berge. Sur l'étang dit "du Moulin" de Porcelette (Point 1 sur la Figure 1), nous avons prélevé deux échantillons de deux litres dans des secteurs différents. Le volume d'eau prélevé était ensuite filtré dans les capsules VigiDNA 0.45 µm (SPYGEN, Le Bourget du Lac) à l'aide d'une seringue stérile, et les capsules étaient ensuite remplies d'une solution de 80 ml de buffer CL1 (SPYGEN) afin de préserver les molécules d'ADN prélevées dans le filtre. Les capsules ont été stockées à température ambiante dans le noir durant deux mois avant transmission pour l'extraction d'ADN.



**Figure 1** – Localités de prélèvements d'eau (n=9) pour la recherche d'amphibiens par analyse de l'ADNe en 2024 dans la région du Warndt (nord Moselle) et répartition de *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri* dans le Warndt.

La région du Warndt est indiquée en orange, les points bleus indiquent l'absence de détection ADNe, les deux points verts indiquent les sites de détection ADNe.

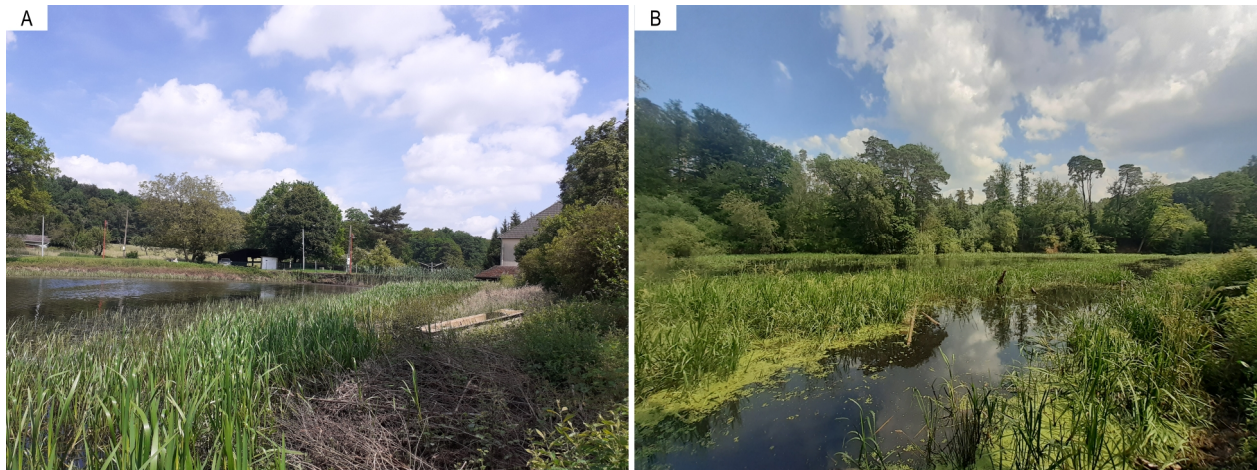
**Figure1** – Localities of water sampling (n=9) for searching amphibians with eDNA in the region of Warndt (north of Moselle), and distribution of *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri* in Warndt.

The Warndt region is shown in orange; the blue dots indicate the absence of eDNA detection, and the two green dots indicate the eDNA detection sites.

L'extraction d'ADN a été réalisée selon le protocole de Pont *et al.* (2018) dans une salle dédiée aux échantillons d'ADNe, équipée d'une pression d'air positive, d'un traitement UV et d'un renouvellement fréquent de l'air. Après agitation des capsules de filtration contenant le tampon CL1, les échantillons ont été centrifugés puis précipités à l'éthanol. L'ADN a ensuite été re-suspendu dans 720 µL de tampon ATL du DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) et incubé à 56°C pendant deux heures. L'extraction finale de l'ADN a été réalisée à l'aide du kit NucleoSpin Soil (Macherey-Nagel GmbH & Co., Düren, Germany) selon les recommandations du fabricant. Les extraits ont ensuite été testés afin de détecter d'éventuelles inhibitions en suivant le protocole de Biggs *et al.* (2015), puis dilués si nécessaire.

Les amplifications PCR ont été réalisées dans un volume final de 25 µL avec les amorces "batra" en suivant le protocole décrit dans Valentini *et al.* (2016). Chaque échantillon a été amplifié en 12 répliques PCR à l'aide d'amorces marquées par des tags nucléotidiques uniques de 8 pb afin de permettre l'attribution des séquences aux échantillons. Les produits PCR ont été quantifiés par électrophorèse capillaire, purifiés puis regroupés afin d'atteindre une profondeur théorique d'environ 300 000 lectures par échantillon. La librairie de séquençage a été préparée à l'aide du kit TruSeq (Illumina, San Diego, CA, USA) et le séquençage a été réalisé sur un NextSeq 1000 (Illumina). Des contrôles négatifs d'extraction et de PCR ont été inclus afin de détecter d'éventuelles contaminations.

L'analyse bio-informatique des séquences a été réalisée avec le package OBITools (Boyer *et al.* 2016) suivant le protocole de Valentini *et al.* (2016). Les lectures ont été assemblées,



**Figure 2** – Habitats avec présence détectée par ADNe de *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri* dans le Warndt (nord Moselle)

**A.** Étang du Moulin, lieu-dit *Muehlenfeld*, le 04/06/2024 ; **B.** Zone humide en amont du *Muehlenfeld* à la limite du banc communal de Diesen, le 27/06/2024, avec un niveau d'eau encore assez élevé (Crédit photographique Damien AUMAÏTRE).

**Figure 2** – Habitats with eDNA-detected presence of *Pelophylax ridibundus kurtmuelleri* in the Warndt region, northern Moselle.

**A.** Étang du Moulin, locality of *Muehlenfeld*, 04/06/2024 ; **B.** Wetland upstream of *Muehlenfeld*, at the boundary of the municipal territory of Diesen, 27/06/2024, with a still relatively high-water level. Photo credit: Damien AUMAÏTRE.

filtrées, regroupées en MOTUs (*Molecular Taxonomic Units*) et assignées taxonomiquement à l'aide de la base de données de référence des amphibiens de France (Valentini *et al.* 2016), complétée par des séquences obtenues à partir de la base de données publique GenBank (release 247). Les séquences présentant moins de 98% de similarité ou une fréquence inférieure à 0.001 ont été exclues afin de limiter les erreurs d'identification et les contaminations potentielles.

## RÉSULTATS

Le fragment du 12S que nous avons amplifié permet de distinguer clairement les lignées *Pelophylax r. ridibundus* et *Pelophylax r. kurtmuelleri*.

Nous avons détecté *Pelophylax r. kurtmuelleri* avec 12 réplicas positifs sur 12 dans un étang (en aval) et une zone humide (en amont) de la commune de Porcellette, au lieu-dit *Muehlenfeld* le long du ruisseau du *Fröschenpfuhl*, avec respectivement 6 505 et 2 007 séquences. Dans l'étang aval dit "du Moulin" (point 1 sur la Figure 1 et Figure 2A), l'espèce n'a été détectée que dans l'un des deux points d'échantillonnage.

Les autres espèces d'amphibiens détectées par ADNe étaient respectivement *Bufo bufo*, *P. r. ridibundus*, *P. lessonae* (Camerano, 1882) / *P. kl. esculentus* (Linné, 1758), *Rana temporaria* Linné, 1758, *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) dans l'étang aval dit "du Moulin", et *P. r. ridibundus*, *P. lessonae*/*P. kl. esculentus*, *T. cristatus* dans la zone humide en amont (point 2 sur la Figure 1 et Figure 2B). Lors des prélèvements dans ces deux zones humides, nous avons noté in situ la présence de *R. temporaria* et *B. bufo* sous la forme de métamorphes, et entendu des chants de *P. kl. esculentus*, *P. lessonae*, et *P. ridibundus sensu lato*, *P. kl. esculentus* et *P. lessonae* étant majoritaires.

L'étang du Moulin et la zone humide proche de Diesen couvrent respectivement 2.5 ha et 0.5 ha. Ces deux zones humides sont incluses dans une matrice forestière (forêt domaniale de Saint-Avold) dans le lit majeur du *Fröschenpfuhl*. Elles montraient un niveau d'eau élevé au moment des prélèvements (Figures 2A & 2B).

## DISCUSSION

*Pelophylax r. kurtmuelleri* possède un statut taxinomique actuellement non clarifié, car certains auteurs le considèrent comme une bonne espèce (Papežik *et al.* 2023, 2025), d'autres comme une sous-espèce de *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Speybroeck *et al.* 2020, Dufresnes *et al.* 2024, Denoël & Dufresnes 2025). Ce taxon correspond à une lignée mitochondriale distincte de *P. ridibundus*, bien que les deux lignées aient divergé récemment, il y a environ 0.6 Ma (Papežik *et al.* 2023). Il existe une large zone de contact naturelle (~200 km) entre les aires de répartition de ces deux lignées où elles s'hybrident et qui nécessiterait une exploration plus fine afin de comprendre les mécanismes évolutifs en jeu et ainsi clarifier si la lignée *kurtmuelleri* correspond à une espèce distincte de *P. ridibundus* (Papežik *et al.* 2023, Dufresnes *et al.* 2024).

La présence de *Pelophylax r. kurtmuelleri* en Lorraine n'est pas totalement inattendue, car elle a été mentionnée en Belgique (Dufresnes *et al.* 2024, Denoël & Dufresnes 2025), dans le Haut-Rhin (Denoël & Dufresnes 2025), en Suisse (Dubey *et al.* 2014, Dufresnes *et al.* 2018), en Allemagne (Denoël & Dufresnes 2025), même si elle n'est pas connue au Luxembourg (Proess 2016, Denoël & Dufresnes 2025). De plus, la détermination des grenouilles vertes du genre *Pelophylax* est ardue et généralement occultée dans les inventaires naturalistes. Enfin, les critères acoustiques pour différencier les différentes espèces et taxons du groupe *P. ridibundus sensu lato* sont méconnus des

naturalistes. De ce fait, ce taxon est passé inaperçu lors d'inventaires traditionnels.

Nos résultats montrent que *P. r. kurtmuelleri* cohabite dans les mêmes sites que *P. r. ridibundus*, *P. lessonae* et *P. kl. esculentus*, ce qui complique sa détection car ce complexe d'espèces s'avère particulièrement délicat à identifier sur le terrain (Duguet & Melki 2003, Plötner 2005, Krage *et al.* 2022, Meilink *et al.* 2024). Sans investigations poussées, la détection de *P. r. kurtmuelleri* passe généralement inaperçue car c'est un taxon cryptique dont la différenciation morphologique avec *P. ridibundus ridibundus* est quasi impossible (Papežik *et al.* 2021). Cependant, il semble exister des différences entre les deux taxons sur le plan bioacoustique, notamment quand ils se trouvent en syntopie (Schneider *et al.* 1993, Lukanov *et al.* 2015). Les principaux paramètres qui permettent de discriminer les chants des deux taxons sont associés à la fréquence et l'énergie mesurées sur l'impulsion (Lukanov *et al.* 2015), de même que le nombre d'impulsions par groupe d'impulsions (en moyenne >25 chez *P. r. kurtmuelleri* et en moyenne <22 chez *P. r. ridibundus*) et le nombre de groupes d'impulsions par chant (4 en moyenne chez *P. r. kurtmuelleri* et 6-7 en moyenne chez *P. r. ridibundus*) (Schneider *et al.* 1993). Ainsi, l'étude des chants pourrait constituer un moyen relativement fiable de détecter et distinguer *P. r. kurtmuelleri* au sein du cortège d'amphibiens dans le Grand Est, notamment dans les secteurs avec beaucoup de grenouilles associées au morphe "ridibundus". Cependant, l'analyse génétique semble à ce jour la méthode la plus fiable pour distinguer les espèces et taxons de *Pelophylax*. Ainsi, l'utilisation du métabarcoding par l'ADNe s'avère en particulier une bonne technique pour étudier la répartition de ce groupe et sa répartition dans la région, même si elle ne permet pas la distinction des hybrides comme *P. kl. esculentus* du fait de leur mode de reproduction par hybridogénèse (Hauswaldt *et al.* 2012, Knudsen *et al.* 2023).

Même si la distinction des espèces de *Pelophylax* s'avère complexe sur le terrain, nous recommandons aux observateurs et en particulier aux batrachologues d'être attentifs notamment aux chants, et si possible de les documenter avec des enregistrements relativement isolés, non compressés, et accompagnés de la température de l'air et de l'eau, ce qui permet l'analyse des paramètres bioacoustiques. Nous recommandons notamment d'être attentifs à ce groupe de grenouilles dans le secteur du Warndt, où nous avons entendu des chants de grenouilles vertes apparentés à *P. ridibundus sensu lato* dans plusieurs localités mais sans approfondir. Cependant, l'ensemble des zones humides de la région Grand Est, en particulier les secteurs où *P. ridibundus sensu lato* semble abondante, mérite attention. De plus, étant donné que la distinction de la lignée *P. r. kurtmuelleri* des autres taxons du genre et en particulier de *P. r. ridibundus* avec le marqueur 12S de l'ADNm est aisée, nous recommandons aux biologistes qui mèneraient des études d'ADNe sur les organismes aquatiques d'utiliser une approche en métabarcoding avec des amorces universelles amphibien, afin de maximiser les chances de déceler ce taxon dans la région.

L'introduction et la propagation de taxons allochtones de grenouilles vertes est problématique du fait de l'hybridation entre espèces et de la compétition pour les ressources (Holsbeek & Jooris 2010, Leuenberger *et al.* 2014, Dubey *et al.* 2014,

Dufresnes *et al.* 2017, Pille *et al.* 2021), en particulier avec *P. lessonae*, espèce autochtone dont les populations peuvent être fortement impactées par les espèces allochtones (Kolenda *et al.* 2024). Comme pour l'ensemble des grenouilles vertes du genre *Pelophylax*, des études complémentaires seront nécessaires pour comprendre la répartition de ce taxon dans la région, et les éventuelles interactions avec les espèces autochtones.

**Remerciements** – Nous remercions Christophe EGGERT et Jean-Baptiste LUSSON pour leur aide lors des prélèvements sur le terrain, et Mathieu DENOËL pour l'échange d'information sur la présence de la lignée *kurtmuelleri* en France. Nous remercions également Rémi DUGUET et Jean-Michel BICHAIN pour leur relecture qui a permis d'améliorer le manuscrit initial.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bellenoue S., Gadot A.-S. & Mionnet A. 2014. *Pré-atlas des amphibiens et reptiles de Champagne-Ardenne. État des lieux cartographique des données collectées - avril 2014*. Programme régional d'actions en faveur des amphibiens et reptiles de Champagne-Ardenne. 1-24 pp.
- Biggs J., Ewald N., Valentini A., Gaboriaud C., Dejean T., Griffiths R.A., Foster J., Wilkinson J.W., Arnell A., Brotherton P., Williams P. & Dunn F. 2015. Using eDNA to develop a national citizen science-based monitoring programme for the great crested newt (*Triturus cristatus*). *Biological Conservation*, 183: 19-28. doi:10.1016/j.biocon.2014.11.029
- Boyer F., Mercier C., Bonin A., Le Bras Y., Taberlet P. & Coissac E. 2016. obitools: a unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources*, 16 (1) : 176-182. doi:10.1111/1755-0998.12428
- Denoël M. & Dufresnes C. 2025. The alien marsh frog cocktail: Distribution, causes and pathways of a global amphibian invasion. *Biological Conservation*, 306: 111120. doi:10.1016/J.BIOCON.2025.111120
- Dubey S., Leuenberger J. & Perrin N. 2014. Multiple origins of invasive and 'native' water frogs (*Pelophylax* spp.) in Switzerland. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112 (3) : 442-449. doi:10.1111/bj.12283
- Dufresnes C., Déjean T., Zumbach S., Schmidt B.R., Fumagalli L., Ramseier P. & Dubey S. 2019. Early detection and spatial monitoring of an emerging biological invasion by population genetics and environmental DNA metabarcoding. *Conservation Science and Practice*, 1 (9). doi:10.1111/csp2.86
- Dufresnes C., Denoël M., Di Santo L. & Dubey S. 2017. Multiple uprising invasions of *Pelophylax* water frogs, potentially inducing a new hybridogenetic complex. *Scientific Reports*, 7 (1) : 6506. doi:10.1038/s41598-017-06655-5
- Dufresnes C., Leuenberger J., Amrhein V., Bühler C., Thiébaud J., Bohnenstengel T. & Dubey S. 2018. Invasion genetics of marsh frogs (*Pelophylax ridibundus sensu lato*) in Switzerland. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123 (2) : 402-410. doi:10.1093/BIO LINNEAN/BLX140
- Dufresnes C., Monod-Broca B., Bellati A., Canestrelli D., Ambu J., Wielstra B., Dubey S., Crochet P.-A., Denoël M. & Jablonski D. 2024. Piecing the barcoding puzzle of Palearctic water frogs (*Pelophylax*) sheds light on amphibian biogeography and global invasions. *Global Change Biology*, 30 (3) : e17180. doi:10.1111/GCB.17180

- Duguet R. & Melki F. 2003. *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, Méze. 480 p. pp.
- Frost D. 2026. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.2. Consulté le 13.2.2026. Disponible sur <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. doi:10.5531/db.vz.0001
- Hauswaldt J.S., Höer M., Ogielska M., Christiansen D.G., Dziewulska-Szwajkowska D., Czernicka E. & Vences M. 2012. A simplified molecular method for distinguishing among species and ploidy levels in European water frogs (*Pelophylax*). *Molecular ecology resources*, 12 (5) : 797-805. doi:10.1111/j.1755-0998.2012.03160.x
- Holsbeek G. & Jooris R. 2010. Potential impact of genome exclusion by alien species in the hybridogenetic water frogs (*Pelophylax esculentus* complex). *Biological Invasions*, 12 (1) : 1-13. doi:10.1007/s10530-009-9427-2
- Knudsen S.W., Hesseløe M., Rytter M., Lillemark M.R., Tøttrup A.P., Rahbek C., Sheard J.K., Thomsen P.F., Agersnap S., Mortensen P.B. & Møller P.R. 2023. Detection of environmental DNA from amphibians in Northern Europe applied in citizen science. *Environmental DNA*, 5:1429-1448. doi:10.1002/EDN3.462
- Kolenda K., Kaczmarek M., Żurawska J. & Ogielska M. 2024. Decline of *Pelophylax lessonae* in mixed populations of water frogs over the last 50 years. *The European Zoological Journal*, 91 (1) : 94-104. doi:10.1080/24750263.2023.2300284
- Krage S., Schreiber R., John S., Plötner M. & Plötner J. 2022. Morphologisch-morphometrische und genetische Untersuchungen an Wasserfröschen (*Pelophylax* spp.) im Müritz-Nationalpark (Mecklenburg-Vorpommern) unter besonderer Berücksichtigung des Kleinen Wasserfroschs (*Pelophylax lessonae*). *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 29: 184-208.
- Leuenberger J., Gander A., Schmidt B. R. & Perrin N. 2014. Are invasive marsh frogs (*Pelophylax ridibundus*) replacing the native *P. lessonae*/*P. esculentus* hybridogenetic complex in Western Europe? Genetic evidence from a field study. *Conservation Genetics*, 15(4): 869-878: 1-10. doi:10.1007/s10592-014-0585-0
- Lukanov S., Tzankov N. & Simeonovska-Nikolova D. 2015. A comparative study of the mating call of *Pelophylax ridibundus* and *Pelophylax kurtmuelleri* (Anura: Ranidae) from syntopic and allotopic populations. *Journal of Natural History*, 49 (5-8): 257-272. doi:10.1080/00222933.2013.791942
- Meilink W.R.M., Van Beek F.D., Van de Breevaart I., De Geus S., Helleendoorn C., Jahangier F., Lim A., Sluimers M., Wali A.M., Van Delft J.J.C.W., Herder J.E., France J. & Wielstra B. 2024. Difficulties in species identification in water frogs (genus *Pelophylax*) using morphological and molecular markers in The Netherlands. *Alytes*, 41 (1-4) : 49-55.
- Nöllert A. 1990. *Die Knoblauchkröte*. Die Neue-Brehm Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 144 pp.
- ODONAT Grand Est (coord.) 2023. *Liste rouge des Amphibiens du Grand Est*. Strasbourg, ODONAT, Strasbourg, Collection « Les Listes rouges des espèces menacées du Grand Est - Volet faune ». 12 p. pp.
- Papežik P., Aschengeschwandtnerová S., Benovics M., Dedukh D., Doležalková-Kaštánková M., Choleva L., Javorčík A., Lymberakis P., Papežiková S., Poulakakis N., Sari İ., Šanda R., Vukić J. & Mikuliček P. 2025. A pattern of hybridisation and population genetic structure of two water frog species (Ranidae, Amphibia) in the southwestern Balkans. *Zoologica Scripta*, 54: 487-508. doi:10.1111/ZSC.12723
- Papežik P., Kubala M., Jablonski D., Doležalková-Kaštánková M., Choleva L., Benovics M. & Mikuliček P. 2021. Morphological differentiation of endemic water frogs (Ranidae: *Pelophylax*) from the southwestern Balkans. *Salamandra*, 57 (1) : 105-123.
- Papežik P., Mikuliček P., Benovics M., Balogová M., Choleva L., Doležalková-Kaštánková M., Lymberakis P., Mizsei E., Papežiková S., Poulakakis N., Saçdanaku E., Szabolcs M., Šanda R., Uhrin M., Vukić J. & Jablonski D. 2023. Comparative mitochondrial phylogeography of water frogs (Ranidae: *Pelophylax* spp.) from the southwestern Balkans. *Vertebrate Zoology*, 73: 525-544. doi:10.3897/vz.73.e95220
- Pille F., Pinto L. & Denoël M. 2021. Predation pressure of invasive marsh frogs: A threat to native amphibians? *Diversity*, 13 (11) : 595. doi:10.3390/D13110595
- Pille F., Salomon L., Comau A.C., Tendron P., Duret C. & Denoël M. 2025. One frog to rule them all: wide environmental niche of invasive marsh frogs induces large co-occurrence patterns with native amphibian prey in ponds. *Hydrobiologia*, 852: 2207-2219. doi:10.1007/S10750-024-05620-4/METRICS
- Plötner J. 2005. *Westpalaäarktische Wasserfrösche*. Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 9. Laurenti Verlag, Bielefeld. 160 p. pp.
- Pont D., Rocle M., Valentini A., Civade R., Jean P., Maire A., Roset N., Schabuss M., Zornig H. & Dejean T. 2018. Environmental DNA reveals quantitative patterns of fish biodiversity in large rivers despite its downstream transportation. *Scientific Reports*, 8 (1) : 10361-. doi:10.1038/s41598-018-28424-8
- Proess R. 2016. Verbreitungsatlas der Amphibien des Großherzogtums Luxemburg. *Ferrantia*, 75: 1-107.
- Schneider H., Sinsch U. & Sofianidou T.S. 1993. The water frogs of Greece. Bioacoustic evidence for a new species. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 31 (1) : 47-63.
- Speybroeck J., Beukema W., Dufresnes C., Fritz U., Jablonski D., Lymberakis P., Martínez-Solano Í., Razzetti E., Vamberger M., Vences M., Vörös J. & Crochet P.-A. 2020. Species list of the European herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. *Amphibia-Reptilia*, 41 (2) : 139-189.
- Thiriét J. & Vacher J.-P. 2010. *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles d'Alsace*. BUFO, Colmar/Strasbourg.
- Valentini A., Taberlet P., Miaud C., Civade R., Herder J., Thomsen P.F., Bellemain E., Besnard A., Coissac E., Boyer F., Gaboriaud C., Jean P., Poulet N., Roset N., Copp G.H., Geniez P., Pont D., Argillier C., Baudoin J.M., Peroux T., Crivelli A.J., Olivier A., Acqueberge M., Le Brun M., Møller P.R., Willerslev E. & Dejean T. 2016. Next-generation monitoring of aquatic biodiversity using environmental DNA metabarcoding. *Molecular Ecology*, 25 (4) : 929-942. doi:10.1111/mec.13428

Soumis le 06 mars 2026

Accepté le 08 mai 2026

Publié le 25 mai 2026

doi:10.5281/zenodo.20346751