

Der Teichfrosch *Rana esculenta* – Ein evolutionsbiologisch einzigartiger Froschlurch

von

Heinz Tunner

Abstract: The Common Edible Frog of Europe *Rana esculenta* – A unique frog in evolutionary biology

Rana esculenta, the Common Edible Frog of Europe, originated through hybridization between the two morphologically and biologically very distinct Mendelian species *Rana ridibunda* (lake frog) and *Rana lessonae* (pool frog). At present, the hybrid coexists in mixed populations with only one of its parental species. This is possible because hybrids reproduce by hybridogenesis. Such an aberrant hemiconal mode of reproduction involves two remarkable modifications in gametogenesis.

1. premeiotic genome exclusion (selective loss of one complete parental genome) and 2. endomitosis (chromosome duplication). In most European populations *Rana esculenta* lives with and mates with *Rana lessonae*. In such mixed populations *Rana esculenta* eliminates the *Rana lessonae* genome and produces eggs and sperm containing only the chromosomes of *Rana ridibunda*. The lost *Rana lessonae* genome is regained by mating with *Rana lessonae*. Because the taxonomic composition as well as the ploidy and the sex ratio among hybrids varies in populations, at least 8 differently structured mixed populations (hybrids + parental species) have been recorded. The hybrids' ability to eliminate either the one or the other parental genome - depending on the syntopic parental species -, enables it to survive by mating with *Rana lessonae* or with *Rana ridibunda*. Being a hybridogenetic hybrid the evolutionary success of *Rana esculenta* has one main negative and one main positive aspect. 1. Hybridity reduces its reproductive fitness mainly because of disturbances during the complex chromosomal mechanism involved in hybridogenetic gametogenesis. 2. Hybridogenesis is a reproductive mode that fixes heterozygosity over generations, leading to a strong positive heterosis effect. At least for one vital feature (survival under low oxygen pressure) a heterotic superiority of the hybrids over their parental species has been demonstrated. *Rana esculenta*'s wide range and often numerical superiority in mixed populations indicates that this hybrid is a very successful taxon.

Einleitung

Die Gruppe der mitteleuropäischen Wasserfrösche (oft auch als Grünfrösche bezeichnet) umfaßt den Teichfrosch *Rana esculenta*, den Seefrosch *Rana ridibunda* und den Kleinen Wasserfrosch *Rana lessonae* (Abb. 1).

Als Wasserfrösche faßt man diese drei Froschlurche deshalb zusammen, weil sie sich, im Gegensatz zu den Vertretern der sogenannten Braunfrösche, auch außerhalb der Fortpflanzungszeit im Wasser oder in unmittelbarer Nähe von Gewässern aufhalten.

Über die Entstehung und die stammesgeschichtliche Beziehung dieser drei Wasserfroschformen diskutieren die Fachzoologen seit über 100 Jahren. Eine besonders spektakuläre Auffassung zur Evolution des Teichfrosches *Rana esculenta* vertrat der polnische Zoologe L. Berger

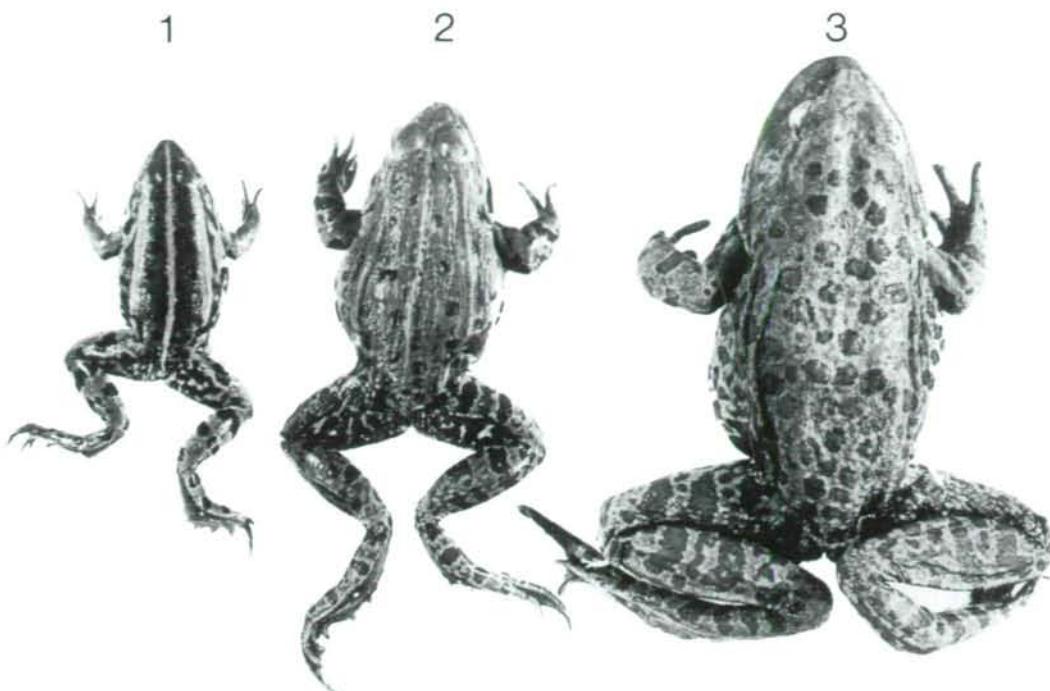


Abb. 1: Kleiner Wasserfrosch *Rana lessonae* (1), Teichfrosch *Rana esculenta* (2) und Seefrosch *Rana ridibunda* (3). In den morphologischen Merkmalen steht der Teichfrosch meist genau zwischen Kleinem Wasserfrosch und Seefrosch.

(BERGER 1968), (Abb. 2). Nach morphologischen Vergleichsstudien und Bastardierungsexperimenten kam er zu dem Schluß, daß der Teichfrosch nicht wie andere Tierarten im Laufe eines Jahrtausende währenden, schrittweisen evolutiven Änderungsprozesses entstanden sei, sondern spontan durch Hybridisation (Bastardierung) zwischen den Arten Seefrosch und Kleiner Wasserfrosch. Der schweizer Anuren-Fachmann H. Heusser hat Bergers Hybrid-Theorie in zwei populären Aufsätzen mit den Titeln: – „Der Wasserfrosch ein Unglücksfall der Natur.

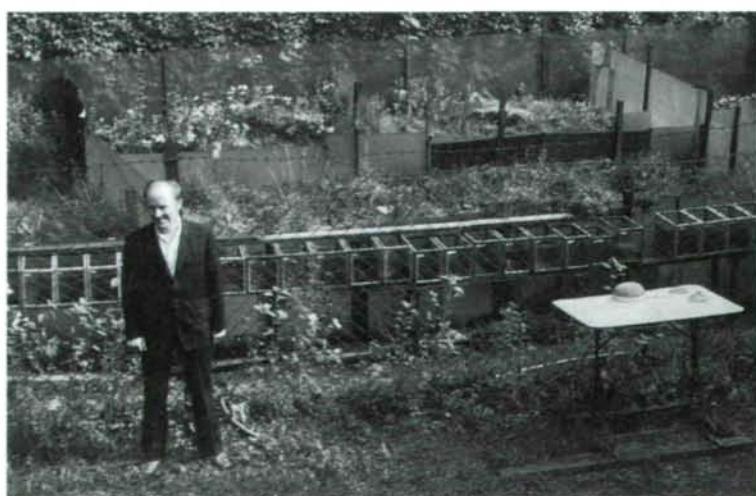


Abb. 2: Der polnische Zoologe Leszek BERGER vor seinen Freilandterrarien. Durch seine spektakuläre, erstmals 1968 formulierte Auffassung vom hybriden Ursprung des Teichfrosches (*Rana esculenta*), wurde Berger zum Begründer der modernen Wasserforschung.

Eine bekannte einheimische Tier-„Art“ entpuppt sich als Bastard“ und „Sensation im Froschteich: Quaken da nur Bastarde?“ – einem breiteren Publikum vorgestellt (HEUSSER 1972 a,b).

Wir wissen, daß bei Pflanzen Art-Hybridisation weit verbreitet ist und – mit Recht – auch als wichtiger Initiator für die Entstehung neuer taxonomischer Einheiten (Unterarten, Arten) gilt; (vgl. z.B. GRANT 1976). Das hängt mit der im Pflanzenreich weit verbreiteten vegetativen Vermehrung zusammen, die eine Generationenfolge auch bei nicht-balancierten Erbmerkmalen, wie sie für Arthybridien typisch sind, erlaubt. Die Annahme, daß Hybridisation auch innerhalb der bisexuellen Wirbeltiere als „Mechanismus“ der Artentstehung existieren sollte – noch dazu bei den so häufigen und weitverbreiteten Wasserfröschen, – das schien aus mehreren Gründen äußerst spekulativ und unglaublich. Einerseits widersprach eine spontane Entstehung durch Hybridisation dem klassischen allopatriischen Artbildungskonzept (MAYR 1967), dem eine langsame genetische Veränderung in geographisch isolierten Populationen zugrunde liegt. Andererseits bilden Wirbeltierhybriden keine eigenen Fortpflanzungsgemeinschaften und dürfen demnach nicht als Arten bewertet werden. Die Fortpflanzungsgemeinschaft als biologische Realität steht ja im Zentrum des allgemein akzeptierten biologischen Artkonzeptes. Würde Bergers Bastard-Theorie stimmen, dann wäre der Artstatus des Teichfrosches in Frage zu stellen. Das hätte aber auch insofern „peinliche“ Konsequenzen, weil Teichfrösche seit Jahrhunderten zu Versuchs- und Demonstrationszwecken gehalten werden. – Haben denn die Wissenschaftler ihre Experimente an Artbastarden durchgeführt und nicht an einer „genetisch reinen“, sogenannten guten Tierart?

Kurzer historischer Rückblick

Bevor ich auf die Hybridnatur des Teichfrosches näher eingehe, soll ein kurzer historischer Rückblick zeigen, daß die Art-Systematik und Evolution der Wasserfrösche den Zoogen schon lange Kopfzerbrechen bereitet haben.

- G. BOULENGER (1918), einer der bedeutendsten Herpetologen seiner Zeit, faßte den Teichfrosch zu Beginn unseres Jahrhunderts als eine Art auf, den Seefrosch sowie den Kleinen Wasserfrosch hingegen als Unterarten (Rassen) des Teichfrosches.
- Für die renommierten Herpetologen R. MERTENS und H. WERMUTH (1963), existierten hingegen zwei Wasserfroscharten in Europa: Teichfrosch und Seefrosch. Die Kleinen Wasserfrösche wären in Wirklichkeit Teichfrösche und repräsentieren keine eigene Rasse oder Art.
- H. KAURI (1959) schließlich meinte in einer umfassenden Arbeit über die Entstehung der europäischen Frosch-Arten, daß sämtliche europäischen Wasserfrösche nur den Art *Rana esculenta* angehören.
- Und dann kam L. BERGER mit der 1968 erstmals formulierten Auffassung:
2 Arten – Seefrosch und Kleiner Wasserfrosch – und eine Hybridform.

Seit Berger seine Hybrid-Theorie formulierte, sind an die 500 wissenschaftliche Arbeiten zur Wasserfrosch-Problematik erschienen (GÜNTHER 1988). Zur großen Überraschung vieler Skeptiker, haben diese Publikationen die Auffassung Bergers im wesentlichen bestätigt: Die Teichfrösche sind Art-Bastarde. Ich möchte betonen, daß alle neueren Bestimmungsbücher zur europäischen Amphibienfauna diese Tatsache berücksichtigen.

Belege für die hybride Entstehung des Teichfrosches

An einer Vielzahl von Merkmalen lässt sich die ursprüngliche Entstehung des Teichfrosches durch natürliche Bastardierung der beiden Arten Seefrosch mit Kleinem Wasserfrosch demonstrieren:



Abb. 3: (A), das linke Ovar eines Kleinen Wasserfrosches (*Rana lessonae*). Man sieht viele Hundert befruchtungsfähige Keimzellen (Oozyten). (B), die beiden Ovarien eines weitgehend sterilen hybriden Teichfrosches (*Rana esculenta*). Ein Ovar enthielt nur 9, das zweite 13 Oozyten. Die gelben Strukturen sind Teile des Fettkörpers.

Morphologie und Anatomie: Teichfrösche stehen in der Ausprägung ihrer morphologischen und anatomischen Merkmale meist genau zwischen den beiden Elternarten (BERGER 1977), (Abb. 1) - mit einer einzigen Ausnahme: den Gonaden. Die Entwicklung der Ovarien oder Hoden, bzw. der Keimzellen selbst, ist bei den Hybriden häufig gestört (Abb. 3). Die Teichfrösche sind deshalb oft teilweise völlig steril. Vielfach weisen Nachkommen von Hybriden auch schwerste Entwicklungsstörungen auf (Abb. 4). Das ist nun ein wichtiger Beleg und geradezu kennzeichnend für einen hybriden Ursprung. Bei den Säugetieren gibt es dafür ein klassisches Beispiel: Die Nachkommen aus Kreuzungen zwischen Pferd und Esel, Maultiere (Pferdestute x Eselhengst) oder Maulesel (Eselstute x Pferdehengst) – so nennt man diese Hybriden – sind zwar meist vital (hohe individuelle fitness), doch sie können aufgrund ihrer meist verkümmerten Gonaden nur in äußerst seltenen Fällen (Abb. 5) Nachkommen produzieren (keine reproduktive fitness).

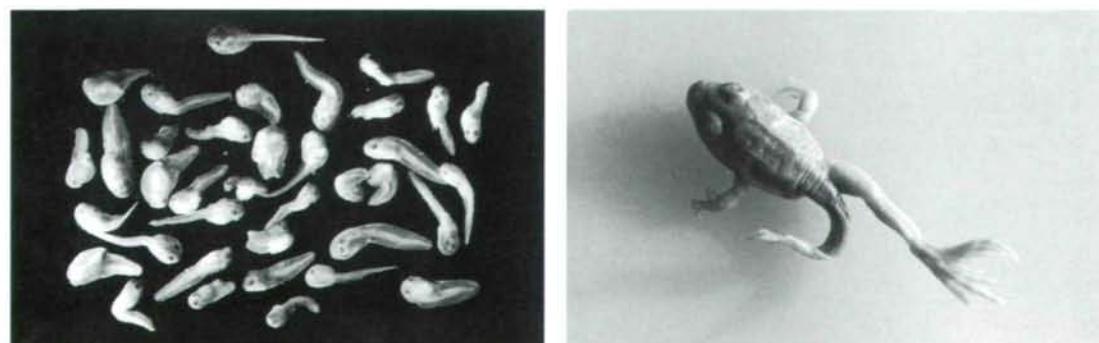


Abb. 4: Durch die hybride genetische Konstitution der Teichfrösche (*Rana esculenta*) kommt es unter ihren Nachkommen häufig zu schweren Entwicklungsstörungen (Scoliosis, Microcephalie, Ödeme, Fehlentwicklungen der Extremitäten, ect.). In der Mitte oben (linkes Bild) eine Quappe, die sich normal entwickelt hat.

MULE-LIKE FOAL AND MULE MOTHER

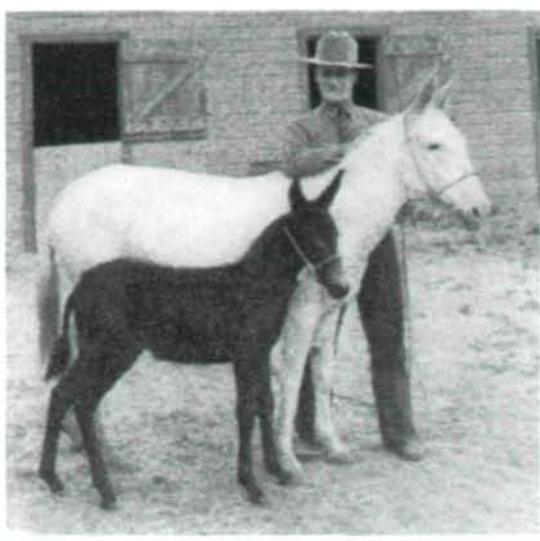


Abb. 5: Maulesel sind Hybriden zwischen Pferd und Esel. Nur in den seltensten Fällen sind solche Bastarde fertil. Lebensfähige Nachkommen von Mauleseln (wie hier im Bild) finden immer Eingang in wissenschaftliche Zeitschriften (aus SMITH 1939).

Proteine: Gleichsam sichtbar machen kann die hybride Herkunft des Teichfrosches anhand von Proteinen, die man mit elektrophoretischen Methoden darstellen kann. Auf der Abb. 6 wird das am Beispiel des Blutalbumins demonstriert: Seefrosch und Kleiner Wasserfrosch besitzen an jenem Genort, der das Albumin codiert, verschiedene Allele (durch Mutation(en) verschieden gewordenen Gene). Das führt bei den Teichfröschen zu einer konstanten Heterozygotie (Mischerbigkeit), weil sie ja sowohl das Allel vom Seefrosch als auch jenes vom Kleinen Wasserfrosch geerbt haben (TUNNER 1970). Bis heute hat man etwa 20 Strukturgenorte gefunden, an denen die Teichfrösche konstant mischerbig sind. Nur die Annahme eines hybriden Ursprunges bietet eine plausible Erklärung für diese permanent hohe Heterozygotie.

Chromosomen: Wir können auch direkt an den Trägern der Erbinformation (Chromosomen), die hybride Konstitution der Teichfrösche belegen; beispielsweise an den beiden homologen Chromosomen Nr. 11. Bei den Seefröschen ist das Chromosom Nr. 11 euchromatisch, bei den Kleinen Wasserfröschen im kurzen Arm heterochromatisch (ständig kondensiertes genetisches Material). Wie zu erwarten, besitzen die Teichfrösche ein euchromatisches (vom Seefrosch) und ein heterochromatisches (vom Kleinen Wasserfrosch) Chromosom Nr. 11 (HEPPICH 1978, HEPPICH & TUNNER 1979, (Abb. 7). Weitere, vor allem für die Erforschung der Keimzellbildung wichtige Merkmalsunterschiede, sieht man nach Behandlung der Chromosomen mit bestimmten Fluoreszenzfarbstoffen (Abb. 8 und 9) (HEPPICH et al. 1982; TUNNER & HEPPICH 1991).

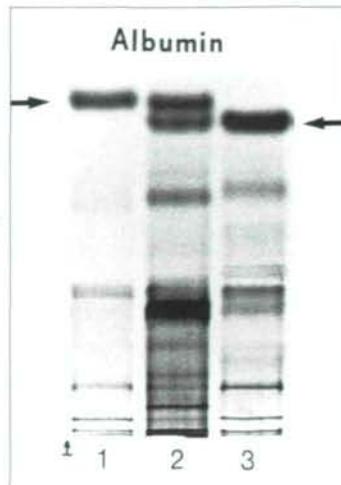


Abb. 6: Elektropherogramm der Blutproteine vom Kleinen Wasserfrosch *Rana lessonae* (1), Teichfrosch *Rana esculenta* (2) und Seefrosch *Rana ridibunda* (3). Am Albumin (Pfeil) sieht man, daß die Teichfrösche sowohl das Genprodukt vom Kleinen Wasserfrosch als auch jenes vom Seefrosch geerbt haben.

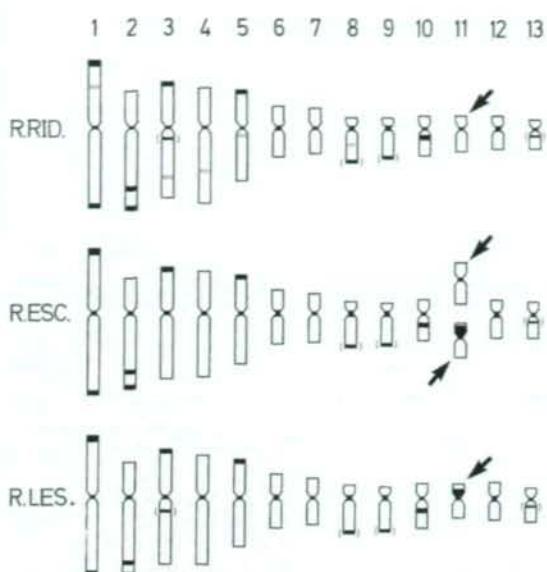


Abb. 7: C-Band Idiogramm (Verteilung des Heterochromatins auf den Chromosomen). Die Kleinen Wasserfrösche (*Rana lessonae*) besitzen auf den beiden Chromosomen Nr. 11 (nur eines gezeichnet) ein starkes heterochromatisches Band, das den Seefröschen (*Rana ridibunda*) fehlt. Die Teichfrösche (*Rana esculenta*) besitzen ein heterochromatisches und ein euchromatisches Chromosom Nr. 11. (Aus HEPPICH 1978).

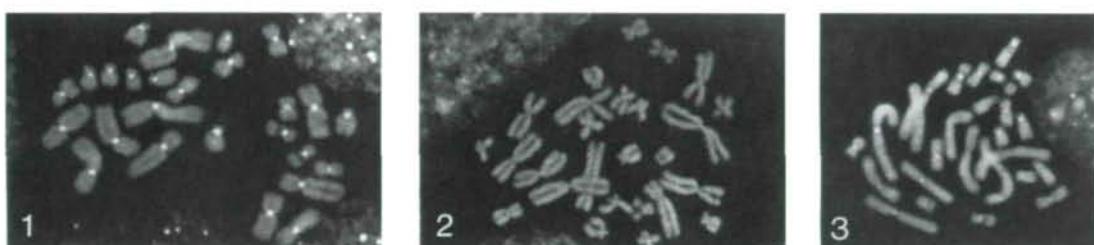


Abb. 8 (unten):
Nach Behandlung mit bestimmten Fluoreszenzfarbstoffen „leuchten“ die Zentromere (primäre Einschnürungen) der Seefroschchromosomen *Rana ridibunda* (1). Die Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches *Rana lessonae* zeigen eine neutrale Fluoreszenz (2). Bei den Teichfröschen *Rana esculenta* leuchtet die Hälfte der Chromosomen (3).

Genom, Polyploidie: Der Chromosomenbestand in den Kernen der Soma- und Keimzellen einer Organismenart wird als Genom (Kern-Genom) bezeichnet. Bei den Seefröschen und Kleinen Wasserfröschen besteht das Genom in den somatischen Zellen immer aus zwei (einem mütterlichen und einem väterlichen) Chromosomensatz (RR-Genom und LL-Genom; Abb. 8). Teichfrösche können nun wie die beiden Elternarten zwei (LR-Genom), aber auch drei (LLR-Genom oder LRR-Genom, Abb. 9), oder sogar noch mehr Chromosomensätze besitzen (Abb. 10) (man bezeichnet eine Organismenart mit zwei Chromosomensätzen als diploid, mit drei als triploid, mit vier als tetraploid usw.). Bei Froschlurchen sind zusätzliche Chromosomensätze (Polyploidie) immer ein klarer Hinweis auf eine hybride Entstehung. Anhand des sogenannten Gen-Dosis-Effektes können wir am elektrophoretischen Phänotyp bestimmter Proteine relativ rasch feststellen, auf welche Elternart der zusätzliche Chromosomensatz zurückgeht (Abb. 11).

Biologische Merkmale: Auch an sogenannten biologischen Merkmalen lässt sich die intermediaire, hybride Konstitution der Teichfrösche demonstrieren. Etwa an der Intensität, mit der sie ihre Territorien verteidigen (TUNNER 1978), an ihren Lautäußerungen (SCHNEIDER 1990) oder an der Wahl ihrer Überwinterungsplätze (BERGER 1982).

Zusammenfassend kann man folgendes sagen: das spezifische Teichfrosch-Erbmaterial ist immer eine Kombination der Erbanlagen des Seefrosches mit den Erbanlagen des Kleinen Wasserfrosches.

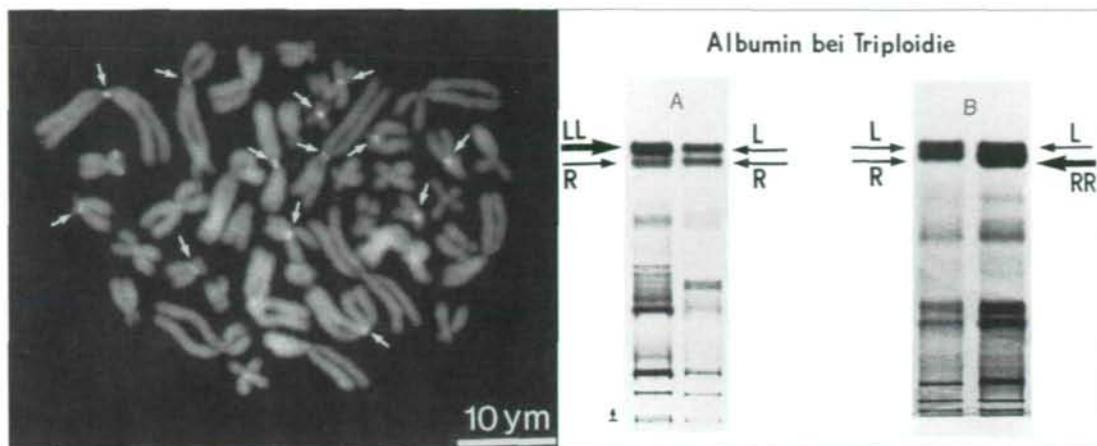


Abb. 9: Drei Chromosomensätze in einer Darmzelle eines hybriden Teichfrosches *Rana esculenta*. Zusätzliche Chromosomensätze (Polyploidie) sind bei Fröschen immer ein Zeichen für einen hybriden Ursprung. Im vorliegenden Fall stammen zwei Chromosomensätze vom Kleinen Wasserfrosch *Rana lessonae*, einer vom Seefrosch *Rana ridibunda*. Die Chromosomen des Seefrosches sind an den fluoreszierenden Zentromeren erkennlich (Pfeile).



Abb. 10: Durch zusätzliche Chromosomensätze sind auch die Keimzellen vergrößert. Die beiden extrem großen Eizellen im Ovar eines hybriden Teichfrosches (*Rana esculenta*) enthalten mindestens je vier Chromosomensätze.

Abb. 11: Elektropherogramm der Blatalbumine von triploiden und diploiden Teichfröschen (*Rana esculenta*). (A) triploider Frosch mit zwei Chromosomensätzen vom Kleinen Teichfrosch (LL) und einem vom Seefrosch (R) neben einem diploiden Tier mit je einem Chromosomensatz. (B) Triploider Teichfrosch mit zwei Chromosomensätzen vom Seefrosch (L) und einem vom Kleinen Wasserfrosch (RR) neben einem diploiden Frosch. Der doppelte Chromosomensatz führt zu einer doppelten Konzentration des Albumins (Gen-Dosis-Effekt).

Die einzigartige Fortpflanzung der hybriden Teichfrösche

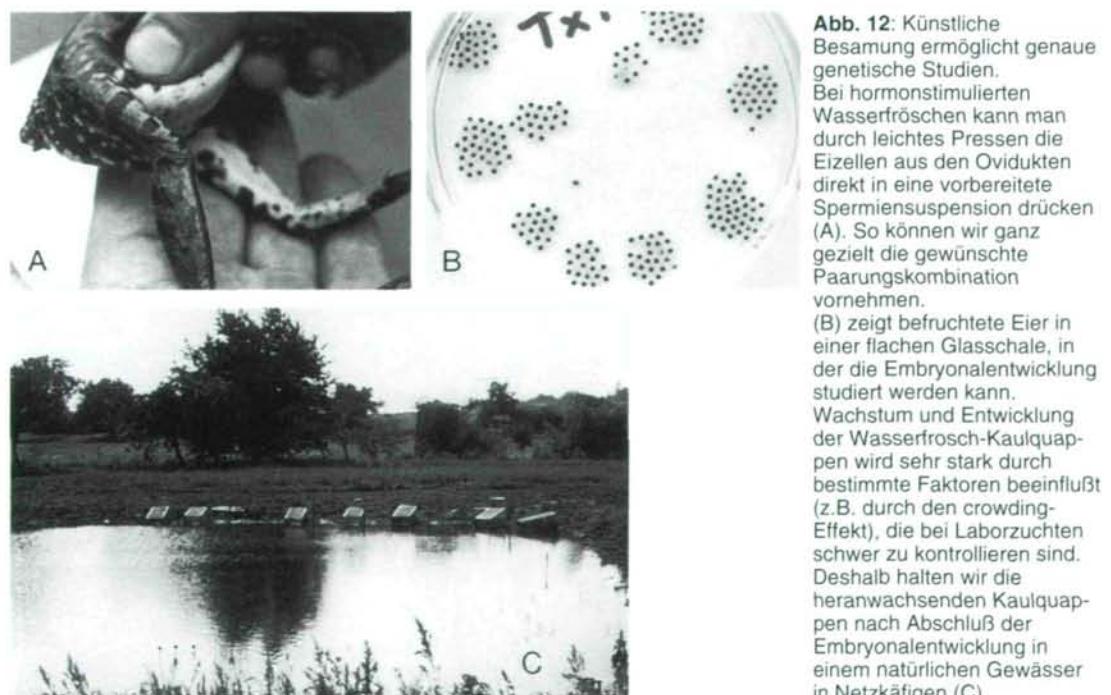
Wären die Teichfrösche typische Art-Bastarde, wie ursprünglich angenommen wurde, dann sollten sie nur zusammen mit den beiden Elternarten vorkommen; das erscheint logisch. Aus vielen Freilanduntersuchungen wissen wir aber, daß die drei Wasserfroschformen gar nicht ständig zusammen leben können, denn die Seefrösche und die Kleinen Wasserfrösche stellen sehr unterschiedliche Ansprüche an ihren Lebensraum. Die hybriden Teichfrösche kommen also nicht mit den beiden Elternarten gemeinsam vor. Aus vielen systematischen Aufsammlungen in ganz Mitteleuropa wissen wir, daß Teichfrösche entweder nur mit Kleinen Wasserfröschen, oder nur mit Seefröschen zusammen leben. Sie bilden also mit der einen oder anderer Elternart Mischpopulationen.

Durch diese ungewöhnliche Struktur der Wasserfroschpopulationen aufmerksam geworden, begannen zahlreiche Wissenschaftler in nahezu allen europäischen Ländern, die Fortpflanzung der hybriden Teichfrösche zu studieren. 1979 fand bereits ein erstes ausschließlich den Wasserfröschen gewidmetes Symposium statt (I. International Symposium on Evolutionary Genetics and Ecology of the European Water Frogs. Mitt. Zool. Mus. Berlin 55: 1-229, 1979).

Wir arbeiteten vor allem im Großraum des Neusiedlersees. Hundertausende hybrider Teichfrösche leben dort zusammen mit Kleinen Wasserfröschen. Im Frühsommer kann man an bestimmten Laichplätzen das Paarungsverhalten gut studieren und die folgenden drei möglichen Paarungskombinationen beobachten:

- 1) Weibchen und Männchen des Kleinen Wasserfrosches
- 2) Kleine Wasserfrösche und Teichfrösche
- 3) Weibchen und Männchen des Teichfrosches (solche Paarungen sind allerdings selten, weil der Anteil der hybriden Männchen gering ist (TUNNER & DOBROWSKY 1976)

Wir haben in unserem Labor diese drei Paarungskombinationen nachvollzogen und dabei die Eier von hormonstimulierten Teichfroschweibchen direkt in vorbereitete Spermensuspensionen gedrückt (Abb. 12). So konnten wir ganz gezielt die gewünschten Paarungen herstellen, oder auch die Eier einzelner Weibchen mit den Samen verschiedener Männchen befruchten. Das ermöglichte genaue genetische Studien. Da die Wasserfrosch-Kaulquappen besonders empfindlich sind gegenüber bestimmten, die Entwicklung beeinflussenden Faktoren (z.B. crowding), ist ihre Aufzucht in Gefangenschaft schwierig. Wir bauten deshalb große Netzkäfige, in denen die Quappen unter weitgehend natürlichen Bedingungen heranwachsen konnten (Abb. 12). Diese Aufzuchtmethode bewährt sich seit vielen Jahren (TUNNER 1979, 1980; TUNNER & HEPPICH 1981; HEPPICH et al. 1982; TUNNER & HEPPICH 1992).



Die Ergebnisse unserer ziemlich aufwendigen Untersuchungen zur Vererbung bestimmter biochemischer, chromosomaler und morphologischer Merkmale, lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Sobald an einer Paarung ein hybrider Teichfrosch beteiligt war, widersprach das Vererbungsmuster bei den Nachkommen den Grundsätzen der Genetik. Denn wenn wir Teichfrösche miteinander kreuzten, dann erhielten wir Seefrösche! Teichfrösche entstanden nur dann, wenn wir Kleine Teichfrösche mit Teichfröschen kreuzten. Auf die interessanten „Ausreißer“, die bei unseren Zuchtexperimenten auftraten, kann ich hier nicht näher eingehen (Abb. 13).



Abb. 13:
Drei Geschwister, die genetisch völlig verschieden sind.
Ein semialbinotischer (dunkle Augen) Seefrosch *Rana ridibunda* (1). Ein steriler Teichfrosch *Rana esculenta* mit drei Chromosomensätzen (2) sowie ein Kleiner Wasserfrosch *Rana lessonae* (3). Die Entstehung solcher „Ausreißer“ weist auf Fehler im Verlauf der komplexen hybridogenetischen Gametogenesen hin.

Eltern	ergibt	Nachkommen
Teichfrosch x Teichfrosch		Seefrösche (!), die meist im Verlauf der Metamorphose starben.
Kl. Wasserfrosch x Teichfrosch ergibt		Teichfrösche

Heute wissen wir, daß diesem aberranten Zuchtergebnis ein besonderer Fortpflanzungsmodus zugrunde liegt, den der Amerikaner J. Schultz erstmals bei einem Zahnkarpfen der Gattung *Poeciliopsis* beobachtet und als Hybridogenese bezeichnet hat (SCHULTZ 1969). Nirgendwo sonst im Tierreich, außer bei dem amerikanischen Zahnkarpfen, dem Teichfrosch und – vor kurzem erst entdeckt – bei einer Stabheuschrecke *Bacillus rossicus-grandii benazzi* (TINTI & SCALI, im Druck), konnte bisher eine hybridogenetische Fortpflanzung beobachtet werden.

Was bedeutet Hybridogenese (hybridogenetische Fortpflanzung)?

Der Hybridogenese liegt ein cytotogenetisches und ein populationsbiologisches Phänomen zugrunde.

1. Cytogenetisch: In der Keimbahn der Hybriden geht ein komplettes Elterngenom (alle Chromosomen einer Elternart), verloren. Das bedeutet: die Hybriden sind in Bezug auf die in den Keimzellen codiert vorliegenden Erbmerkmale nicht mischerbig, sondern repräsentieren jene Elternart reinerbig, deren Chromosomen in der Keimbahn nicht verloren gehen.

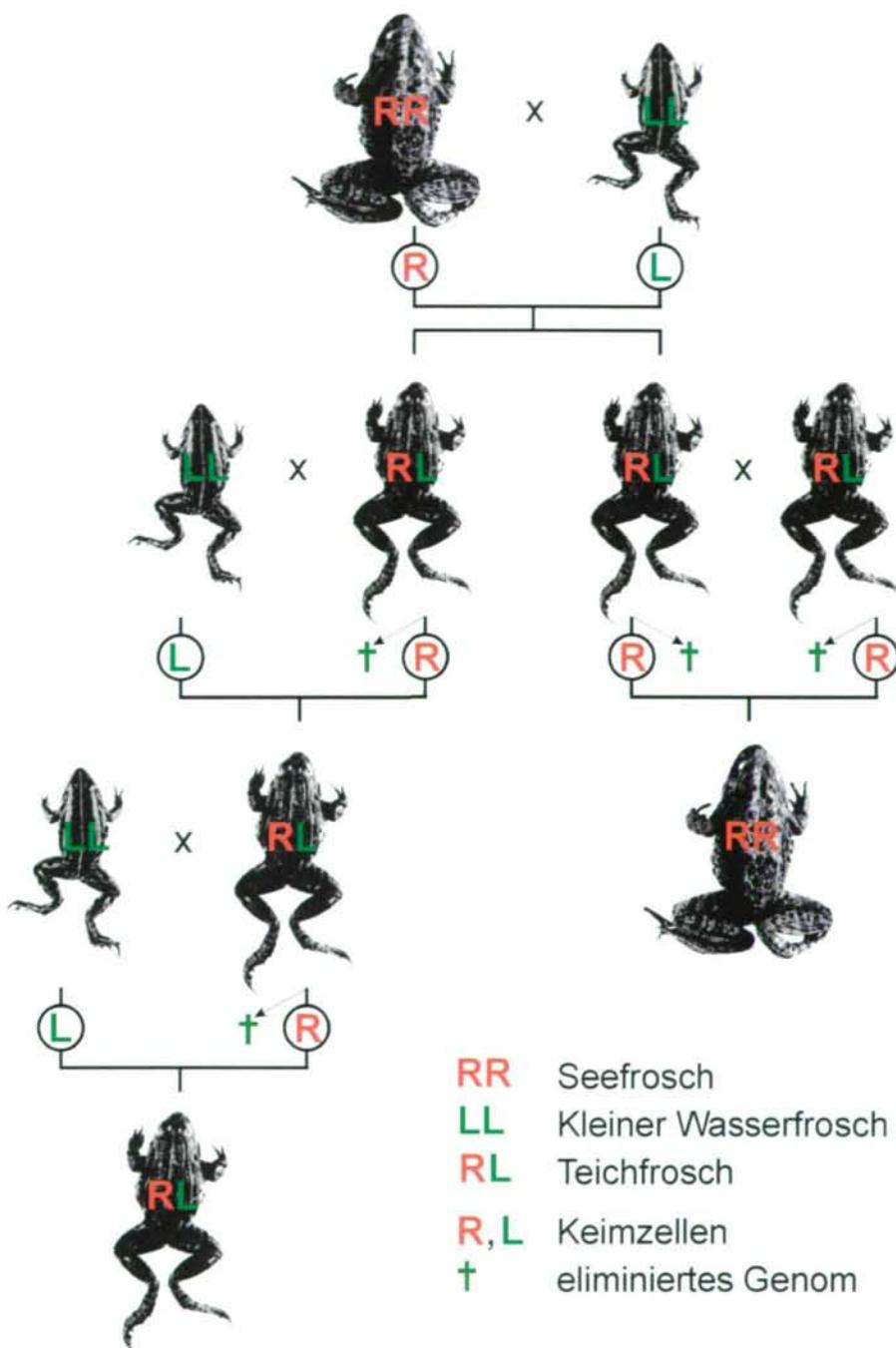


Abb. 14: Schematische Darstellung der hybridogenetischen Fortpflanzung in einer Population, in der Teichfrösche (*Rana esculenta*) mit Kleinen Wasserfröschen (*Rana lessonae*) zusammenleben (ca. 90 Prozent aller mitteleuropäischen Populationen). Die ersten hybriden Teichfrösche entstanden aus Kreuzungen zwischen Seefrosch und Kleinem Wasserfrosch. Die Folgegenerationen entstanden und entstehen durch Rückkreuzungen der Hybriden mit den Kleinen Wasserfröschen. Teichfrösche können deshalb aus Rückkreuzungen entstehen, weil in der hybriden Keimbahn das gesamte Erbmaterial der Art Kleiner Wasserfrosch verloren geht, und nur das Erbmaterial der Seefrösche weitervererbt wird. Teichfrösche sind also dort, wo sie mit den Kleinen Wasserfröschen zusammenleben, maskierte Seefrösche. Kreuzt man Teichfrösche untereinander, entstehen auch tatsächlich Seefrösche.

2. Populationsbiologisch: Die Hybriden leben gerade mit jener Elternart zusammen, verpaaren sich und erzeugen Nachkommen, deren Genom aus den Keimzellen eliminiert wird.

Die Konsequenz der Hybridogenese für die Merkmalsvererbung in der Generationsfolge ist aus Abb. 14 ersichtlich. Demnach entstanden die ersten hybriden Teichfrösche aus Kreuzungen der beiden Arten Seefrosch und Kleiner Wasserfrosch. Die folgenden Teichfroschgenerationen resultierten dann aus Rückkreuzungen der Hybriden mit einer Elternart (in Abb. 13 mit dem Kleinen Wasserfrosch). Weil die Existenz der Teichfrösche an das Fortpflanzungspotential der jeweiligen Elternart gebunden ist (aus Hybridpaarungen resultiert ja eine Elternart), spricht man bei hybridogenetischer Fortpflanzung auch von sexuellem Parasitismus.

Die cytologischen Mechanismen, die der Hybridogenese zugrunde liegen

Die molekulare Steuerung der hybridogenetischen Keimzellenbildung ist weitgehend unerforscht. Über die chromosomal Vorgänge, die der Hybridogenese zugrunde liegen, herrscht jedoch ein relativ klares Bild (TUNNER & HEPPICH 1981; BINKERT & BORNER 1984; BUCCI et al. 1990; TUNNER & HEPPICH 1992). Dabei steht im Mittelpunkt des Interesses das „Schicksal“ jener Chromosomen, die in der hybriden Keimbahn verlorengehen. Werden sie aus den Keimzellen ausgestoßen oder in den Zellen abgebaut? In welcher Phase der Zelldifferenzierung könnte das passieren? Vor der Meiose (Reduktionsteilung) oder im Verlauf der meiotischen Chromosomenreduktion?

Abb. 15 A zeigt den Verlust der Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches in einer jungen Eizelle (Oogonium), die wir einem Teichfrosch aus dem Neusiedlersee entnommen haben. Die Zelle befindet sich in der Vermehrungsphase (vor der Reduktionsteilung); demnach sollten beide elterlichen Chromosomenbestände nachweisbar sein. Wir sehen aber von den Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches nur Bruchstücke - sie sind im Begriffe zu zerfallen (Abb. 15 A). Die 13 an den hellen (fluorezierenden) Centromeren kenntlichen Seefroschchromosomen bleiben komplett erhalten. Eine Verdoppelung (Endoreduplikation) der intakt gebliebenen Seefroschchromosomen ersetzt bzw. kompensiert den Verlust der Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches. Die Keimzelle enthält nach der Verdopplung wieder einen kompletten diploiden Chromosomenbestand. Jetzt allerdings bestehend aus zwei identischen Seefrosch-Chromosomensätzen (Abb. 15 B). Einer „quasi-normalen“ Reduktionsteilung steht nach der Verdopplung nichts im Wege. Es können nun befruchtungsfähige Gameten gebildet werden. Durch diesen Eliminations-Duplikationsvorgang werden die Teichfrösche in Bezug auf ihre Fortpflanzung zu Seefroschen (Abb. 14). Die hybridogenetische Keimzellenbildung beim Teichfrosch erklärt das den Mendelschen Erbgesetzen widersprechende Vererbungsmuster (für eine zusammenfassende Darstellung der Wasserfroschproblematik vgl. z.B. BERGER 1977, DUBOIS 1977, GRAF & POLLS 1989, GÜNTHER 1990).

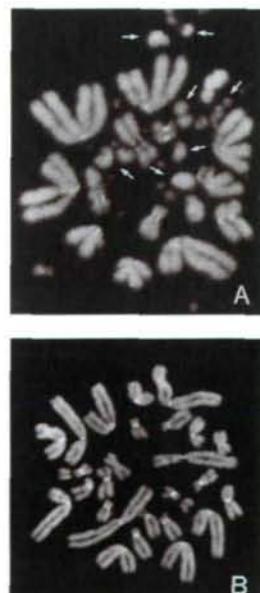


Abb. 15: (A) Abbau der Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches (*Rana lessonae*) in der Eizelle (Oogonium) eines Teichfrosches (*Rana esculenta*). Reste der Chromosomen (Pfeile) sind noch zu sehen. Das Genom des Seefrosches *Rana ridibunda* (5 große, 7 kleine Chromosomen) bleibt komplett erhalten. Der Abbau eines elterlichen Chromosomensatzes wird durch eine Verdopplung der erhaltenen gebliebenen Seefroschchromosomen kompensiert (B). Die Keimzellen der Teichfrösche sind jetzt nicht mehr mischerbig (Seefroschchromosomen + Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches), wie vor dem Genomabbau, sondern reinerbig (ausschließlich Seefroschchromosomen) (B). (Aus TUNNER & HEPPICH 1991).

Verschiedene Populationssysteme:

Was bisher über die Vererbung des Seefrosch-Genoms und der Elimination der Chromosomen des Kleinen Wasserfrosches gesagt wurde, gilt vor allem für Teichfrösche, die mit Kleinen Wasserfröschen zusammen leben (das L-E System nach UZZELL & BERGER 1975). Wie bereits erwähnt, gibt es aber auch Populationen, in denen die Hybriden mit Seefröschen assoziiert sind (das R-E System nach UZZELL & BERGER 1975, GÜNTHER 1974, UZZELL et al. 1977). Abgesehen von diesen beiden unterschiedlichen Populationssystemen, die von der taxonomischen Zusammensetzung ausgehen, offenbart sich bei Berücksichtigung des Geschlechtsverhältnisses und der individuellen Zahl der Chromosomen, eine Vielfalt von weiteren Populationstypen. In Tab. 1 sind diese unterschiedlichen Wasserfroschpopulationen, an denen hybride Teichfrösche beteiligt sind, zusammengestellt.

	Taxonomische Zusammensetzung der Population	Von den Teichfröschen gebildete Gameten, aus denen lebensfähige Nachkommen resultieren
L - E System	les + esc (2n; o,o)	R
	les + esc (2n, 3n; o,o)	R, RL
	les + esc (2n o,o; 3n oo)	
	les + esc (2n; oo) *	R
	les + esc (2n; oo)	R
R - E System	rid + esc (2n; 3n 0,0)	R, L, RL
	rid + esc (2n; oo)	L
	rid + esc (3n; oo)	LL

Vereinzelt wurde auf Populationen aufmerksam gemacht, die offensichtlich nur aus Teichfröschen bestehen (GÜNTHER 1974). In solchen Populationen dürften die Hybrid-Männchen die „Funktion“ der Kleinen Wasserfrösche übernehmen, d.h. Gameten bilden, die L-Genome enthalten. Cytologische Untersuchungen liegen dazu nicht vor.

Tab. 1: Stabile Wasserfroschpopulationen, die in Mitteleuropa vorkommen. Les = Kleiner Wasserfrosch; esc = Teichfrosch; rid = Seefrosch. 2n = diploid (zwei-) oder 3n = triploid (drei Chromosomensätze); o,o bedeutet, daß in der Population unter den Hybriden sowohl Männchen als auch Weibchen, oder nur Weibchen (oo) oder nur Männchen (oo) vorhanden sind. L = einfacher Chromosomensatz des Kleinen Wasserfrosches; R = einfacher Chromosomensatz vom Seefrosch. LL, RL = doppelte Chromosomensätze. * Männliche Teichfrösche treten in diesem Populationstyp mit einer Häufigkeit von 3 Prozent auf (TUNNER 1974).

Wie man aus Tab. 1 sehen kann, vererben die hybriden Teichfrösche nicht immer das gleiche elterliche Genom. Die variable Gametogenese garantiert das Überleben der Teichfrösche sowohl mit der einen als auch mit der anderen Elternart. Die so sinnvolle „Anpassung“ der komplizierten cytogenetischen Prozesse (Abbau und Duplikation von Chromosomen) an die Existenz der einen oder anderen Elternart, ist einzigartig im gesamten Tierreich. Artliche Unterschiede im Teilungszyklus bzw. der Entwicklungsgeschwindigkeit der elterlichen Keimzellen und/oder eine mögliche Cytoplasma-Kern-Interaktion dürften für die aberranten Vorgänge während der Gametogenese eine ursächliche Rolle spielen (TUNNER & HEPPICH 1991). Auch das noch wenig erforschte Phänomen der genomischen Prägung (genomic imprinting) spielt sehr wahrscheinlich bei der Hybridogenese eine Rolle (TUNNER, im Manuscript).

Die evolutionsbiologischen Konsequenzen der Hybridogenese

Bei einer evolutionsbiologischen „Bewertung“ der Hybridogenese müssen zwei Aspekte berücksichtigt werden.

1) Die männlichen Teichfrösche sind in Bezug auf ihre reproduktive fitness den beiden Elternarten unterlegen (vgl. Abb. 4). Störungen im Verlauf des chromosomalen Eliminations-Duplikationsprozesses dürften die Ursache für diese mehr oder weniger eingeschränkte Fertilität sein. Für diese Annahme sprechen die vielen aneuploiden Keimzellen (zu viel oder zu wenig Chromosomen), die man bei Teichfröschen cytologisch nachweisen kann (TUNNER & HEPPICH 1981, HEPPICH et al. 1982). Aus ihnen resultieren keine lebensfähigen Nachkommen.

Diesem reproduktiven Nachteil, den die chromosomal Vorgänge im Verlauf der hybridogenetischen Gametogenese in sich bergen, steht

2) ein bedeutsamer evolutiver Vorteil gegenüber. Bei hybridogenetischer Gametogenese kommt es zur Fixierung des genetischen F1-Hybridzustandes (Abb. 14) und damit zur Fixierung einer permanent hohen Heterozygotie. Mischerbigkeit kann aber zu starker „Leistungssteigerung“ in einzelnen Merkmalen oder ganzen Merkmalskomplexen (positiver Heterosis-Effekt) führen. Ein bekanntes Beispiel: der Hybridmais.

Viele Beobachtungen weisen darauf hin, daß Heterosis für das evolutive Überleben und die Ausbreitung der Teichfrösche (Neubesiedlung von Gewässern) eine entscheidende Rolle spielt. Ein Beispiel: Teichfrösche überwintern entweder an Land oder im Wasser. Seefrösche aber überwintern ausschließlich im Wasser und Kleine Wasserfrösche ausschließlich an Land (BERGER 1982, TUNNER & HEPPICH 1989). Zumindest für eine Eigenschaft, die sich beim Überwintern im Wasser als lebensrettend erweisen kann, konnten wir den physiologischen Nachweis von Heterosis beim Teichfrosch erbringen (TUNNER & NOPP 1979, NOPP & TUNNER 1985): Die Sauerstoffbindungsaffinität des hybriden Hämoglobins ist bei hypoxischem Stress gegenüber dem Hämoglobin der Eltern erhöht. Das führt zu einer erweiterten Toleranz bei Sauerstoffmangel. Der evolutive Vorteil des Hybrid-Hämoglobins wird deutlich, wenn man bedenkt, daß in bodennahen Gewässerregionen, also dort, wo Wasserfrösche überwintern, unter dem Eis häufig starke Sauerstoffzehrung auftritt. Im Winter 1982/83 führte eine lange andauernde Frostperiode im Osten Österreichs zu einem Massensterben von Seefröschen (Abb. 16).

Die Größe des Verbreitungsareals und die oft zahlenmäßige Überlegenheit in den Mischpopulationen, kennzeichnen die hybriden Teichfrösche als außerordentlich erfolgreiche Froschlurche. Ihre verblüffende Überlebensstrategie besteht in der Konservierung von Heterozygotie

durch den Abbau des einen, „ungewünschten“ und Verdopplung des anderen „gewünschten“ Elterngenoms. Wer hätte vor knapp 25 Jahren gedacht, daß sich hinter den allbekannten Wasserfröschen eine für Evolutionsbiologen so faszinierende Tiergruppe verbirgt?



Abb. 16: Ein langer kalter Winter kann tausenden Fröschen, die im Wasser überwintern, das Leben kosten.

Literatur:

- BERGER L. (1968): Morphology of the F1-Generation of various crosses within *Rana esculenta* complex. *Acta Zool. Cracow* **13** (13): 301-324.
- BERGER L. (1977): Systematics and Hybridization in the *Rana esculenta* Complex. In: D. H. TAYLOR & S.I. GUTTMAN (eds.), *The Reproductive Biology of Amphibians*. Plenum Press, New York and London.
- BERGER L. (1982): Hibernation of the European water frogs (*Rana esculenta* complex). *Zool. Pol.* **29**: 57-72.
- BINKERT J., BORNER P. & P.S. CHEN (1982): *Rana esculenta* complex: An experimental analysis of lethality and hybridogenesis. *Experientia* **38**: 1283-1292.
- BOULENGER G.A. (1918): On the races and variation of the edible frog, *Rana esculenta* L. *Ann. & Mag. N. Hist. Ser. 9, Vol. II*: 141-157.
- BUCCI S., RAGGHIANTI M., MANCINO G., BERGER L., HOTZ H.-J. & TH. UZZELL (1990): Lumpbrush and mitotic chromosomes of the hemiclonally reproducing hybrid *Rana esculenta* and its parental species. *J. Exp. Zool.* **255**: 37-56.
- DUBOIS A. (1977): Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. *Mém. Soc. Zool. Fr.* **39**: 161-284.
- GRAF D. & M. POLL-S-PELAZ (1989): Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. In: R.M. DAWLEY & J.PO. BOGART (eds), *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Bull. 466, New York State Museum. 289-301.
- GRANT V. (1976): *Plant Speciation*. Columbia Univ. Press, New York and London.
- GÜNTHER R. (1974): Neue Daten zur Verbreitung und Ökologie der Grünfrösche (Anura, Ranidae). *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **50**: 287-298.
- GÜNTHER R. (1975): Zum natürlichen Vorkommen und zur Morphologie triploider Teichfrösche, *Rana esculenta* L. in der DDR. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **51**: 145-158.
- GÜNTHER R. (1988): Bibliographie der europäischen Wasserfrösche (Anura: Ranidae) für die Jahre 1960 - 1987. *Jb. Feldherp. Beiheft* **1**: 161-199.
- GÜNTHER R. (1990): Die Wasserfrösche Europas (Anura - Froschlurche). *Die Neue Brehm Bücherei* 600.
- HEPPICH S. (1978): Hybridogenesis in *Rana esculenta*: C-band karyotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana esculenta*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* **16**: 27-39.
- HEPPICH S. & H.G. TUNNER (1979): Chromosomal constitution and C-banding in homotypic *Rana esculenta* crosses. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **55**: 111-114.
- HEPPICH S., TUNNER H.G. & H. GREILHUBER (1982): Premeiotic chromosome doubling after genome elimination during spermatogenesis of the species hybrid *Rana esculenta*. *Theoret. Appl. Genet.* **61**: 101-104.
- HEUSSER H. (1972 a): Der Wasserfrosch ein Unglücksfall der Natur. Eine bekannte einheimische Tier-, „Art“ entpuppt sich als Bastard. *Neue Zürcher Zeitung* vom 26. Sept. 1972, Fernausgabe Nr. **264**: 40-42.
- HEUSSER H. (1972 b): Sensation im Froschteich; Quaken da nur Bastarde? *Kosmos* **68**: 198-202.
- KAURI H. (1959): Die Rassenbildung bei europäischen *Rana*-Arten und die Gültigkeit der Klimaregeln. *Ann. Soc. Tart. Inv. Const. Ser. Nov. II*: 1-172. Lund.
- MAYR E. (1967): Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg und Berlin.
- MERTENS R. & H. WERMUTH (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. Kramer, Frankfurt.
- NOPP H. & H.G. TUNNER (1985): Zur Sauerstoffbindung des Blutes von *Rana ridibunda* PALL., *Rana lessonae* CAM. und *Rana esculenta* L. (Ranidae, Anura) bei normaler und erniedrigter Sauer-

- stoffspannung. Sber. Österr. Akademie Wiss., math. Naturw. Kl. **194**: 125-130.
- SCHNEIDER H. (1990): Reproductive behavior and biology of Central European water frogs. Fortschritte der Zoologie **38**: 29-39.
- SCHULTZ R.J. (1968): Hybridization, unisexuality and polyploidie in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. Amer. Natur. **103**: 605-619.
- SMITH H.H. (1939): A Fertile Mule from Arizona. J. Heredity **30**: 548.
- TINTI F. & V. SCALI (im Druck): Chromosomal evidence of hemiconal and all-parental offspring production in *Bacillus rossicus-grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea). Chromosoma.
- TUNNER H.G. (1970): Das Serumweißbild einheimischer Wasserfrösche und der Hybridcharakter von *Rana esculenta*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **64**: 352-358.
- TUNNER H.G. (1974): Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation. Z. zool. Syst. Evol.-forsch. **12**: 309-314.
- TUNNER H.G. (1976): Aggressives Verhalten bei *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* und der hybriden *Rana esculenta*. Zool. Anz. **196**: 67-79.
- TUNNER H.G. (1979): The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homotypic crosses of the hybridogenetic *Rana esculenta*. Mitt. Zool. Mus. Berlin **55**: 89-109.
- TUNNER H.G. (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae/Rana esculenta*). Z. zool. Syst. Evol.-forsch. **18**: 257-297.
- TUNNER H.G. (im Manuskript): Evidence for genomic imprinting in unisexual triploid hybrid frogs.
- TUNNER H.G. & M.Th. DOBROWSKI (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.
- TUNNER H.G. & S. HEPPICH (1981): Premeiotic genome exclusion during oogenesis in the common edible frog, *Rana esculenta*. Naturwissenschaften **68**: 207-208.
- TUNNER H.G. & S. HEPPICH (1989): The hybridogenetic *Rana esculenta* of the Neusiedlersee region (Central Europa). Aspects of life history and distribution of clones. Abstract: First World Congress of Herpetology. Univ. Kent at Canterbury, U.K.
- TUNNER H.G. & S. HEPPICH (1991): Genom exclusion and two strategies of chromosome duplication in oogenesis of a hybrid frog. Naturwissenschaften **78**: 32-34.
- TUNNER H.G. & S. HEPPICH (1992 a): A new population system of water frogs discovered in Hungary. In: KORSÓS Z. & I. KISS (eds.), Proc. Sixth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Budapest 1991: 453-460.
- TUNNER H.G. & S. HEPPICH (1992 b): Triploid all-male offspring from a cross between diploid hybrid frogs. Abstract. Ann. Meet. Genetic Society, Tübingen 1992.
- TUNNER H.G. & H. NOPP (1979): Heterosis in the common European water frog. Naturwissenschaften **66**: 268-269.
- UZZELL TH. & L. BERGER (1975): Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, and their hybridogenetic assoziate, *Rana esculenta*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. **127**: 13-24.
- UZZELL TH., GÜNTHER R. & L. BERGER (1977): *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: A leaky hybridogenetic system (Amphibia Salientia). Proc. Acad. Nat. Sci., Philad. **128**: 147-171.

Anschrift des Verfassers:

Univ. Prof. Dr. Heinz Tunner
Institut für Zoologie/Universität Wien
Althanstraße 14
A-1090 Wien, Austria

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stapfia](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [0047](#)

Autor(en)/Author(s): Tunner Heinz

Artikel/Article: [Der Teichfrosch *Rana esculenta* - ein evolutionsbiologisch einzigartiger Froschlurch 87-101](#)