

Triploide Wirbeltiere

Wege aus der Unfruchtbarkeit oder Eingeschlechtigkeit

Nur das Seltene erweitert uns den Sinn. *Stefan Zweig*

Die Genome der meisten Wirbeltiere sind diploid, das heißt sie besitzen zwei Chromosomensätze, einen väterlichen und einen mütterlichen. Bei sexueller Fortpflanzung werden die Keimzellen (Gameten) mittels Meiose gebildet: Crossing over und zufallsgemäße Aufteilung (Segregation) väterlicher und mütterlicher Chromosomen führen zu einer einzigartigen Neukombination der Gene in den Gameten, aus denen durch die Befruchtung ihrerseits genetisch einmalige Individuen entstehen. Wirbeltiere mit mehr als zwei Chromosomensätzen (Polyploide) sind selten. Auch sie sind zur Meiose befähigt, sofern die Anzahl ihrer Chromosomensätze gerade ist. Zur Produktion von Keimzellen wird normalerweise in einem ersten Zellteilungsschritt (Meiose I) die Gesamtzahl der Chromosomen halbiert. Bei Triploiden treten jedoch aufgrund der ungeraden Zahl ihrer Chromosomensätze Fehler bei der Segregation auf, die fast immer zu Unfruchtbarkeit, Tod oder Missbildungen der Nachkommen führen. Dennoch gibt es triploide Wirbeltiertaxa, die wohl ausschließlich aus Kreuzungen verwandter, zweigeschlechtiger Arten hervorgegangen sind. Bisher glaubte man, dass Triploide sich entweder nur eingeschlechtlich durch Parthenogenese (und zwar ohne Meiose und damit ohne Crossing over, Segregation, Rekombination) fortpflanzen können oder zumindest nicht miteinander sexuell reproduzieren. Im letzteren Fall entstehen Triploide in gemischten Fortpflanzungssystemen aus Paarungen mit Individuen anderer Ploidiegrade. Die kürzlich entdeckte Batura-Kröte ist bislang das einzige Wirbeltier, das Populationen ausschließlich triploider Individuen bildet und sich dennoch zweigeschlechtlich fortpflanzt.

Fragen zur Entstehung und Beibehaltung von Sexualität sind für die gesamte Biologie von zentraler Bedeutung. Den offensichtlichen Vorteilen sexueller Fortpflanzung – wie Balance und Reparatur schädlicher Mutationen und Rekombination des Erbgutes [1] – stehen auch Nachteile gegenüber. Dazu zählen beispielsweise die notwendige Anwesenheit zweier Geschlechter zur Fortpflanzung, die Gefahr des „Auseinanderreißen“ günstiger genetischer Kombinationen in der Meiose („costs of meiosis“ [2]) oder die Weitergabe von nur 50% des adaptierten Erbgutes an die Nachkommen. Asexuelle Organismen hingegen vererben ihre Gene vollständig (klonal). Sie können auch ohne Paarungspartner in neue Habitate vordringen und dort wesentlich rascher große Populationen aufbauen. Nachteilig erscheint jedoch die wahrscheinliche Akkumulation schädlicher Mutationen aufgrund fehlender Rekombination (Muller's ratchet [3], vgl. Glossar) und eine eingeschränkte Reaktionsfähigkeit auf veränderte Umweltbedingungen oder Parasiten [4]. Trotz fehlender Rekombination können in einer

vielfältigen Umwelt jedoch verschiedene Klone koexistieren (klonale Vielfalt), die dann anstelle der Individuen dem Selektionsprozess unterworfen sind [5]: Bei Änderung der Umweltbedingungen werden ganze Klone ausgelöscht, während andere, die geeigneter sind, fortbestehen bzw. durch neue Kreuzungsereignisse der sexuellen Elternarten erzeugt werden.

Sexuelle Fortpflanzung gehört zu den Grundmerkmalen der Eukaryoten und herrscht im Tierreich bei weitem vor. In verschiedenen Verwandtschaftsgruppen wurden jedoch Fortpflanzungsweisen entwickelt, bei denen Sexualprozesse vollständig oder weitgehend ausgeschaltet sind (z. B. Knospung bei Hohltieren). Eine weitgehende Unterdrückung von Sexualprozessen erfolgt bei Parthenogenese und Gynogenese (s. u.). Wirbeltier-Arten mit solchen Reproduktionsmodi sind oft rein-weiblich und pflanzen sich dann unisexuell fort. Die Sexualprozesse können so weit reduziert sein, dass die Weibchen ihr gesamtes Genom unverändert an die nächste Generation weitergeben, wie bei einer typischen asexuellen

Fortpflanzung. Die Hybridogenese enthält dagegen Elemente sexueller Fortpflanzung und kann auch bei zweigeschlechtigen Taxa auftreten.

Im Folgenden werden verschiedene Formen der Fortpflanzung bei triploiden Wirbeltieren vorgestellt, wobei das Augenmerk Mechanismen gilt, die den möglichen negativen Folgen fehlender Rekombination entgegenwirken und oftmals Abweichungen von der Unisexualität aufweisen.

Unisexualität und Triploidie bei Wirbeltieren

Die Entstehung unisexueller Wirbeltiere geht offenbar immer auf Hybridisierung von zweigeschlechtigen Arten zurück, und ihre langfristige Existenz wird augenscheinlich in vielen Fällen durch Wechselwirkungen mit bisexuellen Formen möglich. Zwar bedingt die hybride Natur unisexueller Vertebraten einen hohen Grad an Heterozygotie, was kurzfristige Inzuchtdepressionen abzuwenden hilft. Das nachweislich hohe Alter einiger unisexueller Vertebraten [6–8] scheint in evolutiven Zeiträumen aber nur erklärlich, weil zur Vermeidung der Akkumulation schädlicher Mutationen (als Ausweg aus Muller's ratchet) verschiedene bizarre Sonderwege entstanden, indem Wechselwirkungen mit bisexuellen Arten eingegangen und Modifikationen, Ausnahmen oder Alternativen zur Unisexualität entwickelt wurden. Dies gilt auch für die Entstehung triploider Wirbeltierformen, die teilweise solche Spezialfälle repräsentieren.

Beim Menschen ist Triploidie die häufigste Chromosomenanomalie bei spontanen Frühgeburten [9], auch bei anderen Säugetieren führt sie gewöhnlich bereits im Uterus zum Tod. In allen übrigen Wirbeltierklassen sind Einzelfälle lebensfähiger Triploider bekannt, die meist unfruchtbar sind (z. B. Vögel [10, 11]; Reptilien [12]; Amphibien [13, 14]; Fische [15, 16]).

Das Auftreten von Triploiden wirft auch grundsätzliche Fragen der genetischen Geschlechtsbestimmung bei Vervielfachung ganzer Chromosomensätze (Polyploidie) auf. H. J. Muller [17] vermutete, dass die Geschlechtsdetermination bei polyploiden Tieren gestört würde, während H. A. Orr [18] argumentiert, ungleich gebaute (heteromorphe) Geschlechtschromosomen (z. B. XY bei Säugetieren) wirkten der Entstehung von Polyploiden entgegen. Natürliche Polyploidie sei deshalb nur bei Arten möglich, die keine heteromorphen Geschlechtschromosomen aufweisen, wie beispielsweise bei zahlreichen Amphibien- [19] und den meisten Fischarten [20].

Parthenogenese (Jungfernzeugung)

Parthenogenese ist eine eingeschlechtige (unisexuelle) Fortpflanzungsform [21, 22]: Bei Wirbeltieren vererben rein weibliche Taxa das vollständige, hybride Genom. Die Nachkommen entstehen also klonal, weshalb in der angelsächsischen Literatur von asexueller Fortpflanzung gesprochen wird (s. o., vgl. Glossar). Parthenogenese tritt unter den Wirbeltieren ausschließlich bei Reptilien auf.

Triploide Parthenogenoten entstehen hier nach heutiger Kenntnis zunächst aus diploiden Hybriden zweigeschlechtiger Formen. Dies setzt voraus, dass die beiden Arten nahe genug verwandt sind, um lebensfähige Nachkommen zu er-

zeugen, ihre genetische Distanz jedoch zu Störungen der Meiose führt und so eine sexuelle Fortpflanzung der Hybriden nicht erlaubt. Solche Hybriden besitzen dann je einen Chromosomensatz beider Elterntaxa, sind also allodiploid und parthenogenetisch. Kommt es ausnahmsweise zur Befruchtung des parthenogenetischen Hybriden durch Männchen einer zweigeschlechtig reproduzierenden (Eltern- oder dritten) Art, entstehen triploide Parthenogenoten, deren Chromosomensätze von bis zu drei unterschiedlichen Elternformen stammen können (Trihybride). Dieses Prinzip ist bei amerikanischen Rennechsen (*Cnemidophorus*, Abb. 1) mehrfach nachgewiesen [22, 23]. Bei Wirbeltieren sind parthenogenetische Triploide zudem bei Blindschlangen (*Rhamphotyphlops braminus* [24]) sowie einer Reihe weiterer Reptilienarten bekannt [22, 25].

Unisexuelle Kaukasische Felseneidechsen (*Darevskia*, z. B. [26, 27]) können 15 zweigeschlechtigen Arten aus drei Verwandtschaftsgruppen zugeordnet werden. Die Unisexuellen sind diploid und resultieren ausschließlich aus Hybridisierungsereignissen zwischen diesen Gruppen. Interessanterweise stammen die mütterlichen Vorfahren stets von der *D. caucasica*-Gruppe, die väterlichen aus der *D. rudis*-Gruppe, was zu der Hypothese führte, dass mit den Geschlechtschromosomen in Verbindung stehende Gene für die Bildung der unisexuellen Formen verantwortlich sind [27]. Doch nicht alle Hybridisierungen führen bei *Darevskia* zur Unisexualität. Aus seltenen Kreuzungen der diploiden, normalerweise rein parthenogenetischen *Darevskia* (*Lacerta*) *rostombekovi* und der zweigeschlechtigen *D. raddei* entstehen diploid-triploide Mosaik-Männchen, die in verschiedenen Körperzellen eine unterschiedliche Zahl von Chromosomensätzen aufweisen. Auch das Auftreten von Mosaik-Männchen legt Wechselwirkungen der allodiploiden Genome bei der Geschlechtsbestimmung nahe [28]. Ähnliche Phänomene ließen sich auch in Populationen von *D. unisexualis* beobachten, wo selten (vermutlich infolge der Kreuzung mit einer zweigeschlechtigen Art) diploid-triploide (Mosaik-)Intersexe und Mosaik-Männchen auftreten. Bei Letzteren geht des Öfteren ein Genom vor der Meiose verloren [28], ein Vorgang, der Ähnlichkeit mit der Hybridogenese hat (s. u.). Noch ungeklärt ist, ob diese Männchen, die sogar reife Spermien produzieren, sich auch fortpflanzen und so evolutive Bedeutung erlangen können.

Spermienabhängige Parthenogenese (Gynogenese)

Diese Sonderform der Parthenogenese tritt unter Vertebraten nur bei Fischen und Amphibien auf. Es handelt sich ebenfalls um eine unisexuelle (mitunter auch „pseudosexuell“ oder „pseudogam“ genannte) Fortpflanzungsweise, die im Normalfall klonalen Nachwuchs bedingt, der ausschließlich maternale Gene enthält [22, 29]. Die rein-weiblichen Formen benötigen jedoch die Spermien einer verwandten Art, um die Embryogenese der unreduzierten Eier anzuregen (da die Spermien der anderen Art „gestohlen“ werden, spricht man von Kleptospermie). Normalerweise hat das männliche genetische Material keinen Anteil an der Nachkommen-

GLOSSAR

Heterozygotie: Diploide (oder polyploide) Individuen besitzen zwei (bzw. mehrere) homologe Chromosomen, jeweils eines von ihren Eltern. Weist ein Gen (z. B. für die Haarfarbe) auf den homologen Chromosomen unterschiedliche Zustandsformen (Allele, z. B. schwarz und rot) auf, so spricht man von Heterozygotie.

Geschlechtsbestimmung: Bei Wirbeltieren wurden zwei grundlegende Mechanismen identifiziert: Bei der genetischen Geschlechtsbestimmung (Genetic Sex Determination, GSD) wird das Geschlecht durch die Abwesenheit bzw. Anwesenheit bestimmter Gene festgelegt, bei der umweltbedingten oder phänotypischen Geschlechtsbestimmung (Environmental Sex Determination, ESD) entwickeln sich Männchen oder Weibchen in Abhängigkeit von externen Faktoren wie z. B. der Temperatur.

GSD: Die Chromosomen, auf denen geschlechtsbestimmende Gene liegen, werden Geschlechtschromosomen genannt. Säuger zeigen das XX/XY-System, bei dem die Männchen zwei unterschiedlich große (heteromorphe) Geschlechtschromosomen aufweisen (XY), also das heterogametische Geschlecht darstellen, während Weibchen das homogametische Geschlecht sind (XX). Bei Vögeln sind die Weibchen das heterogametische Geschlecht, die Männchen das homogametische. Zur Unterscheidung wird dieses System deshalb ZZ/ZW-System genannt.

Die Geschlechtschromosomen (Gonosomen) sind jedoch nicht immer optisch voneinander zu unterscheiden, z. B. bei den meisten Fisch- und vielen Amphibienarten. Sie befinden sich evolutionär in einem primitiven Zustand.

ESD: Dieses Phänomen wurde erst vor etwa 30 Jahren auch für Wirbeltiere nachgewiesen. So entscheidet bei Krokodilen und Schildkröten die Temperatur, denen die Eier ausgesetzt sind, über das Geschlecht.

Sexuelle Fortpflanzung (Amphimixis): In der modernen englischsprachigen Fachliteratur wird sexuelle Fortpflanzung definiert als das Auftreten rekombinierter, reduzierter Gameten und deren Verschmelzung zu einem neuen, genetisch einmaligen Individuum, kurz: Crossing-over, Segregation und Syngamie [93]. Bei den meisten Eukaryoten alternieren diploider und haploider Zustand.

Durch die Meiose wird die Anzahl der Chromosomen vom diploiden Zustand (Individuum) auf den haploiden (Gameten) reduziert. Dazu lagern sich die homologen (mütterlichen und väterlichen) Chromosomen aneinander und tauschen Chromosomenabschnitte aus (*Crossing over*). Anschließend werden die Chromosomen zufällig auf die beiden Tochterzellen verteilt (*Segregation*). Dadurch wird die Zahl der Chromosomen halbiert (Meiose I, Reduktionsteilung) und eine Neusortierung der mütterlichen und väterlichen Gene vorgenommen. Durch eine anschließende mitotische Teilung (Meiose II) entstehen vier haploide Zellen. Bei der Befruchtung verschmelzen die Kerne zweier Gameten (*Syngamie*) und bilden erneut einen diploiden Organismus. Neben Crossing-over und Segregation sorgt auch diese Syngamie für genetische Vielfalt, indem Gene der Gameten zweier verschiedener Individuen gemischt werden.

Asexuelle Fortpflanzung: Ursprünglich bezeichnet der Begriff die Entwicklung eines neuen Organismus aus einer Einzelzelle oder Zellgruppe ohne jeglichen sexuellen Prozess (z. B. auf vegetativem Wege durch Knospung). Fallen im Verlauf der Evolution bei ursprünglich sexuell reproduzierenden Organismen eines oder mehrere der genannten Kriterien sexueller Fortpflanzung aus, entsprechen die genetischen Merkmale der Nachkommenschaft weitgehend oder vollständig jenen asexuell reproduzierender Organismen: „Unisexu-

elle Wirbeltiere sind rein-weibliche Arten, die ungeschlechtlich (asexuell) und daher ohne Rekombination reproduzieren“ [22].

Parthenogenese: bezeichnet die Produktion von Nachkommen durch ein Weibchen ohne die Beteiligung eines Männchens. Der Embryo entwickelt sich aus einem unbefruchteten Ei. Eine Unterteilung kann nach drei Kriterien vorgenommen werden (vgl. [94]):

(1) Mechanismus der Fortpflanzung: zyklische, fakultative oder obligate Parthenogenese; bei Wirbeltieren hat nur die letzte Variante Bedeutung.

(2) Mechanismus der Geschlechtsbestimmung:

- Arrhenotokie: unbefruchtete Eier entwickeln sich zu Männchen, befruchtete zu Weibchen (bekannt von den Hymenopteren, z. B. Bienen, Ameisen).
- Thelytokie: unbefruchtete Eier entwickeln sich zu Weibchen (einzige Form, die bei Wirbeltieren auftritt).
- Deuterotokie (=Amphitokie): unbefruchtete Eier entwickeln sich zu Männchen oder Weibchen (bei Sackträgermotten, Psychidae).

(3) Cytologische Kriterien:

- generative (haploide) Parthenogenese: die Nachkommenschaft entwickelt sich aus haploiden Eiern, die durch meiotische Reduktionsteilung entstanden sind. Die Geschwister sind genetisch verschieden.
- somatische Parthenogenese (einzige Form der Parthenogenese, die bei Wirbeltieren auftritt): Die Keimzelle, aus der sich die Nachkommen parthenogenetisch entwickeln, weist den somatischen Chromosomensatz auf.
 - 1) Automixis (= meiotisch): Chromosomenpaarung und Reduktionsteilung finden statt, die somatische Chromosomenzahl wird jedoch durch Verschmelzung zweier Vorkerne oder Endomitose wieder hergestellt. Allerdings entsteht dadurch keine genetische Vielfalt, da die Homologen genetisch identische „Pseudobivalente“ darstellen.
 - 2) Apomixis (= ameiotisch): Die Eier entstehen durch mitotische Teilungen. Die Nachkommen sind daher mit dem Elter genetisch identisch (klonal). Genetische Vielfalt kann bei solchen asexuellen Organismen (s. o. Asexualität) demnach nur durch individuelle somatische Mutationen entstehen, die dann an die Nachkommen weitergegeben werden.

Spermienabhängige Parthenogenese (Gynogenese): Nach der Befruchtung des Eies durch das Spermium wird der Spermienkern entfernt, so dass die Nachkommen nur den mütterlichen Chromosomensatz enthalten. Wird das genetische Material des Spermiums nicht oder nicht vollständig eliminiert, so spricht man von paternaler Introgression (*paternal leakage*).

Hybridogenese: Ein diploider Hybrid mit je einem Chromosomensatz seiner zwei Elternarten eliminiert ein elterliches Genom vollständig und vererbt nur das andere unverändert (hemiklonal) an die Nachkommen. Die Nachkommenschaft entsteht durch Befruchtung mit den Gameten einer sexuell reproduzierenden Art, welche das vom Hybriden eliminierte Genom „nachliefert“.

Muller's ratchet: Muller [3] gebrauchte den Begriff einer Ratsche, die sich nur in eine Richtung drehen lässt. Dieses Modell versucht zu erklären, warum sexuelle Reproduktion in der Natur das vorherrschende Prinzip darstellt. Aufgrund fehlender Rekombinationsereignisse können bei einem asexuellen Organismus niemals wieder Individuen erzeugt werden, die weniger Mutationen aufweisen als die Elterngeneration. Es kommt so zur irreversiblen Anhäufung schädlicher Mutationen in asexuellen Populationen. Die durchschnittliche Anzahl an Mutationen wächst dabei von Generation zu Generation.

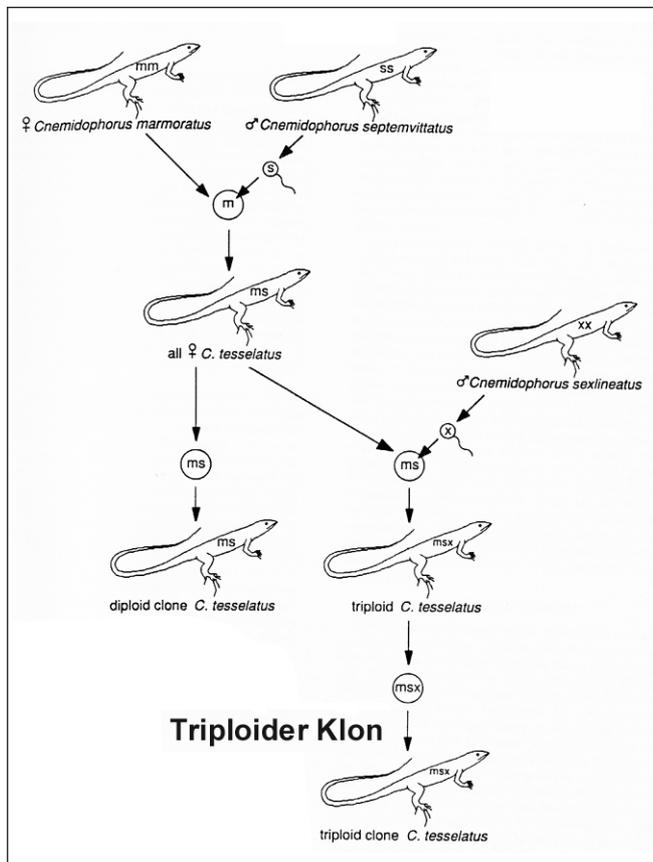


Abb. 1. Schema der Entstehung von Trihybriden bei der Eidechsentattung *Cnemidophorus*. Nach [22]

schaft: Der Spermienkern wird eliminiert, ohne mit dem Kern der Eizelle zu verschmelzen. In Ausnahmefällen kommt es allerdings zur Inkorporation geringer DNA-Mengen [30] oder des ganzen Satzes paternalen Chromosomen [22, 31]. Evolutionär scheint die spermienabhängige Parthenogenese zwischen zweigeschlechtiger Reproduktion und obligater Parthenogenese zu stehen. Der physiologische Zwang zu einem Spermiodonator als Entwicklungsauslöser (auch mechanische Reize, wie z. B. mit einer Nadel, können im Experiment die Embryogenese unbefruchteter Eier initiieren), vielleicht aber auch die Möglichkeit, das paternale Genom als Vorlage für DNA-Reparaturen nutzen zu können [29], zwingt unisexuelle Parthenogenoten, zweigeschlechtige Arten zu parasitieren (Sexualparasitismus). Sie sind so auf Verbreitungsgebiete der (mitunter mehreren) Wirte beschränkt, deren Gesamtareal sie interessanterweise jedoch meist nicht erreichen [32].

Unter den Amphibien stellen die Querzahnsalamander des *Ambystoma jeffersonianum/A. laterale*-Komplexes das am besten untersuchte Beispiel dar. Bei ihm handelt es sich um eine „verwirrende Ansammlung von Arten und Hybridkombinationen“ [19, 31], die als Diploide, Triploide, Tetraploide und sogar Pentaploide vorkommen. Obwohl die Fortpflanzung im *Ambystoma jeffersonianum/A. laterale*-Komplex normalerweise über unreduzierte Eier gynogenetisch erfolgt, kann es auch zur Inkorporation des Spermien-

genoms kommen, wodurch der Ploidiegrad angehoben wird. Als extrem seltene Sonderfälle treten in diesem Komplex auch triploide Männchen auf, allerdings wurden sie bislang nicht näher untersucht [Bogart, pers. Mitt.].

Bei den Zahnkarpfen des *Poeciliopsis monacha/P. lucida*-Komplexes sind alle triploiden Hybridkombinationen gynogenetisch [33], und für einige von ihnen wurde Trihybridität belegt [6]. Auch der triploide Giebel (*Carassius auratus gibelio*) weist neben der gynogenetischen Fortpflanzung gelegentlich paternale Introgression auf [34, 35]. Normalerweise paaren sich die gynogenetischen Weibchen mit Wildkarpfen und bisexuellen Goldfischen (*Carassius auratus*), erzeugen aber nur weibliche Nachkommen. Doch auch hier kann das artfremde Spermigenom zum Genotyp der Nachkommen beitragen. Jiang und Mitarbeiter prägten dafür den Begriff der „Allogynogenese“ [36]. Interessanterweise handelt es sich bei Giebeln aus Nordchina nicht um rein unisexuelle Populationen. In natürlichen Habitaten treten bis zu 20% Männchen auf, in Russland kommen triploide und Mosaik-Männchen vor [37]. Die evolutive Bedeutung dieser Männchen in gynogenetischen Fortpflanzungssystemen ist bislang nicht geklärt.

Bei Züchtung des triploiden Verwandten des Goldfisches (*Carassius auratus langsdorfii*) mit bisexuellen Silberkarauschen (*C. a. auratus*) stellte sich hingegen heraus, dass ein hoher Prozentsatz der Nachkommen ein Mosaik (di-/triploid bzw. di-/tri-/tetraploid) aufwies [38]. Auch dieses Phänomen konnte cytogenetisch bislang nicht genauer untersucht werden.

Außergewöhnliche Triploide unter gynogenetischen Amazonenkärpflingen

Der in Mittelamerika beheimatete Amazonenkärpfling (*Poecilia formosa*, Abb. 2) ist die erste Vertebratenspezies, die als unisexuell erkannt wurde [39]. Auch für sie ist ein hybrider (allodiploider) Ursprung belegt: Das mütterliche Genom stammt vom Atlantikkärpfling (*P. mexicana*), das väterliche vom Breitflossenkärpfling (*P. latipinna*) [40]. Mit diesen beiden Arten kommt *P. formosa* gemeinsam (sympatrisch) vor und bedient sich ihrer als Spermiodonatoren. Abschätzungen aufgrund molekularphylogenetischer Untersuchungen [40] und paläozoogeographischer Überlegungen ergaben, dass *P. formosa* mit 3×10^5 Generationen wesentlich älter ist, als es theoretische Überlegungen zu sich anhäufenden Mutationen (Muller's ratchet) erwarten ließen (10^4 – 10^5 Generationen, [41]). Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen beim Amazonenkärpfling sind Befunde von paternalen Introgression (*paternal leakage*): Der Mechanismus, welcher normalerweise bei gynogenetischer Fortpflanzung das Erbmateriale des Spermiums aus der Oozyte entfernt, ist demnach in seltenen Fällen fehlerhaft, so dass das väterliche Genom oder zumindest ein kleiner Teil davon tatsächlich an die Nachkommen vererbt wird. Über diesen Weg könnte also „frisches“ genetisches Material in die Zygote gelangen.

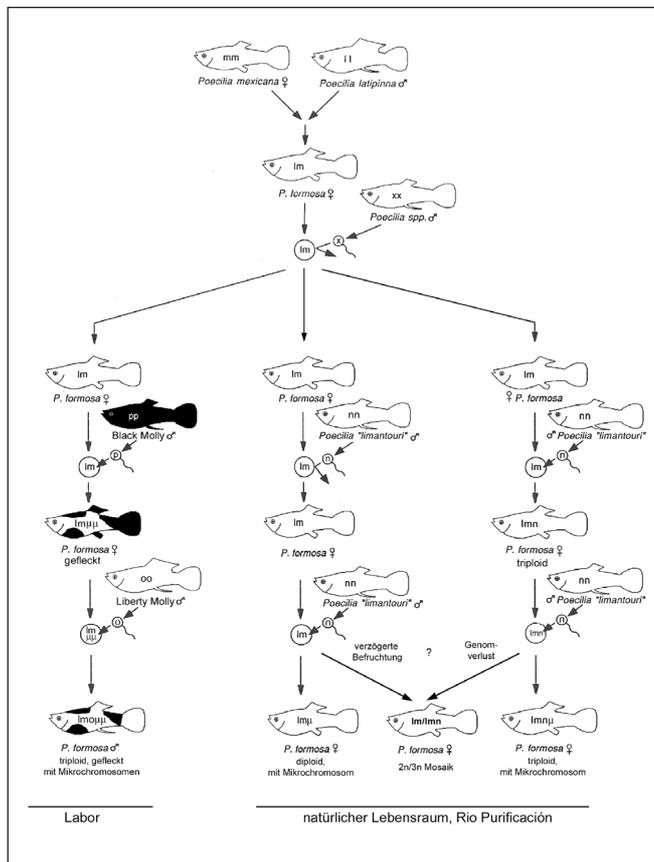


Abb. 2. Zusammenfassende Darstellung der verschiedenen Phänomene paternaler Introgression bei *Poecilia formosa* im Freiland und unter Laborbedingungen.

Die selten auftretende paternale Introgression kann verschiedene Grade erreichen:

(1) Kommt es zu einer vollständigen Befruchtung des diploiden Eies durch ein haploides Spermium, entstehen triploide Tiere. Diese sind fertil und bringen auf gynogenetischem Wege wieder triploide Nachkommen hervor [42, 43]. DNA-Fingerprint-Analysen ergaben, dass Triploide deutlich mehr unterschiedlichen Klonen zugeordnet werden können als Diploide, also eine höhere klonale Vielfalt aufweisen [Lamatsch et al., in Vorb.].

(2) In einigen Fällen verbleiben nach der Aktivierung durch das artfremde Spermium geringe Mengen paternaler DNA im Ei, die in den Kern inkorporiert werden und als Mikrochromosomen im diploiden Karyotyp vorliegen [30]. Stammen sie von einem „Black Molly“, einer schwarzen *Poecilia*-Zuchtform mit dominanten Genen für Schwarzfärbung, können die Nachkommen ein schwarzes Pigmentmuster ausprägen. Ausgehend von diesen Pigmentflecken entwickelt ein Teil der Tiere maligne Melanome [44], was *P. formosa* zum Modellorganismus in der Krebsforschung prädestiniert. Besonders interessant erscheint, dass sich einige Nachkommen der an ihrer Fleckung erkennbaren Mikrochromosomenträger zu Männchen (Abb. 3) entwickeln [45]. Da es sich bei *P. formosa* um eine reine Weibchenart handelt, sind die für den männlichen Phänotyp verantwort-

lichen Gene seit etwa 100 000 Jahren nicht aktiv. Allerdings kommt es offensichtlich nicht zur Rückbildung oder zur irreversiblen Inaktivierung dieses genetischen Materials. Die Funktionalität der Gene, die für den männlichen Genotyp verantwortlich sind, konnte dadurch gezeigt werden, dass mittels einer externen Androgen-Behandlung neugeborener diploider *P. formosa* eine phänotypische Geschlechtsumkehr erreicht werden kann. Die so erzeugten „Hormonmännchen“ weisen alle maskulinen Eigenschaften auf, inklusive des kompliziert gebauten männlichen Begattungsorgans (Gonopodium), des Sexualverhaltens und der Spermatogenese [46].

Ganz anders verhält es sich bei den oben genannten Männchen der gefleckten Mikrochromosomenträger: Diese entstanden ohne ersichtliche Einwirkung äußerer Faktoren („spontan“). Eine DNA-Mengenbestimmung ergab, dass alle diese Individuen – im Gegensatz zu ihren Müttern – triploid waren [45]. Im DNA-Fingerprint ließ sich Allotriploidie nachweisen (Abb. 4): Somit sind für diese Männchen zwei unabhängige Ereignisse paternaler Introgression belegt: Sie besitzen drei Chromosomensätze *und* zwei bis drei Mikrochromosomen pro Zellkern. Diese Mikrochromosomen enthalten den Makromelanophoren-Locus [30, 44], der eine Region repräsentiert, die homolog zu einem endständigen Abschnitt der Geschlechtschromosomen von *Platys (Xiphophorus maculatus)* ist. Diese Region beinhaltet die Gene für die Geschlechtsbestimmung [47]. Deshalb wird vermutet, dass möglicherweise nur dann eine Geschlechtsumkehr des ansonsten rein weiblichen Amazonenkärpflings stattfinden kann, wenn die Gene des Geschlechtsbestimmungs-Locus

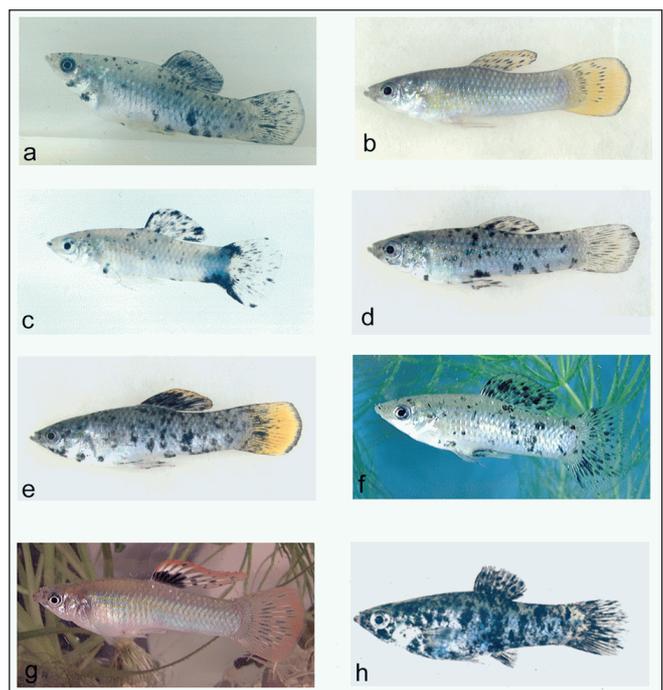


Abb. 3. Habitus triploider *Poecilia formosa*-Männchen (a-f) im Vergleich zu einem typisch gefleckten diploiden Weibchen (h) derselben Population (= Schwester) und einem wildtypisch gefärbten diploiden Männchen (g).

auf den Mikrochromosomen mit den Genen eines zusätzlichen geschlechtsbestimmenden Genorts auf dem dritten Chromosomensatz in Wechselwirkung treten. Da die Geschlechtsbestimmung bei lebendgebärenden Zahnkarpfen kaum untersucht ist, eröffnet das Auftreten triploider Männchen in einer reinen Weibchenart unerwartet günstige Voraussetzungen für die weitere Forschung.

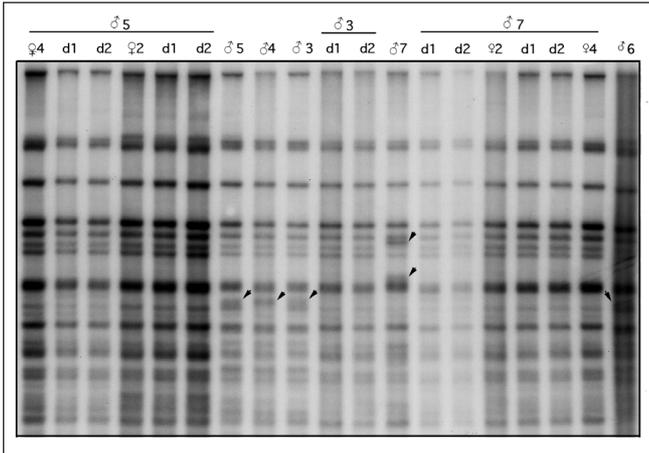


Abb. 4. Multilocus-DNA-Fingerprint von 5 der in Abbildung 3 gezeigten triploiden Männchen und zweier diploider, gynogenetischer Schwestern, die ebenfalls gefleckt waren. Die Männchen weisen zusätzliche Banden zum klonalen Bandenmuster der Schwestern auf (Pfeil). Keiner der Nachkommen aus Geschwisterkreuzungen (d1, d2) zeigt diese Banden, ein Beleg, dass die Spermien erwartungsgemäß keinen genetischen Beitrag leisten, sondern von den gynogenetischen Weibchen nur zur Entwicklungsanregung der Eier benötigt werden.

Hybridogenese (Hemiklonale Fortpflanzung)

Der Terminus Hybridogenese wurde 1969 von R. J. Schultz [48] auf einen Mechanismus bei allodiploiden Taxa hybriden Ursprungs angewandt, die das vollständige Erbmaterialeiner Elternart eliminieren, das andere jedoch klonal an die Nachkommenschaft weitergeben. Bei den Nachkommen wird die hybride Natur durch Befruchtung mit den Gameten einer sich sexuell reproduzierenden Art wiederhergestellt. Im Genom, das durch die Hybriden vererbt wird, schließt dies normalerweise Effekte von Crossing over und Segregation aus, weshalb in diesem Genom lediglich Kernverschmelzung (Karyogamie) und Mutationen als Quellen genetischer Variabilität verbleiben. Man spricht daher auch von „hemiklonaler“ Fortpflanzung.

Hybridogenese wurde erstmals an dem rein weiblichen allodiploiden Zahnkarpfen *Poeciliopsis monacha-lucida* beschrieben, der wiederholt [49] durch Kreuzung der Arten *P. monacha* und *P. lucida* entstand und von ihnen je ein Genom besitzt. In die Eizellen gelangt infolge Elimination des *P. monacha*-Genoms ausschließlich das *P. lucida*-Genom, was dann mit *P. monacha*-Spermien befruchtet wird [50]. Alle diploiden unisexuellen Kombinationen der Gattung *Poeciliopsis* (*P. monacha-lucida*, *P. m.-occidentalis*, *P. m.-latidensis*) sind hybridogenetisch [33], alle triploiden unisexuellen Formen zeigen dagegen Gynogenese (s. o.).

Unter den Amphibien bilden die Wasserfrösche im *Rana esculenta*-Komplex das am intensivsten erforschte Beispiel. Der zweigeschlechtige diploide Teichfrosch (*Rana esculenta*) besitzt je ein Genom von *R. lessonae* (L), dem Kleinen Wasserfrosch, und von *R. ridibunda* (R), dem Seefrosch. In den einfachsten Fällen eliminieren *R. esculenta* mit allodiploider RL-Konstitution entweder das R- und vererben das L-Genom, was Koexistenz mit *R. ridibunda* erfordert (R-E-System). Oder *R. esculenta* eliminiert das L-Genom, vererbt das R-Genom und pflanzt sich dann mit *R. lessonae* fort (L-E-System). Die Wasserfrösche der Westpaläarktis enthalten wenigstens drei diploide, meist zweigeschlechtige Hybridogenoten (*R. esculenta* [51], *R. grafi* [52, 53], *R. hispanica* [54]), die aus vier zweigeschlechtigen Taxa (*R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. perezi*, *R. bergeri*) hervorgingen und eine enorme Vielfalt von Fortpflanzungssystemen aufweisen [22, 55–57].

Meiotische Hybridogenese: Hybridogenese im weiten Sinn

„Meiotische Hybridogenese“ [58] wurde ein Typ der Gametogenese genannt, der bei triploiden Weibchen des Iberischen Weißfisch-Komplexes *Leuciscus (Rutilus) alburnoides* vorkommt [59]. Die Kerne dieser allotriploiden Formen beinhalten drei (einen plus zwei) Chromosomensätze von zwei verschiedenen Stammformen. Vor der Meiose wird der Chromosomensatz, der nur einfach vorliegt, eliminiert. Mit den beiden verbleibenden Chromosomensätzen erfolgen dann „normale“ Meiosen mit Crossing over und Segregation, was zur Bildung von rekombinierten Gameten mit einem Chromosomensatz (haploid) führt. Die haploiden Eier verschmelzen dann mit Spermien des Wirtsmännchens (*L. carolitertii* oder *cf. L. pyrenaicus*). Die daraus hervorgehenden Hybridweibchen bilden diploide Eier, die mit einem Spermium verschmelzen, so dass die allotriploide Ausgangssituation wieder erreicht ist.

Ein Teil der triploiden *R. esculenta* (s. u.) zeigt einen der meiotischen Hybridogenese ähnlichen, wenn nicht gar identischen Mechanismus [60, 61]. Vergleichbare Fälle sind auch von experimentell entstandenen allotriploiden Froschmännchen [62–64] und Fischweibchen [65] bekannt.

Einige der Fortpflanzungssysteme im *R. esculenta*-Komplex enthalten, neben diploiden Hybriden (mit RL-Genomen), meist eine der beiden Elternformen (LL, RR) und mehr oder weniger hohe Anteile zweigeschlechtiger Triploider (LRR oder LLR). In manchen Systemen ist das Geschlechterverhältnis stark zu männlichen *R. esculenta* verschoben. Des Weiteren kommen bislang hinsichtlich ihrer Populationsgenetik wenig erforschte reine Hybridpopulationen vor, die außer diploiden *Rana esculenta* bis zu etwa 80% Triploide enthalten können [55, 66, 67]. Auch in diesen Hybridpopulationen tritt die hemiklonale Fortpflanzung der Diploiden auf, von der zahlreiche Variationen bekannt wurden [55, 68–71]. Die triploiden *R. esculenta* (LRR oder LLR) dagegen produzieren meist Gameten, die nur eines der parental Genome enthalten (L oder R). Die „meiotische Hybridogenese“ [60, 61] kommt dabei möglicherweise nur bei einem Teil der

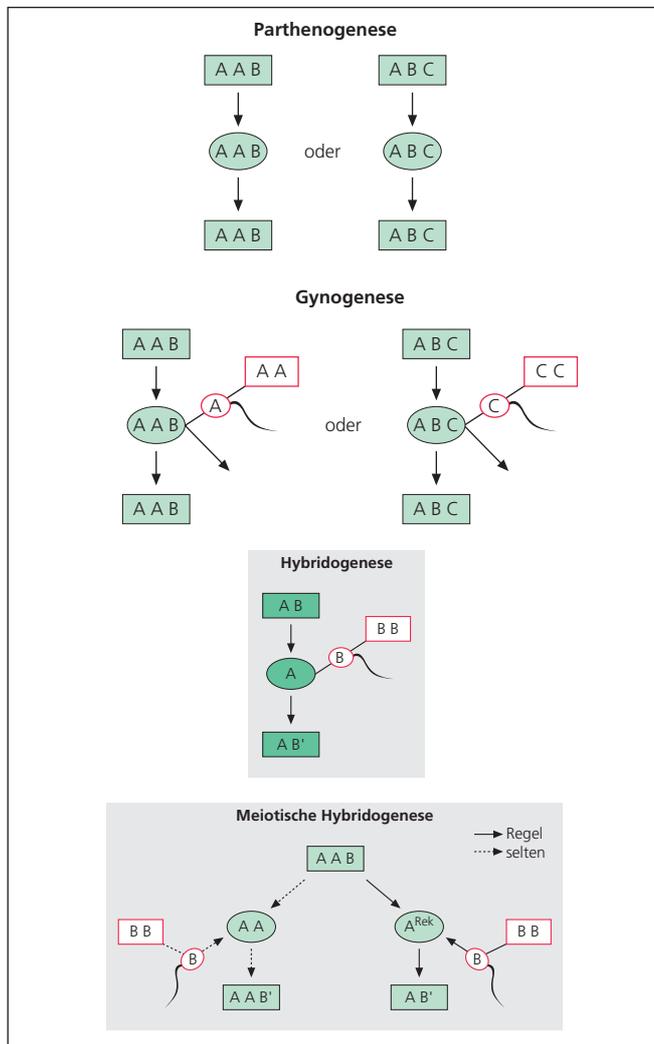


Abb. 5. Typen der Fortpflanzung triploider Wirbeltiere.

– **Parthenogenese:** Das Weibchen gibt das gesamte hybride Genom (AAB bzw. ABC) unverändert an seine Nachkommen weiter. Die Eier sind unreduziert, das heißt, sie haben keine Meiose (Reduktionsteilung) durchlaufen (vgl. Abb. 1).

– **Gynogenese** (spermienabhängige Parthenogenese): Die Hybridart AAB (bzw. ABC) ist auf Spermien einer der Elternarten oder einer weiteren Art angewiesen, die jedoch nur zur Entwicklungsanregung gebraucht werden, genetisch aber meist keinen Beitrag liefern (Spermienparasitismus). Die Eier sind unreduziert.

– **Hybridogenese:** Die aus Hybridisierung der Arten A und B entstandenen Individuen (AB) sind zur Fortpflanzung auf eine der beiden Elternarten angewiesen. Der bei der Gametenbildung (Eier oder Spermien!) eliminierte Chromosomensatz B muss immer wieder durch Hybridisierung mit der Elternart BB eingeschleust werden. Der Chromosomensatz A hingegen wird unverändert (klonal) an die Nachkommen vererbt (daher hemiklonale Fortpflanzung).

– **Meiotische Hybridogenese:** Die Gameten der triploiden Art (Genom AAB) entstehen durch Meiose. Zuvor wird der nur einmal vorliegende Chromosomensatz (B) eliminiert. Aus Verschmelzung der haploiden, rekombinierten Gameten (A^{rek}) mit Gameten einer der Elternarten (B') gehen allodiploide Weibchen hervor, die sich gynogenetisch fortpflanzen können. Verschmelzen ihre diploiden Eier mit Spermien der Elternart, ist die triploide Ausgangssituation wieder hergestellt.

Triploiden vor: Ebenso wie manche diploide Hybriden bringen anscheinend auch einige Triploide nicht haploide, sondern allodiploide Gameten hervor (LR). Obwohl in den reinen Hybridpopulationen aus di- und triploiden *R. esculenta* theoretisch haploide (R und L) und diploide Gameten (LR) fünf zufallsgemäße Kombinationen ergeben sollten, wurden bei den Fröschen nur die Genotypen LR, LLR und LRR gefunden [55]. Dieses Phänomen wurde durch das Absterben der LL- und RR-Genotypen erklärt. Die hemiklonale Vererbung lässt Genome mit einer Akkumulation schädlicher Mutationen entstehen, deren Kombinationen keine lebensfähigen Organismen hervorbringen. Untersuchungen zur Gametogenese mit modernen cytogenetischen und molekularen Methoden stehen insbesondere bei den Triploiden des *Rana esculenta*-Komplexes noch aus; Gleiches gilt für die Erforschung der Geschlechtsbestimmung, der geographischen Variabilität und verschiedener Koexistenzmuster von Hybriden und ihren Stammformen.

Die Iberischen Weißfische des *Leuciscus alburnoides*-Komplexes [22, 72] umfassen gemischte Fortpflanzungssysteme di-, tri- und tetraploider Formen mit stark zugunsten

der Weibchen verschobenen Geschlechterverhältnissen. Allerdings sind die Mechanismen, mit denen die verschiedenen Hybriden des Komplexes fortbestehen, noch nicht vollständig verstanden [72]. Neben normalen sexuellen Elementen spielen Gynogenese und meiotische Hybridogenese eine wichtige Rolle. In verschiedenen Populationssystemen gibt es neben den weiblichen Hybriden bis zu 10% triploide Männchen [58]. Genomelimination tritt bei di- und triploiden Hybridweibchen auf, die das väterliche *Leuciscus*-Genom phänotypisch ausdrücken und es dann während der Bildung der Eizellen eliminieren. Die hybridogenetisch entstandenen Eier enthalten nur die mütterlichen Gene einer nicht-hybriden *L. alburnoides*-Stammform. Anscheinend existieren die di- und triploiden Hybriden *L. alburnoides* als Spermienparasiten der Männchen einer sexuell reproduzierenden *Leuciscus*-Wirtsart [58]. Fortpflanzungsexperimente und molekularbiologische Analysen ergaben, dass die triploiden Hybriden meist mittels „meiotischer Hybridogenese“ haploide Gameten produzieren, die dann befruchtet werden. Es treten aber auch – wie im Falle triploider *R. esculenta* – gelegentlich diploide Gameten auf.

Weitere Wirbeltierkomplexe mit Triploidie und Verdacht auf Genomelimination

Bei gewöhnlich gynogenetischen Ellritzen im *Phoxinus eos-neogaeus*-Komplex gibt es unter den diploiden, triploiden und diploid-triploiden Mosaikindividuen eine Minderheit von 1 bis 3% Männchen [22, 73]. Hier scheint ein Grenzfall der Hybridogenese aufzutreten. Es gibt Anzeichen, dass die allotriploiden Weibchen haploide Eier legen, die ausschließlich oder größtenteils das Erbgut der Elternart *P. eos* enthalten [73]. Die Nachkommenschaft diploid-triploider Mosaikweibchen wies das klonale Genom von *P. eos-neogaeus* auf. Die Mosaikweibchen produzierten, wie die diploiden Hybriden, völlig identische Eier des hybriden *P. eos-neogaeus*. Andererseits brachten sie auch Nachwuchs hervor, der nicht das klonale Genom empfangen hatte. Er geht anscheinend auf nicht-identische Eier unbekanntes Ploidiegrades zurück [73].

Forschungsbedarf wird auch bei anderen diploid-poly-ploiden Komplexen von Schmerlen (Cobitidae) [22], Ährenfischen (Atherinidae) [22, 74] und Karpfenfischen (Cyprinidae) [75] deutlich, da bei ihnen Verdacht auf Genomelimination besteht.

Unter Froschlurchen ist der tetraploide Makifrosch (*Phyllomedusa tetraploidea*) und seine diploide Schwesternart *P. distincta* diesbezüglich erwähnenswert. Beide bilden Zonen, in denen männliche und weibliche triploide Hybriden auftreten. Obwohl bei triploiden Makifroschen in der Meiose Chromosomenkonfigurationen gefunden wurden, welche eher auf geringe Fertilität oder sogar Sterilität hindeuten [76], sollten hier weitere Untersuchungen erfolgen, da Günther [67] zunächst ähnliche Beobachtungen an triploiden *R. esculenta* machte, die sich dann als ausreichend fertil erwiesen.

Bei der zweigeschlechtigen Schildkröte *Platemys platycephala*, von der di- und triploide Formen sowie diploid-triploide oder triploid-tetraploide Mosaikindividuen bekannt sind [77, 78], könnte der Fortpflanzungsmodus ebenfalls den Ausschluss ganzer Chromosomensätze umfassen, allerdings fehlen hier adäquate Untersuchungen. Es ist lediglich bekannt, dass das Taxon Spermien mit ausgeglichener Chromosomenzahl erzeugt [78].

Die Batura-Kröte – das erste sich zweigeschlechtig fortpflanzende triploide Wirbeltier

Wie oben gezeigt wurde, sind alle bislang bekannten triploiden Wirbeltierformen unisexuell beziehungsweise nur in Mischpopulationen gemeinsam mit Formen fortpflanzungsfähig, die gerade Chromosomenzahlen aufweisen. Aus Paarungen mit Letzteren entstehen die Triploiden entweder immer wieder neu, oder aber triploide Eltern erzeugen nicht auf geschlechtlichem Wege triploide Nachkommen (Abb. 5).

Die Verwandtschaft der Wechselkröte (*Bufo viridis*) ist in Europa, Nordafrika und Asien beheimatet. In Zentralasien [79, 80] sind neben diploiden seit 1976 auch tetraploide Taxa bekannt [81]. Eine große Formenvielfalt hat sich dort ent-



Abb. 6. Triploide Batura-Kröten (*Bufo pseudoraddei baturae*) bei der Paarung. Die Nachkommen enthalten zu zwei Dritteln mütterliches, aber nur zu einem Drittel väterliches Erbgut.

wickelt, bei deren Evolution Polyploidisierung eine bedeutende Rolle spielte [Übersicht: 82, 83]. Tetraploide Kröten pflanzen sich mit diploiden Eiern und Spermien fort, die aus „normalen“ Meiosen hervorgehen [84, 85]. Im nördlichen Zentralasien wurden natürliche Triploide gefunden [86–89]. Man vermutete, dass sie durch Hybridisierung aus di- und tetraploiden Kröten entstanden sind, mit denen sie in gemischten Fortpflanzungssystemen vorkommen.

1996 wurde in einem isoliert gelegenen Hochgebirgstal im Karakorum Nordpakistans (vgl. S. 348) ein neues Taxon entdeckt: die Batura-Kröte (*Bufo pseudoraddei baturae*) [90] (Abb. 6). Sämtliche der wild gefangenen Tiere erwiesen sich als triploid. Sie besitzen drei Sätze mit je 11 Chromosomen ($3n = 33$). Interessanterweise wurde auch ein Geschlechterverhältnis beobachtet, das dem aus Populationen di- und tetraploider Tiere entsprach. Im Labor brachten drei Paare triploider Batura-Kröten lebenden Nachwuchs (F_1) hervor, der sich als ebenso triploid erwies wie seine Eltern. Fingerprint-Analysen zeigten, dass der Nachwuchs unterschiedliche Genkombinationen beider Eltern aufwies – ein klarer Beweis für geschlechtliche Fortpflanzung. Einige väterliche Banden waren allerdings bei keinem der Nachkommen präsent, während alle mütterlichen Banden erschienen. Quantitative Auswertungen zeigten zudem, dass die Nachkommen durchschnittlich 54% ihrer Gene mit der Mutter, aber nur etwa 23% mit dem Vater gemeinsam hatten, was deutlich vom erwarteten 50:50-Verhältnis abwich.

Spezielle, als Marker geeignete Chromosomen (die sechsten), sie tragen die Nucleolus-Organisator-Region (NOR), sind bei den Batura-Kröten nur in zwei von drei Chromosomensätzen der Körperzellen markiert. Die Analyse von Lampenbürstenchromosomen, hoch transkriptionsaktiven Chromosomen in unreifen Eizellen am Beginn der Meiose, ergab, dass diese Oocyten der triploiden Weibchen eine tetraploide Konfiguration mit 22 Chromosomenpaaren (44 Chromosomen) besitzen. Nur eines dieser 22 Bivalente trägt die NORs. Daraus wurde geschlossen, dass die Weib-

chen in der Lage sind, einen ihrer drei Chromosomensätze (jenen ohne NOR = NOR⁻) separat zu verdoppeln (funktionelle Tetraploidie). Die Weibchen erreichen so eine gerade Chromosomenzahl. Aufgrund der Selbstverdopplung des Chromosomensatzes ohne NOR liegt dieser in Form homozygoter Chromosomenpaare („Pseudobivalente“ [91]) vor. Die Effekte der sich anschließenden Meiose führen deshalb zu diploiden Eiern, die einen rekombinierten NOR-tragenden Chromosomensatz (NOR⁺) und einen bei allem Eiern identischen, nicht rekombinierten Satz ohne NOR (NOR⁻) enthalten. Diese Konfiguration der Eier wurde auch bestätigt, indem ein triploides Weibchen mit einem tetraploiden Männchen einer verwandten Population gekreuzt wurde, was tetraploide F₁ ergab. Die Nachkommen desselben Weibchens mit einem diploiden Männchen waren dagegen triploid. Diese Untersuchungen wurden mit molekularen Markern (Mikrosatelliten) ergänzt.

Aus der Untersuchung der Spermatogenese mittels DNA-Bild-Cytometrie und vergleichenden Chromosomenanalysen ließ sich ermitteln, dass die triploiden Männchen das Problem der ungeraden Chromosomenzahl ihrerseits lösen, indem sie einen Chromosomensatz eliminieren (nämlich NOR⁻, der klonal von der Mutter empfangen wurde) und aus den übrigen beiden (NOR⁺) mittels normaler Meiosen haploide Spermien produzieren (funktionelle Diploidie). Dieser Mechanismus ähnelt der meiotischen Hybridogenese. Das Eliminationsereignis des NOR⁻-Satzes erklärt auch, warum in den Fingerprint-Analysen einige väterliche Banden bei der F₁ fehlen. Da immer der NOR⁻-Satz eliminiert wird, zeigen alle Stadien der Spermatogenese und die Spermien selbst NOR⁺-Signale.

Wenn die haploiden, NOR-tragenden Spermien (NOR⁺) die diploiden (NOR⁻, NOR⁺) Eizellen befruchten, besteht das Genom ihrer Nachkommen zu zwei Dritteln aus mütterlichen, aber nur zu einem Drittel aus väterlichen Genen. Die triploide Konfiguration der Eltern (NOR⁻, NOR⁺, NOR⁺) wird so rekonstruiert (Abb. 7).

Die außergewöhnliche Reproduktionsweise der Batura-Kröten vereinigt in besonderer Weise Charakteristiken der sexuellen Fortpflanzung (genetische Rekombination) mit solchen der „asexuellen“ (weibliche Vererbung des nicht rekombinierten Chromosomensatzes). Zukünftig interessiert vor allem, aus welchen Elterntaxa die Batura-Kröten hervorgegangen sind, ob es entgegen den Erwartungen Rekombination zwischen den NOR⁻ und den NOR⁺-Sätzen gibt, und ob sich – entsprechend den Annahmen aus Muller's ratchet – im NOR⁻-Satz Mutationen akkumulieren. Die weitere Forschung wird sich der Geschlechtsdetermination sowie der Frage widmen, durch welche Faktoren die geschlechtsspezifischen cytotogenetischen Mechanismen der Männchen und Weibchen bestimmt werden.

Unter den triploiden Wirbeltieren stellen die Batura-Kröten offenbar den Höhepunkt einer Reihe von Anpassungen dar, die von reiner Parthenogenese über Gynogenese, Hybridogenese und meiotische Hybridogenese bis zu sich regulär zweigeschlechtlich fortpflanzenden Triploiden reicht.

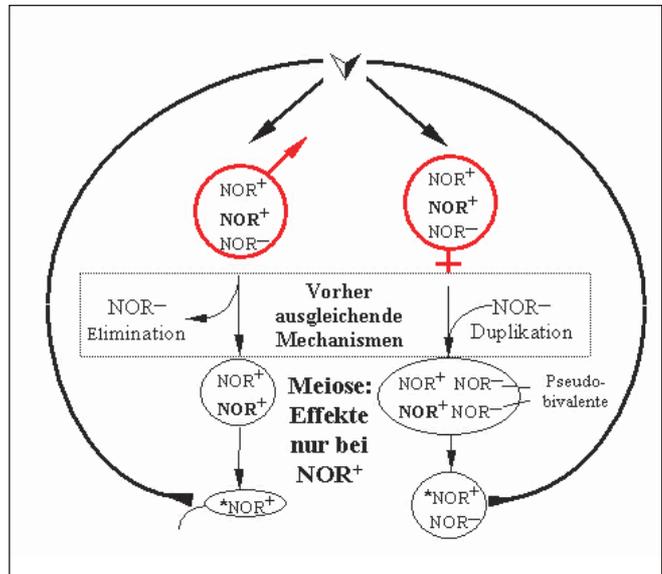


Abb. 7. Schema der Gametogenese bei triploiden Batura-Kröten. NOR: Nucleolus-Organisator-Region. NOR⁺: heterozygote Chromosomensätze, die NORs tragen. *NOR⁺: rekombinierte Chromosomensätze mit NORs. NOR⁻: klonal vererbter Chromosomensatz ohne NORs. ♀: Geschlechtsbestimmung (Mechanismus noch unbekannt) [Abb. 6, 7 Stöck]

Zwar widerlegen die Batura-Kröten ein Paradigma der Wirbeltierbiologie, doch war ihr Auftreten wohl für manchen Wissenschaftler „absehbar“, „not completely shocking“ – wie es ein anonymes Gutachter unserer Publikation [92] formulierte.

Dr. Dunja K. Lamatsch (geb. 1970) studierte von 1989 bis 1996 Biologie an der Universität Würzburg, Diplomarbeit am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie Seewiesen. Nach dem Diplom Projekte am Botanischen Institut der Universität München und am Institut für Tierzucht und Genetik, Veterinärmedizinische Universität Wien. 1997–2001 Dissertation „Molekulargenetische und zytogenetische Untersuchungen zur paternalen Introgression bei *Poecilia formosa*“ am Lehrstuhl für Physiologische Chemie I der Universität Würzburg bei Prof. Dr. Manfred Schartl. Seit 2001 dort wissenschaftliche Assistentin. *Lehrstuhl für Physiologische Chemie I, Theodor-Boveri-Institut, Biozentrum, Am Hubland, 97074 Würzburg* E-Mail: lamatsch@biozentrum.uni-wuerzburg.de

Dr. Matthias Stöck (geb. 1967), 1989–1995 Studium der Biologie an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Diplomarbeit am Institut für Zoologie. 1992–2000 Feldforschung in Zentralasien zum Studium des *Bufo viridis*-Komplexes. 1996–2001 Dissertation „Polyploidy and Speciation in the Asian *Bufo viridis* complex“, Graduierten-Stipendium des Landes Sachsen-Anhalt bei Dr. Wolf-Rüdiger Grosse; enge Kooperation mit Prof. Dr. Michael Schmid und Prof. Dr. Manfred Schartl (beide Universität Würzburg), Prof. Dr. Wolfgang Böhme (Museum A. Koenig, Bonn) und Dr. R. Günther (Humboldt-Universität, Berlin). Zur Zeit wissenschaftlicher Volontär am Museum für Tierkunde Dresden, Herpetologie. *Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde. A.-B.-Meyer-Bau, Königsbrücker Landstraße 159, 01109 Dresden* E-Mail: stoek@snsd.de

Literatur und Anmerkungen

- [1] allein für die Evolution von Rekombination gibt es ca. 20 verschiedene Hypothesen, vgl. A. S. Kondrashov, *J. Hered.* **84**, 372 (1993). – [2] G. C. Williams: Sex and evolution. Princeton University Press. Princeton, N.J./USA 1975. – [3] Muller gebrauchte das Bild einer Ratsche, die sich nur in eine Richtung drehen lässt: H. J. Muller, *Mutat. Res.* **1**, 2 (1964). – [4] G. Bell: The masterpiece of nature: The evolution of sex and the genetics of sexuality. Univ. California Press. Berkeley, Calif./USA 1982. – [5] R. C. Vrijenhoek, *Science* **199**, 549 (1978). – [6] J. M. Quattro et al., *Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.* **89**, 348 (1992). – [7] C. M. Spolsky, *Nature* **356**, 706 (1992). – [8] S. B. Hedges et al. *Nature* **356**, 708 (1992). – [9] A. Baumer et al., *Europ. J. Hum. Gen.* **8**, 911 (2000). – [10] A. S. Ohno et al., *Cytogen.* **2**, 42 (1963). – [11] T. R. Tiersch et al., *Genetica* **84**, 209 (1991). – [12] O. Cuellar et al., *Evolucion Biologia (Bogota)* **8–9**, 275 (1995). – [13] D. M. Green, D. M. Delisle, *J. Herpetol.* **19**, 385 (1985). – [14] L. J. Borkin, *Russ. J. Herpetol.* **3**, 152 (1996). – [15] J. R. Gold, J. C. Avise, *Cytogen. Cell Gen.* **17**, 144 (1976). – [16] O. Cuellar, T. Uyeno, *Cytogen.* **11**, 508 (1972). – [17] H. J. Muller, *American Naturalist* **59**, 346 (1925). – [18] H. A. Orr, *American Naturalist* **136**, 759 (1990). – [19] J. Bogart: Evolutionary significance of polyploidy in amphibians and reptiles. In: W. H. Lewis (Hrsg.): Polyploidy, Biological Relevance. Basic Life Sciences: 341–378. New York, London. 1980. – [20] A. Morescalchi: Chromosomes, sex determination and environment in teleosts. In: R. Dailai (Hrsg.): Sex Origin and Evolution. Mucchi. Modena 1992. – [21] E. Suomalainen, A. Saura, J. Lokki: Cytology and evolution in parthenogenesis. CRC Press. Boca Raton, Florida/USA 1987. – [22] R. M. Dawley, J. P. Bogart (Hrsg.): Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Mus. Bull. 466. Univ. State New York, New York State Museum, Albany. 1989. – [23] H. C. Dessauer et al., *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **148** (2000). – [24] A. D. Wynn et al., *Am. Mus. Nov.* **2868** (1987). – [25] I. S. Darevsky et al., Parthenogenesis in reptiles. In: C. Gans, F. Billett (Hrsg.s.): Biology of the reptiles, vol. 15 (Development B). Wiley. New York 1985. – [26] früher *Lacerta*, heute *Darevskia*, nach ihrem Entdecker, Ilya Darevsky, der 1958 an ihnen Parthenogenese erstmals bei Landwirbeltieren beschrieb: I. S. Darevsky, *Doklad. Akad. Nauk. SSSR, Biol. Sci.* **122**, 730 (auf Russisch). – [27] R.W. Murphy et al., *Zool. J. Linn. Soc.* **130**, 527 (2000). – [28] A. Kurprianova 236 (1989). In: [22] – [29] L. W. Beukeboom, R. C. Vrijenhoek, *J. Evol. Biol.* **11**, 755 (1998). – [30] M. Scharl et al., *Nature* **373**, 68 (1995). – [31] J. P. Bogart, M. W. Klemens, *Amer. Mus. Novitates* **3218** (1997). – [32] I. Schlupp et al., *J. Biogeo.* **29**, 1 (2002). – [33] R. J. Schultz: Evolution and ecology of unisexual fishes. In: M. K. Hecht, W. C. Steere, B. Wallace (Hrsg.s.): Evolutionary Biology **10**. Plenum Press. New York 1977. – [34] L. Zhou et al., *J. Mol. Evol.* **51**, 498 (2000). – [35] L. Zhou et al., *Cytogenet. Cell Genet.* **88**, 133 (2000). – [36] I. Jiang et al., *Acta Hydrobiol Sinica* **8**, 1 (1983). – [37] M. I. Abramenko et al., *Dokladi Akademii Nauk* **363**, 415 (1998). – [38] Y. Murayama et al., *Experientia* **42**, 6 (1986). – [39] C. L. Hubbs, L. C. Hubbs, *Science* **76**, 628 (1932). – [40] M. Scharl et al., *Evolution* **49**, 827 (1995). – [41] M. Lynch, W. Gabriel, *Evolution* **44**, 1725 (1990). – [42] E. M. Rasch, J. S. Balsano, *Revista de biologia tropical* **21**, 351 (1974). – [43] D. K. Lamatsch et al., *Cytometry* **39**, 91 (2000). – [44] A. Scharl et al., *Cancer Res.* **57**, 2993 (1997). – [45] D. K. Lamatsch et al., *Cytogenet. Cell Genet.* **91**, 148 (2000). – [46] M. Scharl et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **88**, 8759 (1991). – [47] H. Gutbrod, M. Scharl, *Genetics* **151**, 773 (1999). – [48] R. J. Schultz, *Amer. Natur.* **103**, 606 (1969). – [49] J. M. Quattro et al., *Genetics* **127**, 391 (1991). – [50] M. C. Cimino, *Evolution* **26**, 294 (1972). – [51] L. Berger, *Acta Zool. Cracov.* **12**, 123 (1967). – [52] J. D. Graf et al., *Experientia* **33**, 1582 (1977). – [53] H. Hotz et al., *Zool. Pol.* **39**, 243 („1994“, 1995). – [54] T. Uzzell, H. Hotz, *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **55**, 13 (1979). – [55] R. Günther: Die Wasserfrösche Europas. Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 600. A. Ziemsen. Wittenberg 1990. – [56] R. Günther, *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* **50** (Suppl.), 99 (1998). – [57] M. Raggianti et al., *Ital. J. Zool.* **66**, 255 (1999). – [58] J. M. Alves et al., *Mol. Biol. Evol.* **15**, 1233 (1998). – [59] J. A. Carmona et al., *Genetics* **146**, 983 (1997). – [60] R. Günther et al., *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **55**, 35 (1979). – [61] A. E. Vinogradov et al., *Genome* **33**, 619 (1990). – [62] H. Ohtani, *Chromosoma* **102**, 158 (1993). – [63] M. Sumida, M. Nishioka, *Sci. Rep. Lab. Amph. Biol. Hiroshima Univ.* **12**, 133 (1993). – [64] B. K. Mable, J. P. Bogart, *J. Heredity* **86**, 432 (1995). – [65] K. Arai, M. Mukaino, *J. Exp. Zool.* **280**, 368 (1998). – [66] R. Günther, *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **51**, 145 (1975). – [67] R. Günther, *Biol. Zentralbl.* **94**, 277 (1975). – [68] L. Berger, W. A. Berger, *Genet. Pol.* **35**, 73 (1994). – [69] B. H. Brychta, H. H. Tunner, *Zool. Pol.* **39**, 507 („1994“, 1995). – [70] L. Berger et al., *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* **138**, 1 (1986). – [71] A. E. Vinogradov et al., *Hereditas* **114**, 245 (1991). – [72] früher *Rutilus* bzw. *Tropidophoxinellus*, vgl. M. J. Collares-Pereira et al., *J. Fish Biol.* **54**, 465 (1999). – [73] K. A. Goddard, R. J. Schultz, *Copeia* **1993**, 650 (1993). – [74] A. A. Echelle et al., *J. Fish Biol.* **32**, 832 (1988). – [75] P. Ráb, J. Collares-Pereira, *Folia Zool. (Prag)* **44**, 193 (1995). – [76] C. F. B. Haddad et al., *J. Herpetol.* **28**, 425 (1994). – [77] J. W. Bickham et al., *Science* **227**, 1591 (1985). – [78] J. W. Bickham et al., *Copeia* **1993**, 723 (1993). – [79] L. J. Borkin: Distribution of amphibians in North Africa, Europe, and the former Soviet Union. In: W. E. Duellman (Hrsg.) Patterns of distribution of Amphibians. J. Hopkins Univ. press. Baltimore, London 1999. – [80] M. Stöck et al., *Asiatic Herp. Res. (Berkeley)* **9**, 77 (2001). – [81] K. Mazik et al., *Zoologiceskii Zhurnal* **55**, 1740 (1976) (auf Russisch). – [82] L. Borkin, S. L. Kuzmin: Amphibians of Mongolia, species account. – In: Ch. Munchbajar, I. S. Darevski, D. V. Semenov (Hrsg.): Amphibians and Reptiles of Mongolian Peoples Republic. General problems. Moskow, Nauka. (1988) (auf Russisch). – [83] M. Stöck et al., *Zool. Abh. Mus. Tierkd. Dresden* **51**, 253 (2001). – [84] P. Roth, P. Ráb: Sequential chromosome banding studies in the natterjack toad, *Bufo calamita*. In: J. J. van Gelder, H. Stribosch, P. J. M. Bergers (Hrsg.): Proc. 4th Ord. Gen. Meeting Soc. Europ. Herpetol. Nijmegen (1987). – [85] M. Stöck: Polyploidy and speciation in the *Bufo viridis* complex. Dissertation, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Fachber. Biologie. 2001. [Microedition (auf Englisch): Polyploidie und Artbildung im asiatischen *Bufo viridis* Komplex. Haensel-Hohenhausen AG, Frankfurt/M., New York, ISBN 3-8267-2763-0]. – [86] S. Castellano et al., *Biol. J. Linn. Soc.* **63**, 257 (1998). – [87] S. V. Mezherin, E. M. Pisanets, *Genetica* **31**, 43 (1995). – [88] E. M. Pisanets, *Doklady Akademii Nauk Ukrainskoi SSR (Ser. B)* **3**, 280 (1978). – [89] L. J. Borkin et al., *Russ. J. Herpetol.* **8**, 45 (2001). – [90] M. Stöck et al., *Ital. J. Zool.* **66**, 215 (1999). – [91] T. Uzzell, *Amer. Nat.* **104**, 433 (1970). – [92] M. Stöck, D. K. Lamatsch, C. Steinlein, J. T. Epplen, W.-R. Grosse, R. Hock, T. Klapperstück, K. P. Lampert, U. Scheer, M. Schmid, M. Scharl: A bisexually reproducing all-triploid vertebrate, *Nature Genetics* **30**, 325 (2002). – [93] J. Maynard-Smith: Evolutionary Genetics. Oxford University Press. Oxford 1989. – [94] R. Rieger, A. Michaelis, M. M. Green: Glossary of Genetics and Cytogenetics. Springer-Verlag. Heidelberg, Berlin, New York 5th ed. 1991.