

Aspekte und Bedeutung introgressiver Hybridisierung für die Entwicklung einheimischer Amphibien- und Reptilienpopulationen

Jörg Plötner

Museum für Naturkunde, Invalidenstr. 43, D-10115 Berlin, joerg.ploetner@mfn.berlin

Aspects and significance of introgressive hybridization for the development of native amphibian and reptile populations

Allochthonous (alien) forms are generally considered a potential threat to endemic biocoenoses. In contrast to the ecological and epidemiological impacts that may be associated with the establishment and spread of allochthonous forms, the effects of introgressive hybridisation (outbreeding) are often not directly visible and can only be detected through time-consuming and expensive laboratory and field studies. There is still disagreement among conservationists about whether to attempt “genetic rescue” of genetically impoverished populations by introducing allochthonous genetic material to stabilise the gene pool and thus increase fitness, or to preserve the genetic authenticity of autochthonous lineages and to prevent outbreeding depressions. Before considering genetic rescue, extensive ecological and genetic investigations should be undertaken including both genome analyses and crossing experiments. According to current knowledge, the intentional introduction of allochthonous genetic material may temporarily stabilise a genetically impoverished population, but the most effective means of conserving genetic diversity is and remains the networking of structurally rich, near-natural, large-scale habitats in which a continuous exchange of individuals between populations can take place, thus ensuring unhindered gene flow.

Key words: hybridization, genetic pollution, inbreeding, outbreeding, alien species.

Zusammenfassung

Allochthone (gebietsfremde) Formen werden häufig als potenzielle Bedrohung für endemische Lebensgemeinschaften angesehen. Im Gegensatz zu ökologischen und epidemiologischen Effekten, die mit der Etablierung und Ausbreitung allochthoner Formen einhergehen können, sind die Auswirkungen introgressiver Hybridisierung oft nicht direkt sichtbar und nur durch zeit- und kostenintensive Labor- und Freilanduntersuchungen nachweisbar. Darüber hinaus herrscht unter Artenschützern Uneinigkeit in der Frage, ob die genetische Authentizität autochthoner Formen zu erhalten ist oder ob versucht werden sollte, den Genpool isolierter, genetisch verarmter Populationen durch Einkreuzung allochthoner Individuen zu stabilisieren. Inzwischen mehren sich die Stimmen, die die positiven Effekte introgressiver Hybridisierung insbesondere für die Fitness und Dynamik isolierter, genetisch verarmter Populationen hervorheben. Bevor eine „genetische Rettung“ mittels allochthoner Formen in Erwägung gezogen wird, sind umfangreiche Untersuchungen erforderlich, die auch die Durchführung von Genomanalysen und Kreuzungsexperimenten einschließen sollten. Nach heutigem Kenntnisstand kann die gezielte Einbringung von allochthonen

Genomen zwar zu einer vorübergehenden Stabilisierung genetisch verarmter Populationen führen, der effektivste Weg zur Erhaltung der genetischen Vielfalt ist und bleibt jedoch die Vernetzung strukturreicher, naturnaher und großflächiger Lebensräume, in denen ein kontinuierlicher Individuenaustausch zwischen den einzelnen Populationen und damit ein ungehinderter Genfluss stattfinden kann.

Schlüsselbegriffe: Hybridisation, Introgression, Inzucht, Auszucht, gebietsfremde Arten.

Einführung

Im Zuge seiner kulturellen Evolution entwickelte sich der Mensch zu dem wichtigsten Selektionsfaktor mit gravierendem Einfluss auf die Populations- und Arealndynamik vieler Pflanzen- und Tierarten. Weltweit haben land-, forst- und wasserwirtschaftliche Aktivitäten wie die Umwandlung von Wäldern in landwirtschaftliche Nutzflächen, die großräumige Entwässerung von Feuchtgebieten oder die Begradigung von Flüssen zu einschneidenden Veränderungen von Biozöosen geführt. So sind im Laufe der Epochen dutzende Arten aus der europäischen Kulturlandschaft verschwunden oder selten geworden, während sich andere, ursprünglich nicht heimische Arten in den neu entstandenen Lebensräumen etablieren konnten. Neben Arten, die durch natürliche Migration neue Lebensräume erschließen, trägt der Mensch in zunehmendem Maße zur Ansiedlung und weiteren Ausbreitung gebietsfremder (allochthoner) Spezies und Linien bei, darunter befinden sich auch Amphibien, z. B. Wasserfrösche der Gattung *Pelophylax* (Ohst 2008, Holsbeek et al. 2008) und Reptilien wie Mauereidechsen aus der *Podarcis muralis*-Gruppe (Schulte et al. 2008, Thiesmeier 2022) oder Schmuckschildkröten der Gattung *Trachemys* (Kleewein & Wöss 2011).

Inzwischen hat auch der anthropogen bedingte Klimawandel einen erheblichen Einfluss auf die Bestandsentwicklung und Verbreitungsmuster vieler Arten. In Europa sind vor allem (aber nicht nur) aquatische und semiaquatische Organismen von der zunehmenden Erwärmung und den teilweise lang anhaltenden Trockenperioden betroffen. Dazu zählen insbesondere auch Amphibien (Carey & Alexander 2003, Corn 2005, Steigerwald 2021), die in einigen Regionen aufgrund sinkender Grundwasserstände und damit einhergehend austrocknender und verlandeter Laichgewässer und Feuchtgebiete (z. B. Schönbrodt & Fischer 2021) drastische Bestandseinbußen erlitten haben. Obwohl die meisten Reptilien aus öko-physiologischen Gründen wahrscheinlich weniger sensitiv gegenüber steigenden Temperaturen und geringeren Niederschlägen sind, dürften Arten wie *Vipera berus* kaum in der Lage sein, sich innerhalb nur weniger Jahrzehnte an höhere Temperaturen und Klimaextreme (z. B. anhaltende Dürreperioden) zu adaptieren (siehe Otte et al. 2020, Madsen et al. 2023). Andererseits ist zu erwarten, dass Arten, die heute südlich der Alpen leben, mit fortschreitender Erwärmung in nördlichere Gebiete vordringen, die gegenwärtig noch unter dem Einfluss des Kontinentalklimas stehen (Araújo et al. 2006), sofern eine ungehinderte Ausbreitung für nicht flugfähige Arten überhaupt möglich ist.

Allochthone Arten werden oft als potenzielle Bedrohungen für die einheimische Fauna angesehen, da sie mit endemischen Formen um Ressourcen konkurrieren, als Prädatoren in Erscheinung treten und Krankheitserreger einschleppen können, an die einheimische Arten nicht angepasst sind. Außerdem wird befürchtet, dass die geneti-

sche Authentizität autochthoner Populationen durch den Transfer allochthonen genetischen Materials in den Genpool autochthoner Populationen infolge interspezifischer Kreuzungen und Rückkreuzungen verloren geht (Kowarik 2003), ein Prozess, der als introgressive Hybridisierung bezeichnet wird. Die Forderung nach dem Erhalt der Authentizität autochthoner Populationen, wie im Fall der Europäischen Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) in Brandenburg (Schneeweiß et al. 2003), beruht dabei sowohl auf wissenschaftlichen als auch ethischen Argumenten – geschützt werden soll nicht nur die Art per se, sondern auch die genetische Einzigartigkeit bestimmter Populationen und damit einhergehend ihre genetische Diversität.

Mitunter ist es schwierig, nur an Hand phänotypischer Merkmale eine klare Grenze zwischen autochthonen und allochthonen Individuen zu ziehen. In solchen Fällen muss auf genetische Merkmale zurückgegriffen werden, was wiederum die Kenntnis der phylogeografischen Muster dieser Merkmale und damit umfangreiche Untersuchungen voraussetzt. Doch selbst wenn genetische Daten vorliegen, stellt sich häufig die Frage, welche genetischen Linien oder genealogischen Einheiten noch als autochthon und welche bereits als allochthon anzusehen sind. Da die Begriffe autochthon und allochthon nicht an die systematische Kategorie Spezies gebunden sind, sondern auch innerhalb ein und derselben Art auf Individuen sowie distinkte Populationen und genealogisch definierte Gruppierungen einschließlich sogenannter Unterarten appliziert werden können, werden im Folgenden die neutralen Termini Form oder (evolutionäre) Linie verwendet. Bei auto- oder allochthonen Formen kann es sich also um verschiedene (eng verwandte) Taxa (z. B. Schwesterarten) als auch genetisch differenzierbare conspezifische Einheiten nur eines Taxons handeln. Als Beispiel sei hier die Mauereidechse (*Podarcis muralis*) genannt, die allein in Westeuropa in neun genetische Linien differenziert werden kann (Yang et al. 2021).

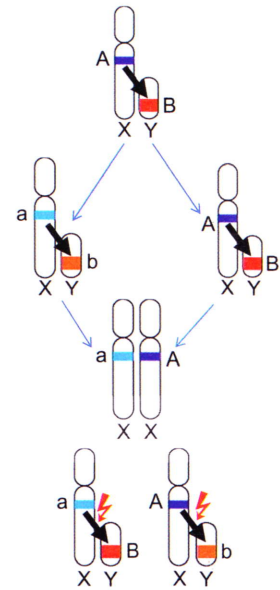
Ein wesentliches Anliegen dieses Beitrages ist es, auf die Komplexität genetischer Prozesse im Zusammenhang mit introgressiver Hybridisierung hinzuweisen und an Hand ausgewählter Beispiele zu verdeutlichen, dass aus genetischer Perspektive keine allgemeingültigen Aussagen zum Umgang mit allochthonen Formen getroffen werden können, sondern jeder Fall gesondert zu betrachten ist.

Genetische Inkompatibilität und Fitness

Sowohl zwischen den elterlichen Kerngenomen (Genom \triangleq Gesamtheit der Erbinformationen eines einfachen Chromosomensatzes im Zellkern eukaryotischer Organismen) als auch zwischen dem Kerngenom und dem Mitochondriengenom (Mitogenom) bestehen vielfältige Wechselwirkungen, die bisher nur unzureichend verstanden sind. Werden inkompatible Genome kombiniert (z. B. durch Hybridisierungen zwischen allochthonen und autochthonen Formen), kann es zu Entwicklungs- und Fertilitätsstörungen kommen, die sich z. B. in einer erhöhten embryonalen Sterblichkeit, abnorm entwickelten Gonaden oder einer verminderten Anzahl befruchtungsfähiger Keimzellen bis hin zur Sterilität äußern. Vor dem Hintergrund der Komplexität und Dynamik genregulatorischer Netzwerke können genetische Inkompatibilitäten und damit verbundene Fitnessdefizite auf verschiedenen biologischen Organisationsebenen in Erscheinung treten, angefangen von der Zelle, über Gewebe, Organe und Organsysteme bis hin zu komplexen Verhaltensmustern.

Abb. 1: Modell einer geschlechtsassoziierten genetischen Inkompatibilität. In diesem Fall besteht eine Interaktion zwischen einem Gen A, das auf dem X-Chromosom lokalisiert ist, und einem repetitiven Element B, das sich auf dem Y-Chromosom befindet; A codiert ein Protein, das an B bindet. Durch positive Selektion entstehen aus B die funktionsfähige Variante b und aus dem Bindungspartner A das funktionsfähige Allel a, d. h. die Kombination ab ist ebenfalls funktionsfähig. Kreuzungen zwischen ab-♂ und AA-♀ führen zu vitalen Aa-♀, die Kombination Ab (männlich) ist dagegen nicht lebensfähig, da A nicht an b binden kann. Gleiches gilt für die Kombination aB, die aus Kreuzungen zwischen AB-♂ und Aa-♀ entstehen kann.

Model of a sex-linked genetic incompatibility showing an interaction between gene A, located on the X chromosome, and a repetitive element B, located on the Y chromosome. Gene A encodes a protein that binds to B. Through positive selection, B changes to b and its binding partner A evolves to a, i.e. the combination ab is also functional. Crosses between ab-♂ and AA-♀ result in viable Aa-♀, but the combination Ab (male) is not viable because A cannot bind to b. The same applies to the combination aB, which can result from crosses AB-♂ x Aa-♀.



Genetische Inkompatibilitäten hängen nicht nur vom Ausmaß der Divergenz der interagierenden Genome ab, sondern bereits Unterschiede in einzelnen Genen oder bestimmten Genomabschnitten können zu genetischen Konflikten führen (Abb. 1, Phadnis und Orr 2009, Übersicht bei Brown & O'Neill 2010). Verschiedene Studien zeigen darüber hinaus, dass auch epigenetische Modifikationen bestimmter DNA-Bereiche und damit verbundene genregulatorische Prozesse mit genetischen Inkompatibilitäten und postzygoter reproduktiver Isolation assoziiert sein können (Durand et al. 2012, Blevins et al. 2017, siehe auch Brown & O'Neill 2010).

Introgressive Hybridisierung und Auszuchtdepressionen

Generell nehmen mit steigender genetischer Divergenz zweier Linien das Ausmaß genetischer Inkompatibilitäten bei den Nachkommen und die damit assoziierten Fitnessdefizite zu, die im Fall introgressiver Hybridisierung zwischen autochthonen und allochthonen Linien auch als Auszuchtdepressionen (outbreeding depressions) bezeichnet werden. Hinweise auf Auszuchtdepressionen lieferten experimentelle Kreuzungen von Grasfröschen (*Rana temporaria*), die aus zwei, 130 km voneinander entfernten Populationen stammten, einer größeren und einer kleinen, isolierten (Sagvik et al. 2005). Kaulquappen, die aus Kreuzungen von Weibchen der großen mit Männchen der kleinen Population hervorgingen, waren signifikant kleiner und wiesen mehr Missbildungen auf als die Nachkommen von Kreuzungen, die ausschließlich mit Tieren der großen Population durchgeführt wurden.

Die Ergebnisse einer Kreuzung zwischen einem mitteleuropäischen Seefroschweibchen (*Pelophylax ridibundus*) und einem anatolischen Wasserfroschmännchen (*Pelophylax cf. bedriagae*) ergaben ebenfalls Hinweise auf genetische Inkompatibilitäten in der F₁-Generation. Die aus dieser Kreuzung hervorgegangenen Larven zeigten im Vergleich

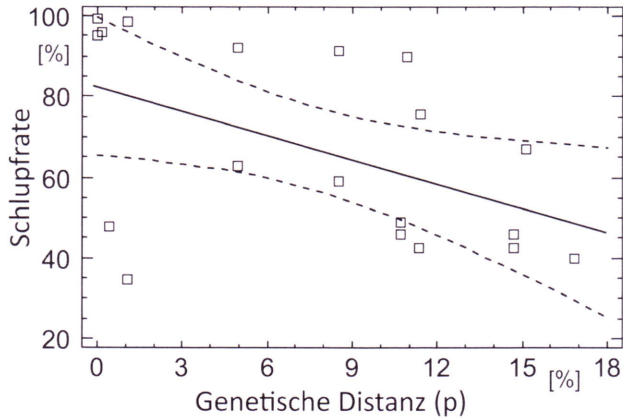


Abb. 2: Korrelation zwischen Schlupfrate und genetischer Distanz (unkorrigierte p-Distanz basierend auf den mitochondrialen Genen ND2 und ND3), berechnet für Kreuzungen verschiedener Wasserfrosch-Arten und -Linien. Aus Plötner et al. (2010), verändert.

Correlation between hatching rate and uncorrected p-distance based on the mitochondrial genes ND2 and ND3), calculated for crosses between different water frog species and lineages.

zu den Nachkommen homotypischer Kreuzungen (*ridibundus* × *ridibundus* und cf. *bedriagae* × cf. *bedriagae*) eine größere Heterogenität im zeitlichen Verlauf ihrer Larvalentwicklung, d. h. die Zahl der gleichzeitig beobachteten Entwicklungsstadien (nach Günther 1990) war höher (Ohst 2008). So wurden am Tag 50 eines im Freiland durchgeführten Aufzuchtexperiments bei der *ridibundus* × cf. *bedriagae*-Kreuzung Kaulquappen der Stadien 27–31 beobachtet, während bei den homotypischen Kreuzungen nur die Stadien 29–30 auftraten. Dieser Befund spricht einerseits für genetische Inkompatibilitäten unter den Nachkommen der interspezifischen Kreuzung, andererseits dürfte der hohe Anteil (46,4 %) der Individuen, die sich bereits im Stadium 31 befanden, auf Heterosiseffekte (gesteigerte Leistungsfähigkeit von Hybriden) zurückzuführen sein (Ohst 2008).

Über vermutlich genetisch bedingte, teilweise schwere Entwicklungsstörungen und eine hohe Mortalität unter den Nachkommen von Kreuzungen zwischen österreichischen und polnischen *Pelophylax lessonae* berichtet Tunner (1980). Weiterhin konnten Plötner et al. (2010) zeigen, dass bei Wasserfröschen die Schlupfrate mit zunehmender genetischer Distanz der experimentell gekreuzten Arten und Linien signifikant abnimmt (Abb. 2).

Neben der Divergenz der elterlichen Genome ist die Fitness der Hybriden auch von spezifischen Eigenschaften der Linien abhängig. Verfügt die autochthone Linie z. B. über lokale Anpassungen, verringert sich die Fitness der Hybriden mit zunehmender Divergenz zwischen autochthonen und allochthonen Linien schneller. Gleiches gilt für die Beziehung zwischen Fitness und Migrationsrate (Abb. 3). Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass Auszuchtdepressionen auch mit ökologischen Faktoren in Zusammenhang stehen können (Übersicht bei Maheshwari & Barbash 2011), Umfang und Spezifität adaptiv bedingter Inkompatibilitäten sind jedoch nur schwer bestimmbar.

Unter bestimmten Voraussetzungen können Auszuchtdepressionen das Populationswachstum spürbar verringern, nach Bell et al. (2019) führen sie in der Regel jedoch nicht zum Aussterben einer Population. Verschiedene Beispiele deuten darauf hin, dass sich Populationen nach nur wenigen Generationen von Auszuchtdepressionen erholen können (Templeton 1986, Hwang et al. 2016), diese also nur eine temporäre Erscheinung darstellen (Erikson & Fenster 2006, Ralls et al. 2018).

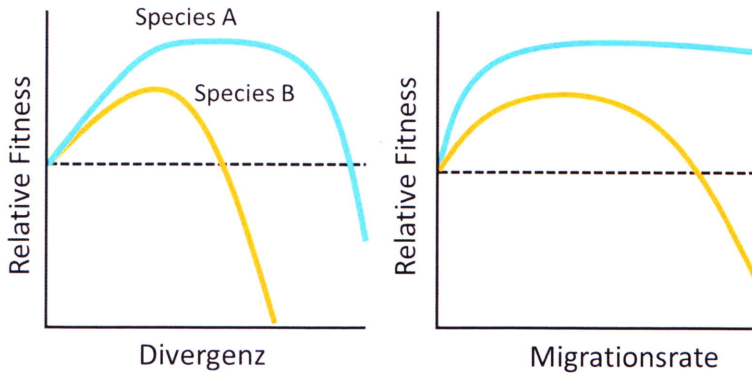


Abb. 3: Die Fitness einer Hybridform (bezogen auf die Fitness der autochthonen Form) ist u. a. von der genetischen Divergenz zwischen autochthoner und allochthoner Form als auch der Zuwanderungsrate gebietsfremder Individuen abhängig. Handelt es sich bei der autochthonen Form um einen Generalisten (A, blaue Linien), bergen größere Genomunterschiede (Divergenzen) und höhere Einwanderungsraten ein geringeres Aussterberisiko im Vergleich zu Formen, die bereits über lokale Anpassungen verfügen (B, orange Linien). Gestrichelte Linie: Gleiche Fitness zwischen Hybridform und autochthoner Linie. Aus Bell et al. (2019), verändert.

The fitness of a hybrid form (relative to the fitness of the autochthonous form) depends, among other factors, on the genetic divergence between the autochthonous and allochthonous forms as well as the immigration rate of non-native individuals. If the autochthonous form is a generalist (A, blue lines), a large genomic divergence and higher immigration rates harbor a lower risk of extinction compared to lineages whose autochthonous parents have evolved local adaptations (B, orange lines). Dashed line: Equal fitness between the hybrid form and the autochthonous lineage.

Gentische Verarmung und Inzuchtdepressionen

Wie der Name bereits sagt, werden Inzuchtdepressionen durch Inzucht verursacht. Unter Inzucht verstehen wir in Anlehnung an Schönmath (1969) die Paarung von Individuen, die näher miteinander verwandt sind als der Durchschnitt der Population, aus der sie stammen. Die wirksamste Form der Inzucht ist die Autogamie (Selbstbefruchtung), die nur bei monözischen und hermaphroditischen Organismen vorkommt (siehe Fischer 1978), also für Amphibien und Reptilien nicht relevant ist. Inzuchtdepressionen können sich in Kleinwüchsigkeit, Missbildungen, einer geringen Nachkommenzahl, Wachstumsstörungen, einer erhöhten Sterblichkeit der Nachkommen und verminderten Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltbedingungen äußern (Übersicht bei Charlesworth & Willis 2009, Allentoft & O'Brien 2010).

Bei Wirbeltieren sind Inzuchtdepressionen vor allem auf Paarungen zwischen nahen Verwandten zurückzuführen (z. B. zwischen Eltern und Kindern oder Brüdern und Schwestern). Olsson et al. (1996) berichten, dass bei der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) Geschwisterpaarungen die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Missbildungen bei den Nachkommen erhöhen. Da Paarungen zwischen nahen Verwandten vor allem in individuenarmen Populationen stattfinden, ist hier die Gefahr von Inzuchtdepressionen besonders groß. So beobachteten Madsen et al. (1996) in einer isolierten Kreuzotter-Population (*Vipera berus*) mit einer sehr geringen effektiven Populationsgröße (< 15 adulte Tiere) geringere Wurfgrößen (bezogen auf die Körpergröße der Weibchen) und einen höheren Anteil lebensunfähiger Nachkommen im Vergleich zu einer nicht isolierten Population und Tieren, die in Gefangenschaft gehalten wurden.

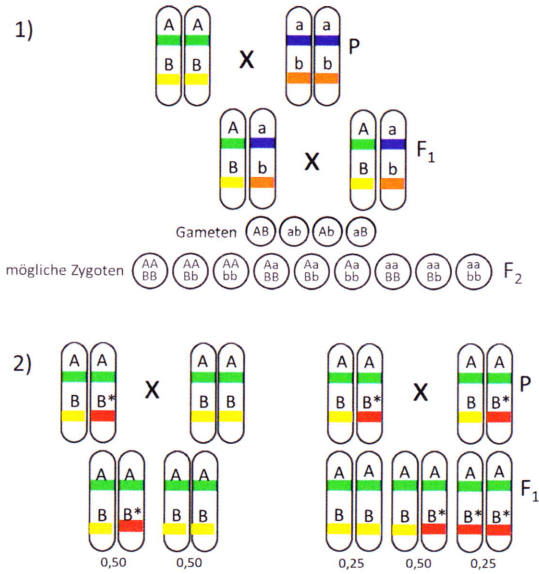


Abb. 4: Vereinfachte 2-Gen-Modelle zur Darstellung der genetischen Grundlagen von Auszucht- und Inzuchtdepressionen. 1) Die Kombination von autochthonen (AB) mit allochthonen (ab) Allelen (AABB x aabb) führt zu einer Erhöhung der Heterozygotie (AaBb), aus dihybriden Kreuzungen (AaBb x AaBb) können theoretisch vier genetisch verschiedene Keimzellentypen (Gameten) und damit neun Zygoten entstehen. Eine Erhöhung des Heterozygotiegrads wirkt sich in der Regel positiv auf die Fitness einer Population aus, kann aber in bestimmten Fällen auch mit Auszuchtdepressionen verbunden sein (Heterozygoten-Nachteil). Bei vielen Genen sind keine Unterschiede zwischen homo- und heterozygoten Allelkombinationen feststellbar, in solchen Fällen spricht man von neutralen Allelen. 2) Bestimmte Mutationen können die Funktionalität eines Alleles einschränken oder zu Letalfaktoren führen (hier mit B* gekennzeichnet). Individuen, die solche Allele in homozygoter Form (B*B*) besitzen oder bei denen das

letale Allele dominant ist, können eine verminderte Vitalität oder Fertilitätsstörungen aufweisen. Durch Inzucht kann sich der Anteil der Träger solcher Mutationen erhöhen, in unserem Beispiel auf 50 % bei Kreuzungen zwischen den Genotypen AABB* und AABB oder auf 75 % bei Kreuzungen AABB* x AABB*. Unter der Voraussetzung, dass das mutierte Allele (B*) nicht dominant ist, sind keine Fitnessunterschiede zwischen den Genotypen AABB und AABB* zu erwarten. P: Eltern- generation, F: Nachkommengeneration.

Simplified 2-gene models illustrating the genetic basis of outbreeding and inbreeding depressions. 1) The combination of autochthonous (AB) and allochthonous (ab) alleles leads to an increase in heterozygosity (AaBb); dihybrid crosses (AaBb x AaBb) can theoretically result in four genetically distinct gamete types and thus nine zygotes. Increasing the level of heterozygosity usually has a positive effect on the fitness of a population, but in certain cases it can be associated with outbreeding depressions (heterozygote disadvantage). For many genes, there are no fitness differences between homozygous and heterozygous allele combinations; in such cases we speak of neutral alleles. 2) Certain mutations can reduce the functionality of an allele or lead to lethal factors (B*). Individuals carrying such alleles in homozygous stages (B*B*) or where the lethal allele is dominant may have reduced viability and/or fertility. Inbreeding can increase the frequency of carriers of such mutations, in our example to 50 % for crosses between AABB* and AABB genotypes or to 75 % for crosses AABB* x AABB*. If the mutant allele (B*) is not dominant, no fitness differences between AABB and AABB* genotypes are expected. P: parent generation, F: offspring generation.

Über Inzuchterscheinungen beim Europäischen Laubfrosch (*Hyla arborea*) als Folge von Habitatfragmentierung berichten Andersen et al. (2004). Basierend auf 12 polymorphen Mikrosatelliten konnte eine signifikant negative Korrelation zwischen genetischen Parametern (genetische Variation [F_{IS}], mittlerer individueller Inzuchtkoeffizient nach Ruzzante et al. 2001) und Überlebensrate der Larven nachgewiesen werden.

Ob sich Populationsrückgänge auf Inzuchtdepressionen zurückführen lassen, entzieht sich in der Regel unserer Kenntnis. Verschiedene Studien zu Korrelationen zwischen genetischer Diversität und Fitness weisen darauf hin, dass mit abnehmender genetischer Variabilität (Heterozygotie) die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Inzuchtdepressionen und damit das Risiko des Aussterbens der betroffenen Population steigt (Übersicht bei Charlesworth & Willis 2009, Allentoft & O'Brien 2010). Nach Charles-

worth & Willis (2009) basieren Inzuchtdepressionen wahrscheinlich hauptsächlich auf Mutationen, die stark negative Fitnesseffekte haben (Abb. 4). Solche Mutationen können sowohl in kodierenden als auch nicht-kodierenden Bereichen (z. B. regulatorischen Regionen) des Genoms auftreten und bei verschiedenen Linien in unterschiedlichen Bereichen der Chromosomen lokalisiert sein. Weiterhin wird postuliert, dass die höhere Fitness heterozygoter Individuen nicht unbedingt auf die Überdominanz bestimmter Allele zurückzuführen ist.

Schlussfolgerungen für den Artenschutz

Vor dem Hintergrund zunehmender Habitatfragmentierung und rasant abnehmender Populationsdichten wird seit geraumer Zeit die Forderung erhoben, den Heterozygotiegrad genetisch verarmter und vom Aussterben bedrohter Populationen durch das Einbringen allochthonen Erbguts zu erhöhen, sofern der Genfluss nicht auf andere Weise (z. B. die Vernetzung von Lebensräumen und damit von Populationen) wiederhergestellt werden kann (z. B. Poschadel & Parzefal 2003, Ralls et al. 2018, siehe auch Bell et al. 2019). Basierend auf der Grundannahme, dass der Verlust genetischer Variabilität mit einer Verringerung der Fitness und einer geringeren Anpassungsfähigkeit verbunden ist (Allentoft & O'Brien 2010), wird eine solche, als genetische Rettung (genetic rescue) bezeichnete Strategie trotz vieler offener Fragen und Bedenken inzwischen als erfolgversprechend angesehen (z. B. Ralls et al. 2018), da entsprechend der sogenannten Generellen-Effekt-Hypothese mit zunehmendem Heterozygotiegrad auch eine Verbesserung der Fitness zu erwarten ist (Übersicht bei Chapman et al. 2009). Andererseits steigt damit aber auch das Risiko einer genetischen Homogenisierung, d. h. intraspezifische (populationsspezifische) genetische Diversität und Authentizität (Genome mit spezifischen Allelen und Allelkombinationen) und damit möglicherweise auch spezifische (lokale) Anpassungen könnten infolge von Hybridisierung und genetischer Rekombination verloren gehen.

Welche Schlussfolgerungen können aus den hier dargestellten Befunden und theoretischen Überlegungen für den praktischen Artenschutz gezogen werden? Generell ist festzuhalten, dass aufgrund der Komplexität und Dynamik molekulargenetischer und ökologischer Prozesse der genetische Einfluss allochthoner Formen auf autochthone Populationen nicht vorhersehbar ist, geschweige denn verallgemeinert werden kann. Anhänger des naturschutzpolitisch motivierten Konzepts der „genetischen Verschmutzung“ (genetic pollution) verkennen mitunter, dass Veränderungen ganzer Ökosysteme und Biozöten und daraus resultierende Verschiebungen der Arealgrenzen vieler Tier- und Pflanzenarten schon seit vielen Jahrhunderten mit menschlichen Tätigkeiten einhergehen. Darüber hinaus wurden vor allem nutzbare Arten gezielt in heimische Lebensräume eingebracht, man denke nur an den aus Osteuropa eingeführten Meerrettich (*Armoracia rusticana*), den ursprünglich aus Asien stammenden Karpfen (*Cyprinus carpio*) oder den aus Ostasien stammenden Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*), der ab 1929 im europäischen Teil der ehemaligen Sowjetunion zur Nutzung seines Fells ausgesetzt wurde und sich von dort weiter nach Westen ausbreitete (Kauhala & Kowalczyk 2011).

Ungeachtet des Problems, wo aus genetischer Perspektive die Grenze zwischen noch autochthonen und schon allochthonen Formen zu ziehen ist, steht vor allem bei nahe verwandten Arten oft die Frage im Raum, ob gemeinhin als allochthon geltende genetische Merkmale (Allele, Retroelemente etc.) über eingeführte Individuen in die Population gelangten, prähistorische Arealüberlappungen und Hybridisierungsprozesse widerspiegeln oder schon immer zum autochthonen Genpool der betreffenden Form gehörten. Als Beispiele seien hier die regelmäßigen Nachweise *Pelophylax kurtmuelleri*- und *Pelophylax bergeri*-spezifischer Allele in Wasserfrosch-Populationen außerhalb der derzeitigen Areale beider Arten (z. B. in Bayern und Schleswig-Holstein) erwähnt (Ohst 2008, Plötner & Plötner 2023).

Abgesehen von einigen Hinweisen (z. B. Sagvik et al. 2005, Byrne & Silla 2020, Rudin-Bitterli et al. 2021), gibt es nur wenige Belege für Auszuchtdepressionen bei Amphibien und Reptilien (Übersicht bei Waldmann & McKinnon 1993). Daher mehren sich inzwischen die Stimmen, welche die positiven Effekte der Einkreuzung gebietsfremden Genmaterials hervorheben und darin ein wirksames Mittel zur Stabilisierung genetisch verarmter und unter Inzuchtdepressionen leidender Populationen sehen (z. B. Edmands 2007, Ralls et al. 2018), was durch die folgenden Beispiele untermauert werden soll. So kreuzten Lindsay et al. (2020) Zauneidechsen (*Lacerta agilis*) aus einer südschwedischen Festlandpopulation bei Asketunnan mit relativ geringer genetischer Variation mit Individuen aus Populationen, die mehr als 200 km von Asketunnan entfernt lebten. Die aus diesen Kreuzungen hervorgegangenen Nachkommen wurden auf einer Insel angesiedelt, die aus Sicht der Autoren optimale Lebensbedingungen für Zauneidechsen aufwies, auf der jedoch keine Eidechsen vorkamen. Nach zwei Jahrzehnten (ca. 5–6 Generationen) wiesen die Gelege der Weibchen aus der experimentell gegründeten Insel-Population eine um ca. 13 % höhere Schlupfrate (99,3 %) im Vergleich zur Festlandpopulation (86,4 %) auf und auch die Zahl der embryonalen Missbildungen war signifikant zurückgegangen. Aufgrund dieser Befunde schlussfolgern die Autoren, dass durch Outbreeding die Fitness der Nachkommen der Inselpopulation verbessert wurde, was jedoch nicht bedeutet, dass in den ersten Generationen nach der Ansiedlung keine Outbreeding-Depressionen auftraten und Genotypen mit genetischen Unverträglichkeiten und Fitnessdefiziten der natürlichen Selektion unterlagen.

Generell kann davon ausgegangen werden, dass Hybridformen aufgrund ihres hohen Heterozygotiegrads eine große ökologische Plastizität aufweisen und dadurch Lebensräume besiedeln können, die für ihre Elternformen pessimal sind. Eines der anschaulichsten Beispiele für diesen Zusammenhang ist der Teichfrosch (*Pelophylax esculentus*), der im Vergleich zu seinen Elternarten *P. lessonae* und *P. ridibundus* in Deutschland fast flächendeckend verbreitet ist und ein wesentlich breiteres Habitatspektrum nutzt (Übersicht bei Günther 1990, Plötner 2005). Auch Hybridlinien der Mauereidechse (*Podarcis muralis*) verfügen über eine große ökologische Potenz und finden dadurch selbst in strukturarmen, ansonsten reptilienfreien Habitaten geeignete Lebensbedingungen (Thiesmeier 2022).

Auf positive Effekte introgressiver Hybridisierung deuten auch die Befunde von De Cahsan et al. (2021) hin. Die Autoren berichten, dass illegale Aussetzungen südlicher Genotypen der Rotbauchunke (*Bombina orientalis*) – die Tiere stammten mutmaßlich aus Österreich – in norddeutschen (Schleswig-Holstein) und südschwedischen Popu-

lationen (Skåne) zur Etablierung allochthoner Allele führten. Während in den norddeutschen Populationen kein Zusammenhang zwischen Introgressionen und Fitness (Kopf-Rumpf-Länge, Lebendmasse) nachweisbar war, zeigten die schwedischen Populationen mit introgressierten Allelen im Vergleich zu einer autochthonen Populationen eine signifikant höhere Lebendmasse (Median: 7,1 g vs. 6,34 g). Bei der Bewertung dieser Ergebnisse ist allerdings zu beachten, dass (1) der Stichprobenumfang nur gering war (es wurden nur 89 Tiere aus 4 Populationen untersucht, davon war lediglich eine Population autochthon), (2) keine Differenzierung zwischen Männchen und Weibchen erfolgte und (3) die Daten der Populationen mit Introgressionen gepoolt wurden. Werden die einzelnen Populationen miteinander verglichen, ergeben sich für zwei Populationen mit allochthonen Allelen Mediane von 10,36 g ($N = 13$) und 7,12 g ($N = 21$), während die dritte mit einem Wert von 5,89 g ($N = 21$) unter dem Wert der autochthonen Vergleichspopulation (6,34 g, $N = 34$) liegt (diese Berechnungen basieren auf den Werten von De Cahsan et al. 2021, ece37805-sup-0001-AppendixS1.docx). Dieses Beispiel zeigt, dass die Ergebnisse von Einzelstudien immer kritisch zu betrachten sind und es für solche Projekte wünschenswert wäre, statistisch verifizierbare und vergleichbare Daten insbesondere zur Altersstruktur, zum Geschlechterverhältnis, zur Fertilität und Reproduktionsrate (Anzahl der Nachkommen) sowie zur Vitalität der Nachkommen von Spender- und Empfängerpopulationen zu erheben. Neben behördlichen Restriktionen und bürokratischen Hindernissen sind es inzwischen auch die geringen Individuendichten, die insbesondere an den Arealrändern und in stark anthropogen überformten Landschaften einer Erhebung angemessener Stichprobengrößen entgegenstehen.

Bevor in natürlichen Populationen genetische Stabilisierungsmaßnahmen in Erwägung gezogen werden, sind sowohl die populationsbiologischen als auch die ökologischen Gegebenheiten sorgsam zu analysieren, was in der Regel mit einem nicht unerheblichen zeitlichen und materiellen Aufwand verbunden ist. Allein die Schätzung der effektiven Populationsgröße (N_e) ist oft ein aufwendiges Unterfangen, insbesondere bei versteckt lebenden Arten wie Schlingnatter oder Blindschleiche, die nur schwer zu beobachten sind. Aus wissenschaftlicher Perspektive sollte eine genetische Stabilisierung erst dann erfolgen, wenn Kausalzusammenhänge zwischen Populationsentwicklung, Heterozygotiegrad und Inzuchtdepressionen belegt und ökologische Faktoren (z. B. die Wirkung von Agrochemikalien) als Ursache für einen kontinuierlichen Populationsrückgang und/oder Fitnessdefizite weitgehend ausgeschlossen werden können. Danach ist die Frage zu klären, welche genetischen Eigenschaften die einzubringenden Individuen haben und aus welchen Spender-Populationen sie stammen sollten, um einerseits die gewünschten positiven Heterozygotie-Effekte zu erzielen und andererseits Auszuchtdepressionen zu vermeiden. Für die Auswahl geeigneter Individuen wäre es zudem sinnvoll, die Genome von Empfänger- und potenziellen Spender-Populationen zu analysieren, wobei nicht einzelne Gene oder genetische Marker, sondern nach Möglichkeit größere Genomabschnitte (z. B. komplette Transkriptome) betrachtet werden sollten. Um den Genom-Umwelt-Interaktionen Rechnung zu tragen und ökologisch assoziierten genetischen Konflikten vorzubeugen, sollten die Spender-Individuen aus Populationen entnommen werden, in denen vergleichbare ökologische Bedingungen herrschen wie in den Akzeptor-Population und die damit ähnliche genetische Eigenschaften und Merkmale haben sollten. Sofern mög-

lich, sollte die Kompatibilität zwischen Empfänger- und Spender-Genomen durch experimentelle Kreuzungen und Zuchten über mindestens zwei Generationen getestet werden. Dabei ist auch zu prüfen, ob die Reziprozität der Kreuzungen gegeben ist, d. h. ob die Nachkommen heterotypischer Kreuzungen zwischen autochthonen Männchen und allochthonen Weibchen die gleiche Fitness haben wie die Nachkommen von Kreuzungen zwischen autochthonen Weibchen und allochthonen Männchen (siehe Rudin-Bitterli 2021).

Es bedarf sicher keiner gesonderten Erwähnung, dass solche Forderungen die momentan im Naturschutz vorhandenen materiellen und personellen Möglichkeiten bei weitem übersteigen oder deutlicher formuliert, an der Realität vorbeigehen. Analog zu Umsiedlungs- und Wiederansiedlungsprogrammen ist deshalb davon auszugehen, dass Maßnahmen zur genetischen Stabilisierung von Populationen, die unter Inzucht leiden, auch weiterhin auf dem Prinzip von Versuch und Irrtum basieren und nur in Ausnahmefällen auf fundierten wissenschaftlichen Grundlagen beruhen werden. Detaillierte Untersuchungen sind vor allem für stark gefährdete oder vom Aussterben bedrohte Arten wie *Emys orbicularis* zu fordern, um geeignete Spendergenome zu finden und damit Auszuchtdepressionen zu vermeiden. Um bei diesem Beispiel zu bleiben, würde man zunächst für eine genetische Stabilisierung nordostdeutscher *E. orbicularis*-Populationen auf westpolnische Individuen zurückgreifen, da beide Populationsgruppen die gleiche mitochondriale Linie repräsentieren (Lenk et al. 1999) und daher davon ausgegangen werden kann, dass auch die Kerngenome beider Formen ähnlich strukturiert sind. Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass bei vielen Arten die zwischen den Populationen bestehende genetische Distanz positiv mit der entsprechenden räumlichen Distanz korreliert (z. B. Hoffmann et al. 2015, Plötner 2022), weshalb die räumliche Distanz zwischen Spender- und Empfängerpopulation möglichst gering sein sollte.

Generell sollten alle Projekte, die sich eine genetische Stabilisierung zum Ziel setzen, ein mehrjähriges Monitoring einschließen, um die Wirksamkeit genetischer Stabilisierungsmaßnahmen zu evaluieren und konzeptionelle Schlussfolgerungen für ähnlich gelagerte Versuche ziehen zu können (siehe auch Phillips et al. 2020). Es steht außer Frage, dass die Erhaltung und Vernetzung strukturreicher, naturnaher und großflächiger Lebensräume, in denen ein kontinuierlicher Individuenaustausch zwischen den einzelnen Populationen und damit ein ungehinderter Genfluss möglich ist, nach wie vor das effizienteste Mittel zur Aufrechterhaltung der genetischen Diversität darstellt (vgl. Allentoft & O'Brien 2003). Dieses Konzept steht jedoch in diametralem Widerspruch zum anhaltenden Bedarf an Flächen, die für Siedlungen und Wohngebäude, Industrie und Gewerbe, Verkehrswege und in jüngster Zeit auch für die Errichtung von Anlagen zur Erzeugung erneuerbarer Energien benötigt werden.

Abschließend soll noch auf die Frage eingegangen werden, wie aus genetischer Sicht mit allochthonen Formen umgegangen werden sollte, die der Gesetzgeber zwar nicht als invasiv einstuft, denen aber von verschiedenen Seiten ein invasiver Charakter und eine negative Beeinflussung von endemischen Biozönosen zugeschrieben wird. Dazu zählen z. B. allochthone, aus Südeuropa stammende Mauereidechsen (Schulte et al. 2012, Thiesmeier 2022) und Wasserfrösche anatolischer und balkanischer Herkunft (Ohst 2008). Abgesehen von der Tatsache, dass die Ausbreitung dieser Formen nicht mehr rückgängig gemacht werden kann, sollten wir uns ins Bewusstsein rufen, dass

biologische Systeme einer raum-zeitlichen Dynamik unterliegen und bis zu einem gewissen Grad zur Selbstregulation befähigt sind. Letztendlich ist immer von Fall zu Fall zu beurteilen, ob solche Formen eine ernstzunehmende Bedrohung für endemische Biozönosen darstellen oder unter Umständen sogar als Bereicherung der einheimischen Fauna betrachtet werden können (siehe Thiesmeier 2022). Dessen ungeachtet soll an dieser Stelle noch einmal darauf hingewiesen werden, dass bewusste Aussetzungen und gezielte Ansiedlungsversuche gebietsfremder Arten ein hohes Gefahrenpotenzial für endemische Biozönosen bergen (vor allem aber nicht nur durch die Einschleppung von Krankheitserregern wie dem aus Asien stammenden pathogenen Pilz *Batrachochytrium salamandrivorans*) und in Deutschland nach § 40 des Bundesnaturschutzgesetzes (BNatSchG) genehmigungspflichtig sind. In § 39 Abs. 1 BNatSchG ist darüber hinaus ausgeführt, dass wild lebende Tiere ohne vernünftigen Grund nicht gefangen werden dürfen, was indirekt auch ein Verbot illegaler Umsiedlungen von Individuen einheimischer Arten einschließt.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts und konstruktive Hinweise danke ich recht herzlich Burkhard Thiesmeier (Bielefeld), Miguel Vences (Braunschweig), Hans-Konrad Nettmann (Bremen) und meiner Frau, Marcela Plötner (Rehfelde).

Literatur

- Allentoft, M. E. & J. O'Brien (2010): Global amphibian declines, loss of genetic diversity and fitness: a review. – *Diversity* 2: 47–71.
- Andersen, L., K. Fog & C. Damgaard (2004): Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea*). – *Proceedings of the Royal Society of London* 271: 1293–1302.
- Araújo, M. B., W. Thuiller & R. G. Pearson (2006): Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. – *Journal of Biogeography* 33: 1712–1728.
- Bell, D. A., Z. L. Robinson, W. C. Funk, S. W. Fitzpatrick, F. W. Allendorf, D. A. Tallmon, & A. R. Whiteley (2019): The exciting potential and remaining uncertainties of genetic rescue. – *Trends in Ecology & Evolution* 34: 1970–1079.
- Blevins, T., J. Wang, D. Pflieger, F. Pontvianne & C. S. Pikaard (2017): Hybrid incompatibility caused by an epiallele. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 3702–3707.
- Brown, J. D. & R. J. O'Neill (2010): Chromosomes, conflict, and epigenetics: chromosomal speciation revisited. – *Annual Reviews of Genomics and Human Genetics* 11: 291–316.
- Byrne, P. G. & A. J. Silla (2020): An experimental test of the genetic consequences of population augmentation in an amphibian. – *Conservation Science and Practice* 2: e194. <https://doi.org/10.1111/csp2.194>.
- Carey, C. & M. A. Alexander (2003): Climate change and amphibian declines: is there a link? – *Diversity and Distributions* 9: 111–121.
- Chapman, J. R., S. Nakagawa, D. W. Coltman, J. Slate & B. C. Sheldon (2009): A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. – *Molecular Ecology* 18: 2746–2765.
- Charlesworth, D. & J. H. Willis (2009): The genetics of inbreeding depression. – *Nature Reviews Genetics* 10: 783–796.
- Corn, P. S. (2005): Climate change and amphibians. – *Animal Biodiversity and Conservation* 28: 59–67.
- De Cahsan, B., K. Kiemel, M. V. Westbury, M. Lauritsen, M. Autenrieth, G. Gollmann, S. Schweiger, M. Stenberg, P. Nyström, H. Drews & R. Tiedemann (2021): Southern introgression increases adaptive immune gene variability in northern range margin populations of fire-bellied toad. – *Ecology and Evolution* 11: 9776–9790.

- Durand, S., N. Bouché, E. Perez Strand, O. Loudet & C. Camilleri (2012): Rapid establishment of genetic incompatibility through natural epigenetic variation. – *Current Biology* 22: 326–331.
- Edmunds, S. (2007): Between a rock and a hard place: evaluation the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. – *Molecular Ecology* 16: 463–475.
- Erickson, D. L. & C. B. Fenster (2006): Intraspecific hybridization and the recovery of fitness in the native legume *Chamaecrista fasciculata*. – *Evolution* 60: 225–233.
- Fischer, H. E. (1978): Genetik. Grundlagen, Ergebnisse und Probleme in Einzeldarstellungen. Beitrag 9, Heterosis.– Jena (Fischer).
- Günther, R. (1990): Die Wasserfrösche Europas. – Lutherstadt Wittenberg (A. Ziemsen).
- Hoffmann A., J. Plötner, N. B. M. Pruvost, D. G. Christiansen, S. Röthlisberger, P. Mikulíček, L. Choleva, I. Sas-Kovács, D. Cogălniceanu, D. Shabanov, et al. (2015): Genetic diversity and distribution patterns of diploid and polyploid hybrid water frog populations (*Pelophylax esculentus* complex) across Europe. – *Molecular Ecology* 24: 4371–4391.
- Holsbeek, G., J. Mergeay, H. Hotz, J. Plötner, F. A. M. Volckaert & L. De Meester (2008): A cryptic invasion within an invasion and widespread introgression in the European water frog complex: consequences of uncontrolled commercial trade and weak international legislation. – *Molecular Ecology* 17: 5023–5035.
- Hwang, A. S., V. L. Pritchard & S. Edmunds (2016): Recovery from hybrid breakdown in a marine invertebrate is faster, stronger and more repeatable under environmental stress. – *Journal of Evolutionary Biology* 29: 1793–1803.
- Kauhala, K. & R. Kowalczyk (2011): Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: History of colonization, features behind its success, and threats to native fauna. – *Current Zoology* 57: 584–598.
- Kleewein, A. & G. Wöss (2011): Zum Vorkommen von allochthonen Wasserschildkröten im Bundesland Salzburg. – *Mitteilungen aus dem Haus der Natur* 19: 103–107.
- Kowarik, I. (2003): Biologische Invasionen – Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. – Stuttgart (Ulmer).
- Lenk, P., U. Fritz, U. Joger & M. Wink (1999): Mitochondrial phylogeography of the European pond turtle, *Emys orbicularis* (Linnaeus 1758). – *Molecular Ecology* 8: 1911–1922.
- Lindsay, W. R., T. Madsen, E. Wapstra, M. Lillie, L. Loeb, B. Ujvari & M. Olsson (2020): Long term effects of outbreeding: experimental founding of island population eliminates malformations and improves hatching success in sand lizards. – *Biological Conservation* 249: 108710.
- Madsen, T., J. Loman, D. Bauwens, B. Stille, H. Anderberg, L. Anderberg & B. Ujvari (2023): The impact of an extreme climatic event on adder (*Vipera berus*) demography in southern Sweden. – *Biological Journal of the Linnean Society* 138: 282–288.
- Madsen, T., B. Stille & R. Shine (1996): Inbreeding depression in an isolated population of adders *Vipera berus*. – *Biological Conservation* 75: 113–118.
- Maheshwari, S. & D. A. Barbash (2011): The genetics of hybrid incompatibilities. – *Annual Review of Genetics* 45: 331–355.
- Ohst, T. (2008): Genetische Einflüsse allochthoner Wasserfrösche auf endemische Wasserfroschpopulationen (R. kl. *esculenta* Komplex). – Dissertation Humboldt-Universität zu Berlin. <https://edoc.hu-berlin.de/handle/18452/16509>.
- Olsson, M., A. Gullberg & H. Tegelström (1996): Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). – *Journal of Evolutionary Biology* 9: 229–242.
- Otte, N., D. Bohle & B. Thiesmeier (2020): Die Kreuzotter. 2. Aufl. – Bielefeld (Laurenti).
- Phadnis, N. & H. A. Orr (2009): A single gene causes both male sterility and segregation distortion in *Drosophila* hybrids. – *Science* 323: 376–79.
- Phillips, S., M. Geary, M. Allmark, S. Bennett, K. Norman, R. J. Ball, C. M. Peters & A. P. Muir (2020): The importance of long-term genetic monitoring of reintroduced populations: inbreeding in the natterjack toad (*Epidalea calamita*). – *Herpetological Journal* 30: 159–167.
- Plötner, J. (2005): Die westpaläarktischen Wasserfrösche. – Bielefeld (Laurenti).

- Plötner J. & M. Plötner (2023): Zur Erfassung und Bestimmung des Kleinen Wasserfroschs. – Feldherpetologisches Magazin Heft 20: 3–13.
- Plötner, J., T. Uzzell, P. Beerli, C. Akin, C. C. Bilgin, C. Haefeli, T. Ohst, F. Köhler, R. Schreiber, G.-D. Guex, et al. (2010): Genetic divergence and evolution of reproductive isolation in eastern Mediterranean water frogs. In: Glaubrecht, M. (Hrsg.): *Evolution in Action. Case studies in Adaptive Radiation, Speciation and the Origin of Biodiversity*: 373–403. – Heidelberg (Springer).
- Plötner, M. (2022): New insights into the molecular basis of gametogenesis of the hybridogenetic water frog *Pelophylax esculentus*. – Dissertation Humboldt-Universität zu Berlin. <https://doi.org/10.18452/25739>.
- Poschadel, J. R. & J. Parzefall (2003): *Emys orbicularis*. Artenschutz in der Diskussion. Populationen vernetzen. – *Biologie in unserer Zeit* 33: 377–379.
- Ralls, K., J. D. Ballou, M. R. Dudash, M. D. B. Eldridge, C. B. Fenster, R. C. Lacy, P. Sunnucks & R. Frankham (2018): Call for a paradigm shift in the genetic management of fragmented populations. – *Conservation Letters* 11: 1–6.
- Rudin-Bitterli, T. S., J. P. Evans & N. J. Mitchel (2021): Fitness consequences of targeted gene flow to counter impacts of drying climates on terrestrial breeding frogs. – *Communications Biology* 4: 1195. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02695-w>.
- Ruzzante, D., M. M. Hansen & D. Meldrup (2001): Distribution of individual inbreeding coefficients, relatedness and influence of stocking on native anadromous brown trout (*Salmo trutta*) population structure. – *Molecular Ecology* 10: 2107–2128.
- Sagvik, J., T. Uller & M. Olsson (2005): Outbreeding depression in the common frog, *Rana temporaria*. – *Conservation Genetics* 6: 205–211.
- Schneeweiß, N., J. Plötner & H.-K. Nettmann (2003): *Emys orbicularis*. Artenschutz in der Diskussion. Die Authentizität der autochthonen Populationen erhalten. – *Biologie in unserer Zeit* 33: 375–377.
- Schönbrodt, T. & A. Fischer (2021): Kleingewässer im Klimawandel – Beobachtungen am Beispiel der Amphibien im Raum Müncheberg (Brandenburg). – *Rana* 22: 4–19.
- Schönmuth, G. (1969): Inzucht und Heterosis in der Haustiergenetik und Tierzucht. – *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 18: 145–151.
- Schulte, U., B. Thiesmeier, W. Mayer & S. Schweiger (2008): Allochthone Vorkommen der Mauereidechse (*Podarcis muralis*) in Deutschland. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 15: 139–156.
- Schulte, U., M. Veith & A. Hochkirch (2012): Rapid genetic assimilation of native wall lizard populations (*Podarcis muralis*) through extensive hybridization with introduced lineages. – *Molecular Ecology* 21: 4313–4326.
- Steigerwald, E. (2021): Impacts of climate change on amphibians. – *AmphibiaWeb*. <https://amphibia-web.org/declines/climatechange.html>.
- Templeton, A. R. (1986) Coadaptation and outbreeding depression. In: Soulé, M. E. (Hrsg.): *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*: 105–116. – Sunderland (Sinauer Associates).
- Thiesmeier, B. (2022): Zum Umgang mit allochthonen Mauereidechsen in Deutschland – ein Diskussionsbeitrag. – *Zeitschrift für Feldherpetologie* 29: 112–128.
- Tunner, H. G. (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*). – *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 18: 257–297.
- Yang, W., N. Feiner, D. Salvi, H. Laakkonen, D. Jablonski, C. Pinho, M. A. Carretero, R. Sacchi, M. A. L. Zuffi, S. Scali, et al. (2021): Population genomics of wall lizards reflects the dynamic history of the Mediterranean Basin. – *Molecular Biology and Evolution* 39: 1–13.
- Waldmann, B. & J. S. McKinnon (1993): Inbreeding and Outbreeding in Fishes, Amphibians and Reptiles. In: Thornhill, N. W. (Hrsg.): *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding. Theoretical and Empirical Perspectives*: 250–282. – Chicago (University of Chicago Press).