

## The Amphibian Tree of Life: Ideologie, Chaos oder biologische Realität?

MIGUEL VENCES

Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig, Spielmannstr. 8, D-38106 Braunschweig,  
m.vences@tu-bs.de

### The Amphibian Tree of Life: Ideology, chaos or biological reality?

Amphibian classification is undergoing major rearrangements. Rates of discovery and descriptions of new species are increasing due to intensified fieldwork. Comprehensive proposals of changes at genus and family levels have been brought forward based on mainly molecular phylogenies. Here I argue that the classificatory proposals of FROST et al. (2006) altogether constitute a great advance in our understanding of amphibian relationships despite many avoidable analytical shortcomings and problems of data quality. For the German fauna, I propose to accept the genus level changes for *Rana* (usage of *Pelophylax* for water frogs) but to keep all three species of *Bufo* in this genus in a preliminary way. Partitioning of *Triturus* is warranted at well.

**Key words:** Amphibia, *Rana*, *Pelophylax*, *Bufo*, *Epidalea*, *Pseudepidalea*, *Triturus*, *Mesotriton*, *Lissotriton*, classification, phylogeny, species description rates.

### Zusammenfassung

Die Taxonomie der Amphibien befindet sich in einer Phase des Umbruchs. Durch intensive Feldarbeit werden immer mehr neue Arten entdeckt und beschrieben. Basierend auf hauptsächlich molekularen Phylogenien sind in den letzten Jahren umfassende Neustrukturierungen auf Gattungs- und Familienebene vorgeschlagen worden. Trotz einiger Mängel in der Analyse und Datenqualität bildet die umfangreiche Arbeit von FROST et al. (2006) einen wichtigen Fortschritt für das Verständnis der Verwandtschaftsbeziehungen der Amphibien. Die hier vorgelegte Arbeit versucht eine Evaluierung dieser Änderung in Bezug auf die in Deutschland vorkommenden Arten. Ich halte die vorgeschlagene Aufteilung von *Rana* (und Anerkennung von *Pelophylax* auf Gattungsebene) für gerechtfertigt, schlage jedoch eine vorläufige Beibehaltung des Gattungsnamen *Bufo* für alle drei Krötenarten vor. Die von anderen Autoren vorgeschlagene Aufteilung der Gattung *Triturus* scheint ebenfalls gerechtfertigt.

**Schlüsselbegriffe:** Amphibia, *Rana*, *Pelophylax*, *Bufo*, *Epidalea*, *Pseudepidalea*, *Triturus*, *Mesotriton*, *Lissotriton*, Phylogenie, Artbeschreibungsrates.

### Einleitung

Ein stabiles System wissenschaftlicher Namensgebung ist die grundlegende Basis für die Biologie. Wie MAYR (1997) betonte, ist es eine der wichtigsten Herausforderungen für die Biologie, ein vollständiges Arteninventar des Lebens auf der Erde zu erhalten und die identifizierten Arten mittels wissenschaftlicher Namensgebung zu erschlie-

ßen. Dieser Zweig der Biologie, die Taxonomie, hat lange ein »Schneewittchendasein« geführt. Noch in den 1970er und 1980er Jahren wurde die Klassifizierung und Benennung der Organismen in vielen Lehrbüchern als ein weitgehend abgeschlossenes Kapitel der Wissenschaftsgeschichte behandelt. Erst seit den 1990er Jahren ist klar geworden, dass nur ein kleiner Bruchteil der Artenvielfalt bekannt ist. Dieses Erkenntnis basiert zum einen auf einer Renaissance der Feldarbeit: Taxonomisch interessierte Biologinnen und Biologen, aber auch Hobbyforscher, begeben sich in schwer zugängliche Gebiete, und verbinden die dabei gemachten Beobachtungen mit anschließenden morphologischen Analysen. Wichtiger dürfte aber eine zweite Entwicklung der vergangenen 15 Jahre sein: Die Entwicklung der Amplifizierung von DNA mittels Polymerase-Kettenreaktion (PCR) und ihre automatisierte Sequenzierung.

DNA-Sequenzen bilden auch die Basis für eine Reihe von Arbeiten, die in den Jahren 2005–2006 eine umfassende Neuordnung der Amphibien-Taxonomie auf Familien- und Gattungsniveau vorgeschlagen haben. Die weiteste Beachtung dürfte die Arbeit von FROST et al. (2006) gefunden haben, deren Titel impliziert, dass sie einen weitgehend vollständigen Stammbaum der Amphibien präsentiert: »The Amphibian Tree of Life«. Aber auch die umfassenden Revisionen der Hyliden (FAIVOVICH et al. 2005, WIENS et al. 2005), Dendrobatiden (GRANT et al. 2006) und Mantelliden (GLAW & VENCES 2006) warfen in vielerlei Hinsicht etablierte Taxonomien um und kreierten viele neue Gattungsnamen und neue Namenskombinationen. Für die Salamandriden sind einige taxonomische Änderungen durch GARCÍA-PARÍS (2004) und andere Autoren bereits vorweggenommen worden. Während die gravierendsten Änderungen sich auf tropische Amphibiengruppen beziehen, sind gerade von den Revisionen in den Familien Bufonidae, Ranidae und Salamandridae auch viele Arten der europäischen, selbst der mitteleuropäischen Fauna betroffen, was damit eine direkte Relevanz für die Feldherpetologie bedingt: Sind diese Änderungen als unausgereifte Schnellschüsse zu betrachten, die man besser zunächst ignoriert? Oder soll man ihnen folgen? Fundamentalere ausgedrückt: Repräsentieren diese Umbenennungen eine biologische Realität oder nur bestimmte modebedingte taxonomische Ansichten radikaler Kladisten und Molekularbiologen?

### Die »neuen« Methoden

Um die oben skizzierten Fragen zu beantworten, ist es zunächst notwendig, sich die verschiedenen Techniken zu vergegenwärtigen, die zum Boom bei der Entdeckung neuer Arten und der Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Beziehungen geführt haben.

**Allozyme.** — In Europa lässt sich der erste massive Anstieg neuer Arten auf die Anwendung der Allozymelektrophorese in den 1980er Jahren zurückführen. Mutationen in einem Gen können zu einer unterschiedlichen Ladung der von diesen Genen kodierten Enzyme führen, und diese wandern daher unterschiedlich schnell in einem elektrischen Feld. Diese Methode erlaubte erstmals die schnelle und eindeutige Erkennung sogenannter kryptischer Arten, die sich morphologisch nur wenig unterscheiden, genetisch (und damit fortpflanzungsbiologisch) aber deutlich getrennt

waren. In der europäischen Amphibienfauna sind eine Reihe kryptischer Arten über Allozymelektrophorese diagnostiziert und daraufhin neu beschrieben worden (z. B. *Alytes dickhilleni*, *Discoglossus galganoi*, *D. montalentii*, *Hydromantes supramontis*, *Pelophylax* (= *Rana*) *cretensis*, *P. cerigensis*, *P. shqipericus*, *Pelodytes ibericus*, *Salamandra lanzai*). Für andere dieser kryptischen Arten wurden Unterarten oder ältere Synonyme in den Artstatus erhoben (z. B. *Hyla intermedia*, *Salamandra corsica*, *Triturus pygmaeus*). Da die durch Allozymelektrophorese untersuchten Enzyme keine Regelmäßigkeit in ihrer Verteilung auf den Chromosomen aufweisen, bieten sie einen zufälligen Querschnitt der genetischen Variabilität im gesamten Kerngenom eines Tieres und können damit als Marker für die allgemeine genetische Differenzierung zwischen zwei Populationen oder Arten dienen. Der wesentliche Nachteil ist jedoch, dass die Wanderungsgeschwindigkeit der Allele im elektrischen Feld stark von den präzisen Methoden und Puffersystemen abhängt und somit von Studie zu Studie nicht oder nur bedingt vergleichbar ist. Wer eine solche Arbeit nachvollziehen möchte und beispielsweise eine neue, potenziell interessante Population identifizieren möchte, kann nur sehr bedingt publizierte Daten in seine statistische Analyse mit einbeziehen.

**Bioakustik.** — Eine zweite Methode, die zur Beschreibung vieler neuer Amphibienarten geführt hat, ist die Analyse von Anzeigerufen. Da die Rufe der männlichen Froschlurche hauptsächlich dazu dienen, artgleiche Weibchen anzulocken, und diese ein starkes Interesse an der Vermeidung von Fehlpaarungen haben (um zu vermeiden, dass aus ihren Eiern Hybriden mit beschränkter Fitness entstehen), sind Unterschiede in diesen Anzeigerufen ein sehr starkes Argument, um auf den Artstatus der differenzierten Populationen zu schließen. In tropischen Regionen hat die Kombination von Feldarbeit in bislang wenig untersuchten Gebieten mit konsequenter Anwendung bioakustischer Methoden zu einem enormen Anstieg der Artbeschreibungen geführt (KÖHLER et al. 2005). In Europa sind Wasserfrösche auf diese Weise abgegrenzt und beschrieben worden (z. B. *Pelophylax epeiroticus*), und Rufunterschiede waren auch der erste Hinweis auf das Vorhandensein eines neuen *Pelodytes* (später als *P. ibericus* beschrieben) in Südiberien. Allerdings stellen bioakustische Unterschiede zwar ein eindeutiges Artkriterium dar, ihr Fehlen schließt aber keineswegs aus, dass Populationen auf Artebene differenziert sind. Gerade allopatrische Schwesterarten bei Fröschen können genetisch und zum Teil auch morphologisch sehr stark differenziert sein, ohne relevante Unterschiede in ihren Paarungsrufen zu zeigen, wie im Mittelmeerraum zum Beispiel *Pelophylax perezi* und *Pelophylax saharicus*.

**DNA-Sequenzen.** — Schließlich, als dritte relevante Methode, nimmt die eingangs bereits erwähnte Sequenzierung von DNA eine Sonderstellung ein. Zum einen ist die Sequenzierung von DNA auch aus alkoholkonserviertem Material möglich, während für Allozymuntersuchungen frisches oder gefrorenes Material notwendig ist. Viel wichtiger ist aber die eindeutige Kodierung einer DNA-Sequenz: Die vier Aminosäuren Adenin, Cytosin, Guanin und Thymin sind im Prozess der Sequenzierung ohne Einschränkung identifizierbar. Wenn durch die Wahl der Primer sichergestellt wird, dass homologe Gensequenzen sequenziert werden, so sind diese eindeutig vergleichbar, und in den Vergleich können auch bereits publizierte Sequenzen mit einbezogen werden. Da zudem alle ernsthaften wissenschaftlichen Zeitschriften bei molekularbiologischen Arbeiten verlangen, dass die neu erhaltenen Sequenzen in eine der drei

öffentlichen Sequenzdatenbanken (Genbank in den USA, EMBL in Europa, sowie die Japanische Gendatenbank) eingespeist werden, sind alle bislang ermittelten Sequenzen jederzeit frei über das Internet verfügbar. Es lässt sich gar nicht genug betonen, was dies für einen enormen Fortschritt bedeutet: Mittels Standardmethoden und mit Hilfe von Standardprimern lässt sich ein Genfragment amplifizieren und sequenzieren und über das Internet mit den vielen Millionen bereits sequenzierter Genfragmente vergleichen, wobei innerhalb von Sekunden die ähnlichsten Sequenzen herausgefiltert und die Unterschiede zu diesen dargestellt werden können. Diese Technik steht mittlerweile den Labors in fast jeder Universität und fast jedem Naturhistorischen Museum in Europa offen, und kostet nicht mehr als 4,- bis 5,- € pro Sequenz. Kein Wunder, dass verschiedene Vorschläge im Raum stehen, die Identifizierung von Arten statt auf morphologischen Merkmalen auf DNA-Sequenzen zu begründen (TAUTZ et al. 2003, HEBERT et al. 2003). Ein solches »DNA barcoding« ist auch bei Amphibien vielversprechend, vor allem wenn es beispielsweise um die Identifizierung von unbekanntem Kaulquappen in diversen Anurengesellschaften in den Tropen geht (VENCES et al. 2005). Bei der Entschlüsselung neuer Arten ist diese Methode enorm hilfreich, da genetisch abweichende Individuen schnell identifiziert werden können und dadurch als Kandidatenarten erkennbar werden. Die auch weiterhin notwendigen morphologischen und ethologischen Untersuchungen können anschließend zielgerichtet auf diese abweichenden Individuen gerichtet, und ihre Vorkommen können gezielt nochmals für neue Aufsammlungen aufgesucht werden (VENCES & WAKE 2007). Wichtig ist dabei, dass sich DNA-Sequenzen immer auf einzelne Individuen beziehen, von denen die DNA gewonnen wurde. Allozymdaten werden dagegen normalerweise für mehrere Individuen einer Population gepoolt, und die betrachteten Unterschiede betreffen oft nur die Frequenz verschiedener Allele. Sympatrisch vorkommende kryptische Arten lassen sich durch DNA-Analyse daher sehr schnell und einfach erkennen – insbesondere bei Amphibien, wo die Unterschiede zwischen den allermeisten Arten in mitochondrialen Genen sehr groß sind. DNA-Sequenzen lassen sich jedoch nicht nur zur Erkennung von Unterschieden zwischen Individuen und Arten verwenden. Ihre am weitesten anerkannte Bedeutung ist sicher die, in häufig sehr zuverlässiger Weise die Stammesgeschichte (Phylogenie) zwischen den Arten zu ermitteln. Eine bei einem Vorfahren erfolgte Mutation an einer Nukleotidposition wird – sofern sie nicht erneut mutiert – bei allen Nachfahren ebenfalls vorhanden sein und kann daher zur Bestimmung einer solchen Verwandtschaftsgruppe verwendet werden. Mittlerweile gibt es sehr leistungsfähige Verfahren, die solche phylogenetischen Untersuchungen unter Einbeziehung enormer Datensätze auf normalen Desktop-PCs durchführen können.

### **Der »Amphibian Tree of Life«**

Anfang 2006 erschien im »Bulletin of the American Museum of Natural History« eine Publikation von 370 Seiten, die die bislang umfangreichste phylogenetische Analyse von Amphibien, basierend auf DNA-Sequenzen darstellt (FROST et al. 2006). Die 19 Autoren bezogen insgesamt 522 Arten der meisten wichtigen Amphibiengruppen in ihre Analyse mit ein. Sie kombinierten DNA-Sequenzen von acht verschiedenen Ge-

Tab. 1: Empfohlene aktualisierte Benennung der in Deutschland vorkommenden Amphibienarten, sowie eine Übersicht über die vorgeschlagenen taxonomischen Änderungen.  
Suggested updated classification of German amphibian species, and an overview of proposals of classificatory changes.

Empfohlener Artname	Alter Artname	Änderung vorgeschlagen durch
Alytidae		
<i>Alytes obstetricans</i>	unverändert	---
Bombinatoridae		
<i>Bombina bombina</i>	unverändert	---
<i>Bombina variegata</i>	unverändert	---
Pelobatidae		
<i>Pelobates fuscus</i>	unverändert	---
Ranidae		
<i>Pelophylax esculentus</i> ( <i>Pelophylax</i> kl. <i>esculentus</i> )	<i>Rana esculenta</i> ( <i>Rana</i> kl. <i>esculenta</i> )	nach FROST et al. (2006) kein phylogenetisch relevantes Taxon, daher taxonomisch als Synonym von <i>Pelophylax lessonae</i> zu betrachten
<i>Pelophylax lessonae</i>	<i>Rana lessonae</i>	FROST et al. (2006)
<i>Pelophylax ridibundus</i>	<i>Rana ridibunda</i>	FROST et al. (2006)
<i>Rana arvalis</i>	unverändert	---
<i>Rana dalmatina</i>	unverändert	---
<i>Rana temporaria</i>	unverändert	---
Hylidae		
<i>Hyla arborea</i>	unverändert	---
Bufonidae		
<i>Bufo bufo</i>	unverändert	---
<i>Bufo calamita</i>	vorläufig unverändert	nach FROST et al. (2006) Umbenennung in <i>Epidalea calamita</i>
<i>Bufo viridis</i>	vorläufig unverändert	nach FROST et al. (2006) Umbenennung in <i>Pseudepidalea viridis</i>
Salamandridae		
<i>Lissotriton helveticus</i>	<i>Triturus helveticus</i>	GARCÍA-PARÍS et al. (2004)
<i>Lissotriton vulgaris</i>	<i>Triturus vulgaris</i>	GARCÍA-PARÍS et al. (2004)
<i>Mesotriton alpestris</i>	<i>Triturus alpestris</i>	GARCÍA-PARÍS et al. (2004)
<i>Triturus cristatus</i>	unverändert	---
<i>Salamandra atra</i>	unverändert	---
<i>Salamandra salamandra</i>	unverändert	---

nen, sowohl aus dem Kerngenom als auch aus dem mitochondrialen Genom. Basierend auf dieser umfangreichen Analyse unternahmen die Autoren zudem eine umfassende taxonomische Neuordnung der Amphibien, wobei sie eine große Zahl neuer Familien und Gattungen aufstellten. Für die mitteleuropäische Feldherpetologie ist dabei insbesondere relevant, dass zwei große kosmopolitische Sammelgattungen, *Bufo* und *Rana*, in eine Vielzahl von Einzelgattungen aufgeteilt werden. Konkret bedeutet dies für Europa, dass die Gattung *Rana* nur noch die Braunfrösche umfasst, während die Wasserfrösche in einer eigenen Gattung *Pelophylax* stehen. Bei den Kröten steht nun sogar jede der in Deutschland vorkommenden Arten in einer eigenen Gattung: Die Erdkröte weiterhin in der Gattung *Bufo*, die Kreuzkröte in der Gattung *Epidalea*, und die Wechselkröte in der Gattung *Pseudepidalea* (Tab. 1).

Um diese Aufspaltungen beurteilen zu können, ist es wichtig, zwei methodische Aspekte aus FROST et al. (2006) zu verstehen. Zum einen, welche Kriterien angelegt werden, um derartige Gattungsaufspaltungen vorzunehmen. FROST et al. (2006) verfolgen hier konsequent eine phylogenetische Systematik, in der Gattungen (ebenso wie andere systematische Einheiten) immer monophyletische Gruppen darstellen müssen, also solche Gruppen, die einen Vorfahren und alle seine Nachfahren enthalten. Da beispielsweise der Stammbaum-Ast der Gattung *Bufo* auch viele andere anerkannte Gattungen enthielt (z. B. *Capensibufo*, *Nectophrynoides*, *Stephopaedes*), konnte die Konsequenz nur lauten, entweder diese Gattungen einzuziehen und ihre Arten in *Bufo* einzugliedern, oder *Bufo* weiter aufzuteilen. Da beispielsweise die Erdkröte und die Wechselkröte keine monophyletische Untergruppe bildeten, sondern nacheinander aus dem rekonstruierten Bufoniden-Stammbaum abzweigten, stellten FROST et al. (2006) sie in unterschiedliche Gattungen.

Zum zweiten muss berücksichtigt werden, dass die Analysemethoden von FROST et al. (2006) in verschiedener Hinsicht umstritten sind. Komplette Datensätze der untersuchten acht Genfragmente lagen nämlich bei weitem nicht von allen Arten vor – der Datensatz enthielt somit einen sehr großen Anteil fehlender Daten, die bei phylogenetischen Analysen in unterschiedlicher Weise zu Artefakten führen können. Die phylogenetische Rekonstruktion erfolgte mittels der sogenannten Optimierungs-Methode und der Software »POY«, die gleichzeitig nach Sparsamkeitskriterien die Alignierung der Genfragmente und deren phylogenetische Analyse durchführt. Der Nachteil dieser Methode ist, dass es keine alignierte Datenmatrix gibt, anhand derer sich die Analysen mit anderen Methoden (zum Beispiel Maximum Likelihood) wiederholen und überprüfen lassen könnten.

Wie sind die Gattungsumstellungen von FROST et al. (2006) nun einzuschätzen? Angesichts der schieren Masse der Daten und vorgeschlagenen taxonomischen Änderungen ist es für eine umfassende Bewertung noch zu früh. Diverse Arbeitsgruppen befassen sich zur Zeit mit Neuanalysen der verwendeten Daten, welche den veröffentlichten Ergebnissen von FROST et al. (2006) zum Teil widersprechen (z. B. VAN DER MEIJDEN et al. 2007). Ein vernichtendes Urteil über den »Amphibian Tree of Life« (WIENS 2007) sorgte für eine umgehende Reaktion der Autoren (FROST et al. im Druck). An dieser Stelle sollen die beiden für die mitteleuropäische Feldherpetologie relevanten Umstellungen in den Gattungen *Bufo* und *Rana* näher betrachtet werden, und im Anschluss soll auch eine weitere vorgeschlagene Änderung (in der Gattung *Triturus*) eine Bewertung finden.

**Die Gattung *Bufo*.** – Generell basiert die von FROST et al. (2006) vorgenommene Aufteilung der Gattung *Bufo* auf nur sehr lückenhaften und zum Teil zweifelhaften Daten und steht daher auch im Zentrum der häufig geäußerten Kritik. Zum Beispiel wird die neue Klassifizierung der meisten südamerikanischen Kröten aus der Gattung *Bufo* in die Gattung *Chaunus* bereits wenige Monate später durch eine neue phylogenetische Analyse in Zweifel gezogen, wodurch wahrscheinlich die allermeisten südamerikanischen Kröten wiederum in die Gattung *Rhinella* transferiert werden müssen (CHAPARRO et al. 2007). Auch unter deutschen Feldherpetologen und Museumsherpetologen ist die Aufteilung der drei in Deutschland vorkommenden Kröten in drei unterschiedliche Gattungen durchweg sehr kritisch beurteilt worden. Besonders bei

Kreuz- und Wechselkröte, die wahrscheinlich in regelmäßiger Weise hybridisieren (z. B. HEMMER 1973), ist dies nicht leicht nachvollziehbar.

Aber welche Daten unterstützen die neu vorgeschlagene Aufteilung überhaupt? Eine Betrachtung der Datenbasis von FROST et al. (2006) zeigt, dass von der Erdkröte (immerhin die Typusart der Gattung *Bufo*) nur vier Gene und insgesamt 2 672 Nukleotidpositionen vorlagen (12S rRNA, 16S rRNA, tRNA<sup>Val</sup> und Rhodopsin), während von der Wechselkröte immerhin 4 220 Nukleotide von sieben Genen verfügbar waren. Die Kreuzkröte wurde interessanterweise überhaupt nicht in die Analyse mit einbezogen, und die Schlussfolgerung, wonach Kreuz- und Wechselkröte in unterschiedliche Gattungen gestellt werden sollen, wird allein anhand der Sequenzanalysen von GRAYBEAL (1997) gezogen. FROST et al. (2006: Seite 219) betrachten die Aufstellung der Gattung *Epidalea* für *Bufo calamita* selber als eine provisorische Maßnahme und betonen zudem, dass die Daten von GRAYBEAL (1997) eventuell zum Teil inkorrekt sein könnten. Fazit: Obgleich es als sicher gelten kann, dass die Gattung *Bufo* in unterschiedliche Gattungen aufgeteilt werden muss, ist die vorgenommene Aufteilung gerade in Bezug auf die europäischen Arten vorschnell. Daher ist zu empfehlen, den Gattungsnamen *Bufo* für alle drei Arten zunächst beizubehalten und weitere, umfassendere phylogenetische Analysen abzuwarten.

**Die Gattung *Rana*.** — Im Falle der Gattung *Rana* liegt die Situation anders. Verschiedene Arbeiten der letzten Jahre haben sich intensiv mit der Phylogenie und Taxonomie der Echten Frösche beschäftigt (z. B. DUBOIS 1992, HILLIS & WILCOX 2005). In Afrika sind frühere *Rana*-Untergattungen schon seit längerem als eigene Gattungen betrachtet worden (z. B. CHANNING 2001). Für einige dieser Gruppen (*Strongylopus*, *Afrana*/*Amietia*) steht mittlerweile fest, dass sie verwandtschaftlich einer Reihe anderer Froschgattungen wesentlich näher stehen (VAN DER MEIJDEN et al. 2005, BOSSUYT et al. 2006). Die europäischen Wasserfrösche und Braunfrösche gehören zwar eindeutig der gleichen Großgruppe an (Unterfamilie Raninae). Jedoch stehen die Wasserfrösche relativ basal in den Raninae, während die Braunfrösche näher mit diversen nordamerikanischen Vertretern verwandt sind. Sowohl Braun- als auch Wasserfrösche bilden wahrscheinlich monophyletische Gruppen, wobei zu beiden auch eine ganze Reihe von asiatischen Arten zählen. Die Unterscheidung der beiden Gruppen ist gerade in Europa so eindeutig möglich, dass die Bezeichnung der Wasserfrösche als Gattung *Pelophylax*, bei Verwendung des Gattungsnamen *Rana* nur noch für die Braunfrösche, sehr sinnvoll erscheint.

Ein besonderes Problem ergibt sich bei der Benennung der Klepton-Formen in *Pelophylax*. Hier gibt es in jüngerer Zeit intensive Diskussionen, wonach solche Hybridformen keine taxonomisch relevanten Kategorien darstellen und somit überhaupt nicht mit wissenschaftlichen Namen versehen werden sollten. Als ein Resultat führt die Amphibian Species of the World Datenbank (<http://www.research.amnh.org/herpetology/amphibia/>) diese Kleptons gar nicht auf, während sie in Amphibiaweb (<http://www.amphibiaweb.org>) zum Teil als Arten angeführt werden. Der in Europa oft verwendete Zusatz »kl.«, zum Beispiel in »*Rana* kl. *esculenta*«, hat sich in Nordamerika nicht durchgesetzt.

**Die Gattung *Triturus*.** — Nach den zunächst von GARCÍA-PARÍS et al. (2004) zusammengetragenen phylogenetischen Daten scheint festzustehen, dass die Wassermolche

der Gattung *Triturus* keine monophyletische Gruppe darstellen und einer Aufspaltung bedürfen. Dies wird auch von den Arbeiten von WEISROCK et al. (2006) und STEINFARTZ et al. (2007) bestätigt. Tatsächlich scheint *alpestris* in einer Linie mit verschiedenen asiatischen Gattungen zu stehen (*Cynops*, *Paramesotriton*, *Pachytriton*), während die echten *Triturus* (*T. marmoratus*, *T. cristatus* und verwandte Arten) die Schwestergruppe von *Euproctus* bilden, die »kleinen« Arten wie etwa *vulgaris* oder *helveticus* eine dritte Gruppe, und *vittatus* eventuell sogar eine vierte, isolierte Stammlinie darstellen. Als Konsequenz schlagen GARCÍA-PARÍS et al. (2004) die Verwendung des Gattungsnamens *Mesotriton* für den Bergmolch und den Gattungsnamen *Lissotriton* für die kleinen Arten (Teichmolch, Fadenmolch, etc.) vor. Da alle neueren Daten die phylogenetische Grundlage dieser neuen Klassifizierung unterstützen, ist diese Aufspaltung der Gattung *Triturus* wohl notwendig. Dabei muss unter Umständen allerdings noch weiter recherchiert werden, inwieweit die vorgeschlagenen Gattungsnamen tatsächlich die ältesten verfügbaren Namen für die entsprechenden Stammlinien darstellen.

### Schlussfolgerungen

Die dargelegten Ergebnisse zeigen eindeutig, dass die Amphibiensystematik im Umbruch ist, weil in der Tat in einem atemberaubenden Tempo vertraute Klassifizierungen durch neue Datensätze in Frage gestellt oder widerlegt werden. Dies wird durch die Auswertung von immer umfangreicheren DNA-Fragmenten möglich. Auch muss berücksichtigt werden, dass insbesondere aus tropischen Regionen in einer enormen Geschwindigkeit neue Amphibienarten entdeckt und beschrieben werden und sich unser Bild der Amphibiendiversität somit ständig ändert. Tatsächlich sind noch nie so viele Amphibienarten beschrieben worden wie in den 1990er und 2000er Jahren (wenn der Trend anhält, über 1 000 neue Arten zwischen 2001 und 2010). Und dabei handelt es sich nicht, wie bei anderen Tiergruppen manchmal geargwöhnt wird, um eine Form der »taxonomischen Inflation« (ISAAC et al. 2004), sondern um tatsächliche Neuentdeckungen von genetisch stark differenzierten Arten (KÖHLER et al. 2005, PADIAL & DE LA RIVA 2006). Die Entdeckungen einer morphologisch einzigartigen neuen Froschgattung aus Indien (BIJU & BOSSUYT 2003) und einer neuen Salamandergattung aus Korea (dem ersten asiatischen Vertreter der Plethodontidae; MIN et al. 2005) unterstreichen, dass diese Neuentdeckungen in vielen Fällen auch Änderungen auf Gattungs- und Familienebene bedingen.

Wir müssen uns also damit abfinden, in einer Periode zu leben und zu arbeiten, in denen sich die Namen vieler altbekannter Arten ändern werden und ändern müssen. Auch wenn dies oft auf Ablehnung stößt, bleibt positiv festzuhalten: Erstmals werden die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphibien, in Europa und weltweit, verlässlich aufgedeckt. Dass für einige Jahre kein Konsens über die Klassifizierung der Amphibien bestehen wird, ist bedauerlich und wäre vermeidbar gewesen, wenn FROST et al. (2006) auf Schnellschüsse verzichtet und sich auf die eindeutigen Fälle notwendiger Umbenennungen beschränkt hätten. Andererseits argumentieren FROST et al. (im Druck), dass beispielsweise die Nicht-Monophylie der Gattung *Bufo* seit Jahrzehnten bekannt war, sich aber niemand dieses Problems angenommen hat. Die neuen Vor-



schläge – wenngleich manchmal korrekturbedürftig – haben nun einen Prozess in Gang gesetzt, durch den wir einer phylogenetisch korrekten Klassifizierung näher kommen.

Abschließend muss bemerkt werden, dass die geschilderten Trends sich natürlich nicht auf die Amphibien beschränken. Auch die europäische Reptilienfauna befindet sich im Prozess einer sehr umfassenden »Neusortierung« auf Gattungsebene. Dies betrifft insbesondere die Colubriden und Lacertiden. Auch hier ist eine kritische Betrachtung der einzelnen Vorschläge notwendig und voreilige Schlüsse sollten vermieden werden. Dennoch besteht keine Frage, dass die Änderungen insgesamt zu einem System führen, das immer stärker die biologische Realität widerspiegelt, und das damit insgesamt eine größere Stabilität gegenüber künftigen Änderungen besitzen dürfte – trotz und gerade wegen der gegenwärtig rapiden und oft chaotisch anmutenden Umbenennungseuphorie.

## Literatur

- BIJU, S. D. & F. BOSSUYT (2003): New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. – *Nature* 425: 711–714.
- BOSSUYT, F., R. M. BROWN, D. M. HILLIS, D. C. CANNATELLA & M. C. MILINKOVITCH (2006): Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: Late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family Ranidae. – *Systematic Biology* 55: 579–594.
- CHANNING, A. (2001): *Amphibians of Central and Southern Africa*. – Ithaca (Cornell University Press).
- CHAPARRO, J. C., J. B. PRAMUK & A. G. GLUESENKAMP (2007): A new species of arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from cloud forest of Southeastern Perú. – *Herpetologica* 63: 203–212.
- DUBOIS, A. (1992): Notes sur la classification des Ranidae (amphibiens anoures). – *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 61: 305–352.
- FAIVOVICH, J., C. F. B. HADDAD, P. C. A. GARCIA, D. R. FROST, J. A. CAMPBELL & W. C. WHEELER (2005): Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1–240.
- FROST D. R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R. H. BAIN, A. HAAS, C. F. B. HADDAD, R. O. DE SÁ, A. CHANNING, M. WILKINSON, S. C. DONNELLAN, C. J. RAXWORTHY, J. A. CAMPBELL, B. L. BLOTTO, P. MOLER, R. C. DREWES, R. A. NUSSBAUM, J. D. LYNCH, D. M. GREEN & W. C. WHEELER (2006): The amphibian tree of life. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–370.
- FROST D. R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R. H. BAIN, A. HAAS, C. F. B. HADDAD, R. O. DE SÁ, A. CHANNING, M. WILKINSON, S. C. DONNELLAN, C. J. RAXWORTHY, J. A. CAMPBELL, B. L. BLOTTO, P. MOLER, R. C. DREWES, R. A. NUSSBAUM, J. D. LYNCH, D. M. GREEN & W. C. WHEELER (im Druck): Is The Amphibian Tree of Life really fatally flawed? – *Cladistics*.
- GLAW, F. & M. VENCES (2006): Phylogeny and genus-level classification of mantellid frogs. – *Organisms Diversity and Evolution* 6: 236–253.
- GARCÍA-PARÍS, M., A. MONTORI & M. A. ALONSO-ZARAZAGA (2004): Apéndice 1. Nomenclatura: Lista de sinónimos y combinaciones. In: GARCÍA-PARÍS, M., A. MONTORI & P. HERRERO (Hrsg.): *Fauna Iberica*. Vol 24. *Amphibia Lissamphibia*: 589–608. – Madrid (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas).
- GRANT, T., D. R. FROST, J. P. CALDWELL, R. GAGLIARDO, C. F. B. HADDAD, P. J. R. KOK, D. B. MEANS, B. P. NOONAN, W. E. SCHARGEL & W. C. WHEELER (2006): Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1–262.

- GRAYBEAL, A. (1997): Phylogenetic relationships of bufonid frogs and tests of alternate macroevolutionary hypotheses characterizing their radiation. – *Zoological Journal of the Linnean Society* 119: 297–338.
- HEBERT, P. D. N., A. CYWINSKA, S. L. BALL & J. R. DEWAARD (2003): Biological identification through DNA barcodes. – *Proceedings of the Royal Society, series B* 270: 313–321.
- HEMMER, H. (1973): Die Bastardierung von Kreuzkröte (*Bufo calamita*) und Wechselkröte (*Bufo viridis*). – *Salamandra* 9: 118–136.
- HILLIS, D. M. & T. P. WILCOX (2005): Phylogeny of the New World true frogs (*Rana*). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 299–314.
- ISAAC, N. J. B., J. MALLET & G. M. MACE (2004): Taxonomic inflation: Its influence on macroecology and conservation. – *Trends in Ecology and Evolution* 19: 464–469.
- KÖHLER, J., D. R. VIEITES, R. M. BONETT, F. HITA GARCÍA, F. GLAW, D. STEINKE & M. VENCES (2005): New amphibians and global conservation: a boost in species discoveries in a highly endangered vertebrate group. – *Bioscience* 55: 693–696.
- MAYR, E. (1997): *This is Biology*. – Cambridge, Massachusetts (Harvard University Press).
- MIN, M. S., S. Y. YANG, R. M. BONETT, D. R. VIEITES, R. A. BRANDON & D. B. WAKE (2005): Discovery of the first Asian plethodontid salamander. – *Nature* 435: 87–90.
- PADIAL, J. & I. DE LA RIVA (2006): Taxonomic inflation and the stability of species lists: the perils of ostrich's behavior. – *Systematic Biology* 55: 859–867.
- STEINFARTZ, S., S. VICARIO, J. W. ARNTZEN & A. CACCONE (2007): A Bayesian approach on molecules and behaviour: reconsidering evolutionary patterns in *Triturus* newts (Amphibia: Salamandridae). – *Journal of Experimental Zoology, part B: Molecular and Developmental Evolution* 308B: 139–162.
- TAUTZ, D., P. ARCTANDER, A. MINELLI, R. H. THOMAS & A. P. VOGLER (2003): A plea for DNA taxonomy. – *Trends in Ecology and Evolution* 18: 70–74.
- VAN DER MEIJDEN, A., M. VENCES, S. HOEGG & A. MEYER (2005): A previously unrecognized radiation of ranid frogs in southern Africa revealed by nuclear and mitochondrial DNA sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 674–685.
- VAN DER MEIJDEN, A., M. VENCES, S. HOEGG, R. BOISTEL, A. CHANNING & A. MEYER (2007): Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family: Microhylidae) and a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origins. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, im Druck.
- VENCES, M., M. THOMAS, R. M. BONETT & D. R. VIEITES (2005): Deciphering amphibian diversity through DNA barcoding: chances and challenges. – *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Ser. B*, 360: 1859–1868.
- VENCES, M. & D. B. WAKE (2007): Speciation, species boundaries and phylogeography of amphibians. In: HEATWOLE, H. H. & M. TYLER (eds.): *Amphibian Biology*, Vol. 6, Systematics: 2613–2669. – Chipping Norton, Australia (Surrey Beatty & Sons).
- WEISROCK, D. W., T. J. PAPPENFUSS, J. R. MACEY, S. N. LITVINCHUK, R. POLYMENI, I. H. UGURTAS, E. ZHAO, H. JOWKAR & A. LARSON (2006): A molecular assessment of phylogenetic relationships and lineage accumulation rates within the family Salamandridae (Amphibia, Caudata). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 368–383.
- WIENS, J. J. (2007): Book review: *The amphibian tree of life*. – *Quarterly Review of Biology* 82: 55–56.
- WIENS, J. J., J. W. FETZNER, C. L. PARKINSON & T. W. REEDER (2005): Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. – *Systematic Biology* 54: 719–748.

Eingangsdatum: 8.8.2007