

Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae)

Von DANIELA LUTZ, W. BISCHOFF und W. MAYER

Eingegangen am 25. November 1985

Abstract

*Chemosystematic investigations on the position of Lacerta jayakari and the genera
Gallotia and Psammodromus (Sauria; Lacertidae)*

13 species of the genera *Lacerta*, *Psammodromus* and *Gallotia* (*L. erhardii*, *L. filfolensis*, *L. bedriagae*, *L. cappadocica*, *L. jayakari*, *L. vivipara*, *L. trilineata*, *L. agilis*, *P. hispanicus*, *P. algirus*, *G. atlantica*, *G. galloti*, *G. stehlini*) have been examined by means of micro complement fixation tests (albumin) as well as by proteinelectrophoresis concerning 14 genetic loci. The results and their consequences are the follows:

1. *L. cappadocica*, *L. bedriagae*, and *L. erhardii*/*L. filfolensis* are representatives of phylogenetically equivalent groups (subgenera). Their isolation in the Middle Miocene corresponds with the first contacts of the landmasses of Eurasia and Africa.
2. *Lacerta jayakari* may be considered as a representative of a further group equivalent in this aspect; though the immunological results would not exclude a position near the green lizards (subgenus *Lacerta* s. str.).
3. Because of this isolated position of *L. jayakari* for this species (and *Lacerta cyanura*) the subgenus *Omanosaura* subgen. nov. has been established.
4. *Psammodromus hispanicus* and *P. algirus* have probably been isolated of each other since the Middle Miocene, too.
5. The radiation of the genus *Gallotia* corresponds closely with genesis of the Canary Isles.

Einleitung

Lacerta jayakari wurde nach der Erstbeschreibung durch BOULENGER (1887) erst 1916 und 1920 durch denselben Autor ausführlicher charakterisiert. Er gruppierte sie, gemeinsam mit vielen anderen Arten, in seine Sektion IV (*Podarcis*) und vermutete als nächstverwandte Art *Lacerta laevis*. Dies führte dazu, daß *L. jayakari* in den folgenden Jahrzehnten wiederholt als größter Vertreter der Mauereidechsen betrachtet worden ist (vergleiche z. B. PETERS 1967). Auf der Basis zusätzlichen neuen Materials wird die Art von ARNOLD (1972) ausführlich beschrieben. Erstmals werden auch einige ökologische Daten bekannt. ARNOLD (l. c.) sieht keinen Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft mit *L. laevis*, er hält *L. jayakari* vielmehr für eng verwandt mit der von ihm in derselben Arbeit neu beschriebenen *Lacerta cyanura*. Beiden Arten stünde dann die im Länderdreieck Türkei-Iran-Irak lebende *L. cappadocica* am nächsten. In der zitierten und einer weiteren Arbeit (ARNOLD

1973) weist er auf zahlreiche Übereinstimmungen zwischen allen drei Arten hin: Vorhandensein einer zusätzlichen Reihe wenigstens andeutungsweise vergrößerter Schilder auf der Innenseite des Unterarms, Verbleiben der Supratemporalia auf der Parietalplatte, Vorhandensein von zwei Postnasalia, Subdigital Kielung bei *L. cappadocica* und *L. cyanura* und entfernte Ähnlichkeit des Jugendkleides von *L. cyanura* mit dem von *L. cappadocica wolteri*. BÖHME und BISCHOFF (1976) geben erste Hinweise zum Paarungsverhalten von *L. jayakari* und halten die Art für ein mögliches zoogeographisches Bindeglied einer alten Reliktgruppe von Eidechsen. Die Möglichkeit einer Basisgruppe nach REMANE (1952), bestehend aus den *Gallotia*-Arten, den Perleidechsen, *L. princeps* und *L. jayakari*, die jedoch im Sinne HENNIG's (1950) paraphyletischer Natur wäre, diskutierten RYKENA et al. (1977). Neben weiteren ökologischen Daten über *L. jayakari* beschreibt BISCHOFF (1981) erstmals das Paarungsverhalten der Art und weist für sie den Nackenbiß nach. Dieses gleicht völlig dem der Kanareneidechsen der Gattung *Gallotia*. BISCHOFF (l. c.) weist jedoch ausdrücklich darauf hin, daß dieses als plesiomorphes Merkmal keinen Hinweis auf nähere Verwandtschaft zwischen diesen Arten geben kann. Anhand erster immunologischer Tests mit einem *L. lepida*-Antiserum weist ENGELMANN (1982) nach, daß *L. jayakari* serologisch eher in der Nähe der Perleidechse als bei den Kanareneidechsen einzuordnen wäre.

Ein großer Teil der Merkmale, anhand derer BOULENGER (1916, 1920) eine Systematik der Lacertidae erstellte, haben adaptiven Charakter und vermögen somit phylogenetische Beziehungen nicht auszudrücken. So stellen die Arbeiten von BÖHME (1971) und ARNOLD (1973) wichtige Beiträge im Bemühen dar, unter Berücksichtigung möglichst vieler – vor allem nicht-adaptiver – Merkmalskomplexe, eine phylogenetischen Gesichtspunkten gerecht werdende systematische Einordnung der jeweils bearbeiteten Arten zu erreichen. Doch zeigte sich, daß allein mit morphologischen und anatomischen Merkmalen keine wirklich befriedigende Systematik der Lacertidae und besonders der schwierigen Sammelgattung *Lacerta* s. l. erstellt werden kann. Die von Arnold vorgenommene Abtrennung der Kanareneidechsen in der Gattung *Gallotia* ließ sich durch proteinelektrophoretische und immunologische Befunde bestätigen (ENGELMANN und SCHÄFFNER 1981; ENGELMANN 1982; LUTZ und MAYER 1984, 1985). Doch waren die von ihm vorgenommene Angliederung von *L. lepida* und *L. princeps* an die Smaragdeidechsen des Subgenus *Lacerta* s. str. (s. LUTZ und MAYER 1984), sowie ganz besonders seine unnatürliche Sammelgruppe *Lacerta* part II wie die Aufstellung der Gattung *Podarcis* für die Mauereidechsen im eigentlichen Sinne (dies vor allem gegenüber seiner *Lacerta* part II) durchaus nicht überzeugend begründet. Ebenso erscheint heute die Gattung *Psammmodromus* weder in ihrer Stel-

Tabelle 1

Die untersuchten Arten mit den zugehörigen Fundorten

(Die Abkürzungen beziehen sich auf die nachfolgenden Tabellen und Abbildungen)

<i>L. (P.) erhardii</i> (ER)	Naxos	GR
<i>L. (P.) filfolensis</i> (FL)	Malta	M
<i>L. (A.) bedriagae</i> (BE)	Korsika	F
<i>L. (Ap.) cappadocica</i> (CP)	Diyarbakir	TR
<i>L. (O.) jayakari</i> (YA)	Omangebirge	UAE
<i>L. (Z.) vicipara</i> (VP)	Mariazell	A
<i>L. (L.) trilineata</i> (TR)	Ios	GR
<i>L. (L.) agilis</i> (AG)	Orth'Donau	A
<i>Ps. hispanicus</i> (PH)	Agde	F
<i>Ps. algirus</i> (PA)	Almeria	E
<i>G. atlantica</i> (GA)	Fuerteventura	E
<i>G. galloti</i> (GG)	Teneriffa	E
<i>G. stehlini</i> (GS)	Gran Canaria	E

lung innerhalb der Lacertidae noch in ihrem Umfang (s. BÖHME 1971) genügend geklärt. Es ist also sehr wünschenswert, mit weiteren Untersuchungen, vor allem „nicht-adaptiver“ Merkmale, einer Klärung der Stammesgeschichte der Familie Lacertidae näherzukommen. Die vorliegende Arbeit versucht mittels albumin-immunologischer und teilweise auch proteinelektrophoretischer Untersuchungen einen Beitrag in dieser Hinsicht zu leisten.

Material und Methoden

In Tabelle 1 werden die 13 untersuchten Arten mit ihren Fundorten aufgeführt. Gegen die Albumine der folgenden Arten sind Antisera hergestellt worden: *Lacerta (Podarcis) erhardii*, *L. (P.) filifolensis*, *L. (Archaeolacerta) bedriagae*, *L. (Apathya) cappadocica*, *L. jayakari*, *L. (Zootoca) vivipara*, *L. (L.) trilineata*, *L. (L.) agilis*, *Psammodromus hispanicus* und *Gallotia stehlini*.

Albuminisolierung

Plasma, dem als Gerinnungshemmer Natriumcitrat zugesetzt worden war, wurde zunächst mittels Säulenchromatographie mit Sephadex G-25 Coarse entsalzt und dann lyophilisiert. Das Lyophilisat wurde in einem Volumen dest. Wasser gelöst, das ungefähr der Hälfte des ursprünglichen Plasmavolumens entsprach. Mit 0,025 Mol/l HCl wurde das pH auf 6 eingestellt und die Lösung auf eine Mikrosäule (DEAE-Sephadex A-50) aufgebracht. Die Säulenchromatographie wurde wie von CURLING et al. (1977) beschrieben durchgeführt, allerdings wurde das pH des Elutionspuffers auf 4,5 abgesenkt. Die Albuminfraktion wurde wieder mit Sephadex G-25 entsalzt, lyophilisiert und zur weiteren Reinigung auf Stärkegel elektrophoretisch aufgetrennt (Stärke 12 %, Brückenpuffer: 0,22 Mol/l Borsäure, 0,17 Mol/l Tris, 0,005 Mol/l EDTA; Gelpuffer: 10 % Brückenpuffer). Als Sprühreagens zur Sichtbarmachung der Albuminbande wurde das Mg-Salz der 8-Anilino-naphthalinsulfonsäure (0,003 % in Elektrophoresepuffer) verwendet. Die nun im kurzwelligeren UV-Licht gelb fluoreszierende Albuminbande wurde aus dem Gel ausgeschnitten und bei -25°C tiefgefroren. Nach 2 Tagen hatte sich die Konsistenz des Stärkegels derartig verändert, daß das Albumin mittels einer Spritze aus dem Gel ausgepreßt werden konnte. Schließlich wurde das Albumin noch elektrophoretisch (Acrylamid) auf seine Reinheit hin untersucht.

Immunisierung

Die Antisera wurden, wie von LUTZ und MAYER (1984) beschrieben, hergestellt. Gegen die Albumine von *L. vivipara* und *G. stehlini* wurden je vier, gegen alle übrigen je drei Kaninchen immunisiert.

MC'F-Tests

Die Versuche wurden nach den Arbeitsvorschriften von CHAMPION et al. (1974) und ZWILLING (1977) durchgeführt. Die einzelnen Antisera wurden verkehrt proportional zu ihrem Titer gepoolt. Die Titer der Pools betragen zwischen 2100 und 11 000 (die Angaben beziehen sich auf 50 % C'-Fixierung im Peak und eine Inkubationszeit von 18 Stunden bei 4°C).

Proteinelektrophorese

Eidechsen aller in Tabelle 1 aufgeführten Taxa wurden mittels horizontaler Stärkegelelektrophorese auf 14 Genloci hin untersucht. Die Auswahl der Proteine war (mit der Ausnahme Esterase-1 anstatt Muskelprotein-A) dieselbe wie bei LUTZ und MAYER (1984). Die Behandlung der Tiere, Aufarbeitung der Proben, Durchführung der Elektrophoresen sowie Anfärbung der Elektropherogramme erfolgte wie von MAYER und TIEDEMANN (1980) beschrieben. Die aus den Ergebnissen nach NEI (1971) ermittelten genetischen Distanzen D_G für die Arten von *Gallotia* und *Psammodromus*, sowie die Mittelwerte der D_G dieser Arten gegenüber den Arten von *Lacerta* s. l. sind in der Tabelle 2 angegeben.

Tabelle 2

Genetische Distanzen nach Nei (1971)

(ΦL = Durchschnittswert gegenüber den untersuchten Arten von *Lacerta* s. l., übrige Abkürzungen s. Tab. 1)

	ΦL	PA	PH	GA	GG
GS	1.62	1.03	1.03	0.85	0.69
GG	1.25	0.85	1.03	0.44	
GA	1.48	1.03	1.03		
PH	1.41	1.03			
PA	1.67				

Erstellung der Dendrogramme

Die Matrix der ermittelten immunologischen Distanzen ist in Tabelle 3 angegeben, ihr prozentueller Standardfehler (CHAMPION et al. 1975) ist 15,1 %. Um die individuellen Unterschiede der einzelnen Antisera abzugleichen, wurde eine Skalierung der Werte nach der Methode von UZZELL (1982) vorgenommen, wobei die mit dem Antiserum zu *L. trilineata* erhaltenen Werte als Bezugsgrößen eingesetzt worden sind. Die so erhaltene skalierte Matrix weist einen Fehler von nur mehr 8,3 % auf. Soweit vorhanden, wurden die bidirektionalen Distanzen gemittelt. Für die Erstellung von Dendrogrammen nach der Methode von FITCH und MARGOLIASH (1967) benötigt man eine vollständige Matrix, die wir aus den Werten aller Taxa, zu denen Antisera zur Verfügung standen, vermehrt um die Mittelwerte gegenüber *G. galloti/G. atlantica*, erstellten (Tab. 4). Wie die Ergebnisse zeigen, können beide als Artenpaar *G. stehlini* gegenübergestellt werden. Außerdem haben diese Mittelwerte (in Tab. 4 und den Abb. 2 und 3 mit Gga bezeichnet) dasselbe Gewicht wie die ja ebenfalls durch Mittelung je zweier Werte erhaltenen übrigen Distanzen der Matrix der Tab. 4.

Tabelle 3

Gemessene immunologische Distanzen

(Die Skalierungs-Faktoren wurden nach UZZELL [1982] berechnet)

AG	AS									
	ER	FL	BE	CP	PH	GS	YA	VP	AG	TR
ER	0	8	31	17	57	46	47	44	47	41
FL	9	0	32	29	51	48	47	45	45	42
BE	34	32	0	14	38	37	45	35	39	40
CP	34	39	27	0	38	42	44	40	28	28
PH	67	70	67	39	0	43	94	54	56	53
GS	48	59	52	33	38	0	89	44	43	48
YA	63	69	45	38	69	50	0	62	52	54
VP	49	47	39	25	52	49	59	0	40	38
AG	40	39	22	16	38	33	45	30	0	7
TR	40	40	25	22	38	37	44	29	9	0
PA	69	71	69	47	23	46	100	56	56	57
GA	58	68	53	44	48	20	78	65	55	59
GG	54	64	56	39	54	23	89	56	58	57
Skal.- Faktor	1,07	1,06	1,10	1,62	1,49	1,37	1,17	1,24	0,93	1,00

AG = Antigen, AS = Antiserum; restlichen Abkürzungen siehe Tab. 1.

Tabelle 4

Nach Uzzell (1982) korrigierte Matrix
(Abkürzungen s. Tab. 1, Gga = Mittelwert GG/GA, s. auch unter Ergebnisse)

	ER	FL	BE	CP	PH	GS	YA	VP	AG	TR	Gga
ER	-										
FL	9,1	-									
BE	35,2	34,1	-								
CP	31,9	44,1	26,1	-							
PH	78,3	75,0	64,9	59,7	-						
GS	57,2	64,1	53,8	55,4	57,7	-					
YA	61,3	64,1	51,0	56,4	106,3	86,3	-				
VP	53,5	52,8	43,0	44,9	72,1	60,8	72,9	-			
AG	43,2	41,5	30,1	25,9	54,2	42,5	50,4	37,1	-		
TR	41,9	42,2	33,7	31,8	54,7	49,3	52,7	36,9	7,7	-	
Gga	60,0	70,0	59,7	67,0	75,8	29,4	97,7	74,9	52,3	58,0	-

Ohne Berücksichtigung der Werte zu *Ps. algirus* wurden nach FITCH und MARGOLIASH (l. c.) zahlreiche alternative Dendrogramme errechnet. *Ps. algirus* wurde nach der Methode von BEVERLEY und WILSON (1982) jeweils nachträglich eingefügt. Nach Ausscheidung aller Dendrogramme mit negativen Astlängen ergaben sich hinsichtlich der Stellung von *L. jayakari* zwei Gruppen von Bäumen: entweder schließt sich die Art an die „Kleinlacerten“ oder an die Smaragdeidechsen an. Die Unterschiede innerhalb der Gruppen liegen in der relativen Stellung von *Podarcis*, *L. bedriagae* und *L. cappadocica* zueinander bzw. zu *L. vivipara*. Das Dendrogramm mit dem kleinsten Fehler (PRAGER und WILSON 1976) aus der Gruppe *L. jayakari*: „Kleinlacerten“ ist in Abb. 2 ($f = 5,9\%$), jenes aus der Gruppe *L. jayakari*: Smaragdeidechsen in Abb. 3 ($f = 7,1\%$) dargestellt. Die Abstufungen zwischen *Podarcis*, *L. bedriagae* und *L. cappadocica* einerseits und dieser Gruppe, *L. vivipara* und *Lacerta* s. str. andererseits sind durchwegs sehr gering und daher in hohem Maße unsicher. Im Dendrogramm der Abb. 4 haben wir daher Taxa mit solch geringen Abstufungen auf ein gemeinsames zeitliches Niveau gesetzt.

Berechnung der Isolationszeiten

Die Ausrechnung von Isolationszeiten aus Dendrogrammen, die sich aus MC'F-Daten ermitteln lassen, stößt solange auf keine Schwierigkeiten, wie die Evolutionsgeschwindigkeiten auf den einzelnen Ästen des Dendrogramms nur unbedeutend voneinander abweichen. In diesem Fall stellt der nach der Beziehung

$$(1) \quad \Phi = \frac{\sum D_i}{n}$$

(D_i = Distanz des i -ten rezenten Taxons vom letzten gemeinsamen Vorfahren - LGV -, n = Anzahl der Taxa)

errechnete Durchschnittsabstand Φ eines LGV von dessen untersuchten rezenten Nachfahren auch die relative Isolationszeit dar. Im genannten Fall ist es nicht notwendig, die einzelnen relativen Zeitebenen zu skalieren, auch hat die bei Verwendung von Gleichung (1) mehrfache Berücksichtigung von Dendrogrammabschnitten, die mehreren rezenten Taxa gleichzeitig zukommen, keine nennenswerte Bedeutung für das Ergebnis. Eine Berechnung der absoluten Zeiten kann dann nach

$$(2) \quad t = 2\alpha\Phi \text{ (mit } \alpha = 0,6 \text{ Mio Jahre - MAXSON et al. 1975)}$$

erfolgen.

Für den Fall von stärker unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeiten führt diese Vorgangsweise jedoch nicht zu befriedigenden Ergebnissen. Erste Ansätze zur Abgleichung solcher Unterschiede stammen von SARICH und WILSON (1967), SARICH (1969) und WALLACE et al. (1973):

Offenbar ist der Unterschied des LGV von A und B in Abb. 1

$$(3) \quad \Phi_{AB} = \frac{a+b}{2}$$

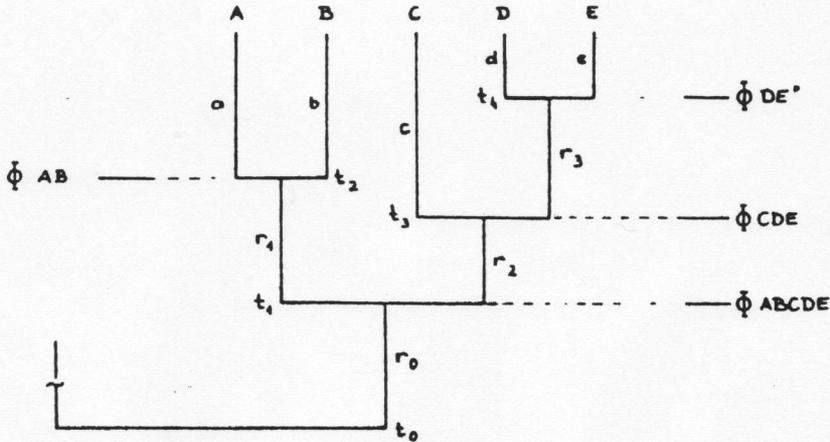


Abb. 1. Schema zur Erklärung der Berechnung der Isolationszeiten

Wenn wir davon ausgehen, daß in gleichen Zeiten durchschnittlich gleich viele Änderungen auftreten, läßt sich das Alter des LGV von A und B mit

$$(4) \quad t_2 = t_1 \frac{\Phi_{AB}}{\Phi_{AB} + r_1}$$

dann berechnen, wenn t_1 bereits bekannt ist. Diese Beziehung berücksichtigt nicht nur die Anzahl der Evolutionsschritte, die vom LGV zu den Taxa A und B führen, sondern auch die Größe von r_1 des im Dendrogramm nach unten führenden Astes. Die von uns angewendete Methode stellt eine konsequente Weiterentwicklung dieses Ansatzes dar.

Das Verhältnis der Zeiten t_2 zu t_1 ist entsprechend Gl. (4)

$$(5) \quad Q_{AB} = \frac{\Phi_{AB}}{\Phi_{AB} + r_1}$$

Unter der genannten Annahme, daß in gleichen Zeiten durchschnittlich gleich viele Veränderungen auftreten, ist – bezogen auf die Zeit $t_1 - Q_{AB}$ sowohl die relative Zeitdauer des Abschnittes a als auch des Abschnittes b, und $(1 - Q_{AB})$ ist die relative Zeitdauer des Abschnittes r_1 . Dieselben Überlegungen gelten bezüglich der Dendrogrammabschnitte d, e und r_3 . Um im Gegensatz zu einer Berechnung gemäß Gl. (1) eine zweifache Berücksichtigung von r_3 zu vermeiden, müssen wir zur Ermittlung von Φ_{CDE} die Summe aller Distanzen „oberhalb“ t_3 durch die Summe aller den Einzelabschnitten entsprechenden relativen (bezogen auf t_3) Zeiten dividieren. Es ergibt sich somit

$$(6) \quad \Phi_{CDE} = \frac{c + r_3 + d + e}{1 + (1 - Q_{DE}) + Q_{DE} + Q_{DE}} = \frac{c + r_3 + d + e}{2 + Q_{DE}}$$

und weiter analog Gl. (5)

$$(7) \quad Q_{CDE} = \frac{\Phi_{CDE}}{\Phi_{CDE} + r_2}$$

Bezogen auf das nächstältere Zeitniveau t_1 ergeben sich die relativen Zeitlängen (t_{rel}) der einzelnen Dendrogrammabschnitte mit $t_{rel}(a) = t_{rel}(b) = Q_{AB}$, $t_{rel}(r_1) = (1 - Q_{AB})$, $t_{rel}(r_2) = (1 - Q_{CDE})$, $t_{rel}(c) = Q_{CDE}$, $t_{rel}(d) = t_{rel}(e) = Q_{CDE} \cdot Q_{DE}$ und $t_{rel}(r_3) = (Q_{CDE} - Q_{CDE} \cdot Q_{DE})$.

Allgemein ergibt sich für die Berechnung des Wertes für Φ :

$$(8) \quad \Phi = \frac{\sum x}{\sum t_{rel}}$$

und für Q:

$$(9) \quad Q = \frac{\Phi}{\Phi + r}$$

Mit der Beziehung $t_2 = Q \cdot t_1$ lassen sich die Zeiten für alle Verzweigungsstellen eines Dendrogramms relativ zu einem beliebigen Zeitniveau errechnen.

Diskussion

Nach dem im Abschnitt „Berechnung der Isolationszeiten“ angegebenen Verfahren können wir für alle Verzweigungsstellen in den Dendrogrammen relative Zeitniveaus angeben, für absolute Zeitangaben bedarf es der Festlegung des absoluten Alters irgendeiner Verzweigungsstelle. Die Verzweigungsstelle mit den meisten Einzeldaten ist die Aufspaltung in die Entwicklungslinien, die z. B. zu *L. trilineata* einerseits und *L. erhardii* andererseits führen. Der letzte gemeinsame Vorfahre aller hier untersuchten *Lacerta*-Arten hat eine durchschnittliche immunologische Distanz ($\Phi_{Lacerta}$) von 24,2 (Abb. 2) bzw. von 23,1 units (Abb. 3). Eine Berechnung des Alters nach der herkömmlichen Beziehung der Gleichung (2) würde entsprechend zu 29 bzw. 27 Mio Jahren führen. Die in die Berechnung eingegangenen Distanzwerte sind jedoch nicht Meßwerte, sondern skalierte Werte, die vor allem von der absoluten Größe der mit dem *L. trilineata*-Antiserum erzielten Di-

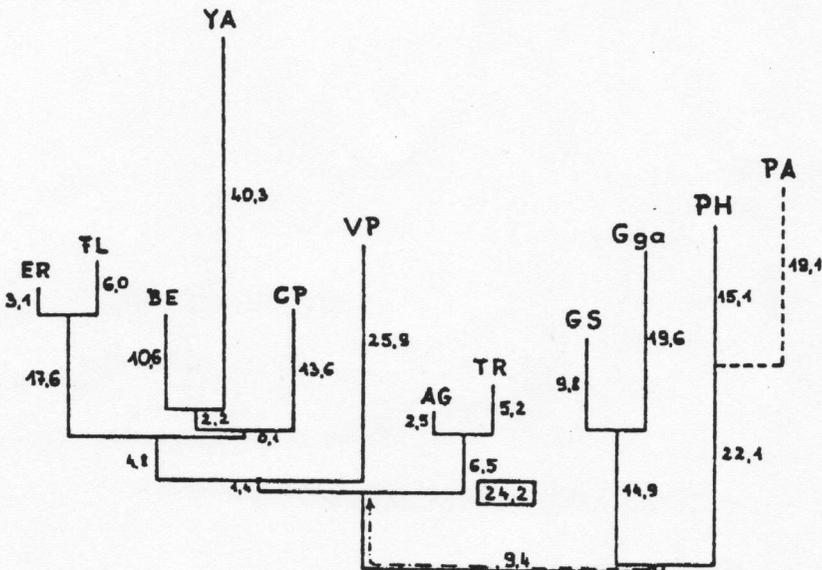


Abb. 2. Dendrogramm konstruiert nach FITCH und MARGOLIASH (1967) und BEVERLEY und WILSON (1982). Fehler nach PRAGER und WILSON (1976) $f = 5,9\%$. Die Zahlen geben die Länge der Äste in immunologischen units an, die eingekreiste Zahl entspricht dem zeitlichen Niveau des LGV der untersuchten Arten von *Lacerta* s. l. (Abkürzungen s. Tab. 1 und 4)

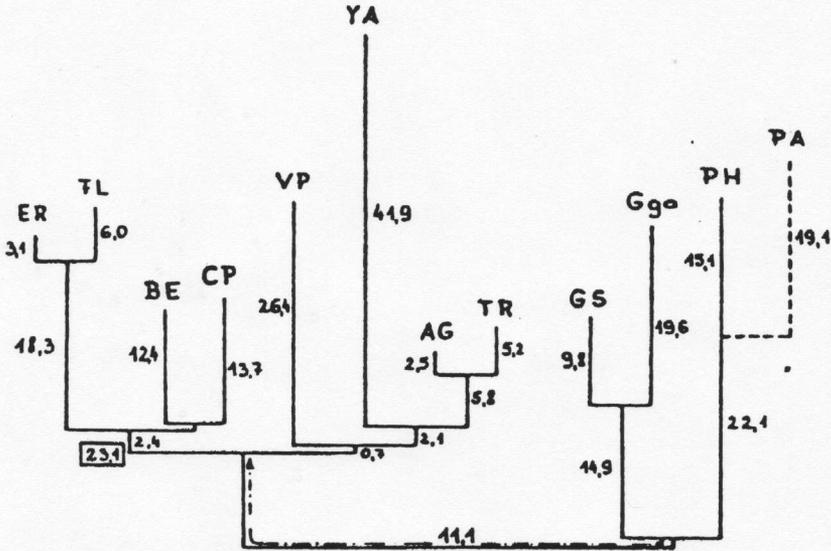
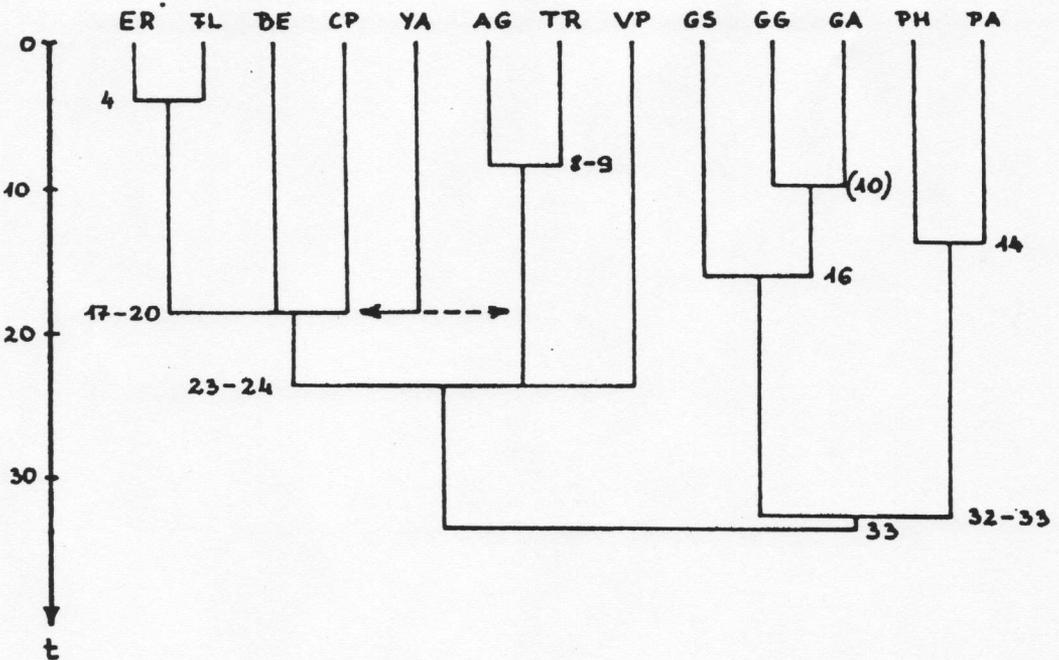


Abb. 3. Dendrogramm konstruiert nach FITCH und MARGOLIASH (1967) und BEVERLEY und WILSON (1982). Fehler nach PRAGER und WILSON (1976) $f = 7,1\%$. (Abkürzungen s. Tab. 1 und 4, Zahlenangaben s. Abb. 2)



/Mio Jahre/

Abb. 4. Stammesgeschichtliche Beziehungen der untersuchten Arten anhand elektrophoretischer und albuminimmunologischer Resultate. Die wahrscheinlichste Stellung von *Lacerta jayakari* ist mit \leftarrow , die weniger wahrscheinliche Stellung mit \dashrightarrow dargestellt. Die angegebenen Zahlen geben die geschätzten Isolationszeiten an. (Abkürzungen s. Tab. 1)

stanzen abhängen. Daher würden mit diesem Antiserum erhaltene durchschnittlich zu hohe oder zu niedrige Werte zu einer entsprechenden Über- oder Unterschätzung aller Isolationszeiten führen. Der Durchschnitt der Skalierungsfaktoren aller Antisera ist nun tatsächlich 1,2, was dafür spricht, daß das als Standard verwendete Antiserum gegen das Albumin von *L. trilineata* um etwa 20 % zu hohe Werte gibt, weshalb bei der Berechnung

der Isolationszeiten um diesen Faktor korrigiert werden muß. Wir nehmen daher für den LGV der hier untersuchten *Lacerta*-Arten ein Alter von 23 bis 24 Mio Jahren an. Daraus ließen sich für alle übrigen Verzweigungsstellen die Isolationszeiten errechnen.

In einem zeitlichen Bereich, der etwa 17 bis 20 Mio Jahre zurückliegt, haben offenbar zahlreiche Evolutionslinien innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* s. l. ihren Ursprung. Es sind dies die Untergattungen *Podarcis*, *Archaeolacerta* (unter Ausschluß von *L. graeca*), *L. graeca* selbst (LUTZ und MAYER 1985), *Timon* (LUTZ und MAYER 1984) sowie *Apathya* (*L. cappadocica*) und sehr wahrscheinlich auch *L. jayakari* (siehe unten). Diese starke Radiation der Lacertidae im westpaläarktischen Raum trifft zeitlich mit dem ersten Kontakt zwischen Afrika und Eurasien zusammen (Hsü et al. 1977). Sei es nun, daß die Vorfahren in Afrika oder auch in Eurasien gelebt hatten, sie konnten nun erstmals in größerem Umfang den anderen Kontinent erreichen. Wir neigen zu der Ansicht, daß auch die Trennung von *Ps. algirus* und *Ps. hispanicus* auf die oben erwähnten geologischen Vorgänge zurückzuführen ist. Seither entwickelte sich *Ps. hispanicus* auf der Iberischen Halbinsel. *Ps. algirus* ist dagegen nach BÖHME (1981) eindeutig nordafrikanischen Ursprungs und mit Sicherheit erst in jüngerer Zeit nach Europa gelangt. Gegenwärtig ist die Art offensichtlich noch im Begriff, ihr europäisches Areal auszuweiten. Die anscheinend mit *Ps. hispanicus* näher verwandten nordafrikanischen Arten *Ps. blanci* und *Ps. microdactylus* standen für unsere Untersuchungen leider nicht zur Verfügung, doch könnte man ihre Abtrennung von *Ps. hispanicus* vielleicht mit der Austrocknung des Mittelmeeres in Zusammenhang bringen. Die in den Dendrogrammen dargestellte Verzweigung zwischen *Ps. hispanicus* und *Ps. algirus* (durchschnittliche immunologische Distanz zum LGV ca. 17 units) ist nur durch eine unidirektional gemessene Distanz belegt, also sehr wenig gesichert. Zusätzlich ist die relativ hohe genetische Distanz von 1,0 (liegt im selben Bereich wie die Distanz zu den *Gallotia*-Arten) ein Hinweis dafür, daß wir das Isolationsalter der beiden Arten etwas höher als in Abb. 4 angegeben ansetzen sollten.

Hingegen müssen wir die mit etwa 16 Mio Jahren errechnete Isolationszeit zwischen *Gallotia stehlini* und den Arten *G. galloti* und *G. atlantica* sicherlich anders interpretieren. Studien zur Entstehungsgeschichte der Kanarischen Inseln zeigen, daß Gran Canaria (das Areal von *G. stehlini*) etwa 16 Mio Jahre alt ist, während Teneriffa (Vorkommen von *G. g. galloti*, der von uns untersuchten Subspezies) mit etwa 15 Mio Jahren etwas jünger zu sein scheint. Demgegenüber besitzen die Ostinseln Fuerteventura und Lanzarote (*G. atlantica*) seit etwa 35 Mio Jahren übermeerische Anteile (ABDEL-MONEM et al. 1971 und 1972; MITCHELL-THOMÉ 1976; SCHMINCKE 1976 und 1982). Die Isolationszeit von *G. stehlini* stimmt somit mit dem Alter der von ihr besiedelten Insel ebenso genau überein wie die Isolationszeit der gesamten Gattung *Gallotia* mit dem geologischen Alter der Ostinseln. Dieses Ergebnis hat eine bemerkenswerte Parallele in den Resultaten, die JOGER (1984) mit Hilfe des Präzipitintests mit Antialbuminseren für die kanarischen Geckos erhielt: Er errechnete für die makaronesischen *Tarentola*-Arten ebenfalls eine Isolationszeit von ca. 35 Mio Jahren gegenüber ihren festländischen Verwandten. Bisher wurde *G. atlantica* eine gewisse Sonderstellung zugebilligt, da sie äußerlich vom Gesamtbild der Gattung am meisten abweicht (PETERS 1961 und BISCHOFF 1985). Die genetische Distanz zwischen ihr und *G. galloti* ist jedoch deutlich kleiner als zwischen beiden und *G. stehlini*. Auch die ausgezeichnete Übereinstimmung der immunologischen Distanzen zwischen *G. stehlini* und den beiden anderen Arten spricht dafür, daß *G. galloti* und *G. atlantica* miteinander am nächsten verwandt sind. Anhand der genetischen Distanz von 0,44 wollen wir vorsichtig eine Isolationszeit von etwa 10 Mio Jahren abschätzen. Somit scheint es, daß im Bereich der Ostinseln zunächst die Ausgangsform aller kanarischen Lacertidae angesiedelt war. Von dort wurde zuerst die nächstjüngere Insel Gran Canaria und einige Mio Jahre später, wiederum von dort aus, die Insel Teneriffa besiedelt (Abb. 5). Bei den Besonderheiten von *G. atlantica* scheint es sich somit wohl in erster Linie um Anpassungen an ihren ariden Lebensraum zu handeln.

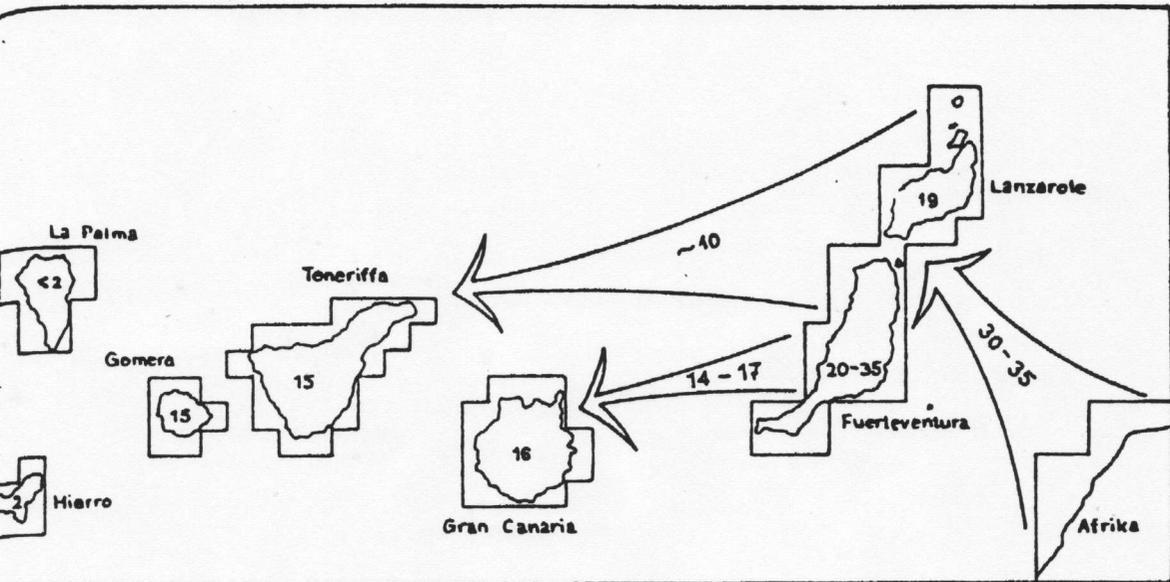


Abb. 5. Schematische Darstellung einer möglichen Besiedlung der Kanarischen Inseln durch die Gattung *Gallotia*. Die Pfeile geben die vermutete Ausbreitungsrichtung an, wobei die Zahlen auf den Zeitraum der Ausbreitung hinweisen. Die kleinen Zahlen auf den Inseln verweisen auf deren geologisches Alter. (Zeichnung U. BOTT, Museum Alexander Koenig, Bonn)

In den Dendrogrammen haben wir die Gattungen *Gallotia* und *Psammodromus* als Schwestergruppen dargestellt und sie gemeinsam *Lacerta* s. l. gegenübergestellt. Die albuminimmunologischen Ergebnisse konnten keine Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Genera untereinander liefern. Doch sowohl die proteinelektrophoretischen Daten (Tab. 2) als auch eine Reihe von Gemeinsamkeiten im Skelett und am Hemipenis zwischen *Gallotia*- und den kleinen *Psammodromus*-Arten (ARNOLD 1973) sowie die Tatsache, daß alle Arten dieser beiden Gattungen ganz im Gegensatz zur überwiegenden Mehrheit aller Lacertidae als abgeleitetes Merkmal eine deutlich wahrnehmbare Stimme besitzen, sprechen für eine engere Verwandtschaft zwischen *Psammodromus* und *Gallotia*.

Lacerta jayakari entspringt, wie die albuminimmunologischen Ergebnisse zeigen, unmittelbar der Radiation der Gattung *Lacerta* s. l. So scheint sogar ihre Abtrennung vor der Aufspaltung der Entwicklungslinien, die zu *Lacerta* s. str., *L. vivipara* und z. B. den Mauereidechsen führen, äußerst unwahrscheinlich (negative Astlängen in den Dendrogrammen!). Hingegen können wir anhand unserer Resultate nicht sicher entscheiden, ob wir *L. jayakari* besser den „Kleinlacerten“ oder den Smaragdeidechsen anschließen sollten. Für die erste Möglichkeit sprechen allerdings zahlreiche Fakten, so daß wir sie als sehr wahrscheinlich ansehen müssen (siehe Dendrogramme der Abb. 2 bis 4). So ist der Fehler des Dendrogramms der Abb. 2 mit 5,9 % bedeutend kleiner als der Fehler des Dendrogramms der Abb. 3 mit 7,1 %. Hinzu kommen noch die in der Einleitung aufgeführten morphologischen Übereinstimmungen zwischen *L. jayakari* und speziell *L. cappadocica*. Als weitere Ähnlichkeit sei hier noch eine Verhaltensweise aus der innerartlichen Kommunikation aufgeführt: Als Beschwichtigungsgebärde kreist *L. jayakari* weit ausholend mit dem dem Partner zugewandten Arm. *L. cappadocica* kreist mit beiden Armen (NETTMANN und RYKINA, mündl. Mitt.) oder auch nur mit einem Arm (BÖHME, mündl. Mitt.). Diese Verhaltensweise konnten wir jüngst auch bei *L. bedriagae* beobachten. Das Armkreisen entspricht offenbar dem Treteln vieler anderer Lacertidae. Eine Schwierigkeit für die widerspruchsfreie Eingliederung von *L. jayakari* sowohl gemäß Abb. 2 als auch Abb. 3 stellt die Tatsache dar, daß die Art zum Unterschied zu allen ande-

ren Arten von *Lacerta* s. l. bei der Paarung den plesiomorphen Nackenbiß zeigt. Jedoch scheint der abgeleitete Flankenbiß in der Familie Lacertidae vielfach unabhängig entstanden zu sein. So ergaben neueste Beobachtungen für *Psammodromus hispanicus* den Nachweis, daß die Art bei der eigentlichen Paarung zwar den Nackenbiß benutzt, das Männchen sich vorher aber zeitweilig im Flankenbereich festbeißen kann (IN DEN BOSCH 1986). Diese Verhältnisse entsprechen recht gut, allerdings genau umgekehrt, den Gegebenheiten bei *L. vivipara* (MORTENSEN 1887; VERBEEK 1972). Beide Arten zeigen die Möglichkeit des Wandels vom Nacken- zum Flankenbiß auf, den *Ps. hispanicus* noch nicht, *L. vivipara* dagegen bereits erreicht hat.

Allen Entwicklungslinien innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* s. l., für die wir durchweg einen Ursprung im mittleren Miozän annehmen dürfen, steht nach bisheriger Auffassung – mit Ausnahme von *L. jayakari* – der Rang von Gattungen oder Untergattungen zu. Gemäß dem Umfang der vorliegenden Studie sind dies *Podarcis*, *Archaeolacerta*, *Apathya*, *Zootoca* und *Lacerta* s. str. Wenn wir uns dafür entschieden haben, diese Gruppierungen als Untergattungen zu behandeln, und daher eine Sammelgattung *Lacerta* s. l. weiter akzeptieren, so hat dies rein praktische Gründe. Im Moment sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zu vieler Arten noch zu wenig bekannt, weshalb die stückweise Herausnahme von Arten oder Artengruppen aus *Lacerta* zwangsläufig eine taxonomische Einheit mit paraphyletischem Charakter hinterlassen würde (siehe LUTZ und MAYER 1985).

Leider war es uns wegen der großen Seltenheit von *L. cyanura* nicht möglich, auch diese Art in die chemosystematische Untersuchung mit einzubeziehen, doch sprechen viele Hinweise dafür, sie in unmittelbare Nähe von *L. jayakari* zu stellen (ARNOLD 1972 und 1973). Die auffälligen äußeren Unterschiede zwischen beiden Arten sind wahrscheinlich eine Folge unterschiedlicher ökologischer Einnischung im selben Areal. Im folgenden wollen wir für *Lacerta jayakari* – und mit ihr gemeinsam *L. cyanura* – eine neue Untergattung aufstellen:

Omanosaura subgen. nov.

Species typica: *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887.

Diagnose: *Omanosaura* besitzt jederseits 2 Postnasalia und 5 bis 7 Supralabialia vor dem Suboculare. Ein Massetericum ist nie vorhanden, und das Tympanicum ist sehr klein. Das Collare ist sehr schmal, und die Caudalia sind stark gekielt. Im Unterschied zu *Podarcis* besitzt *Omanosaura* stark entwickelte Hautfalten beiderseits des Halses. Von *Podarcis* (sensu ARNOLD 1973), *Archaeolacerta*, *Timon* und *Apathya* unterscheidet sich die neue Untergattung durch das an seiner Vorderkante zweifach eingebuchtete Frontale und die granuläre Temporalbeschuppung, von all diesen Arten, außer *Apathya*, auch dadurch, daß die Supratemporalia auf der Parietalplatte liegen. Im Unterschied zu allen anderen palaearktischen Lacertidae folgen dem großen ersten Supratemporale mehrere kleinere, die stets mit abgeschrägten Rändern aufeinanderstoßen, befindet sich auf der Innenseite des Unterarms eine zusätzliche Reihe vergrößerter Schilder, und ist eine sehr stark ausgebildete Hemipenisarmatur (sensu ARNOLD 1973) vorhanden. Die Anzahl der Praesakralia ist sehr konstant und niedrig (25 bei den Männchen und 26 bei den Weibchen) – der größte Teil dieser Angaben nach ARNOLD (1972 und 1973).

Beziehungen: Die nächstverwandten Arten werden durch die Mauereidechsen (*Podarcis*), die europäischen Felseidechsen (*Archaeolacerta*), die Perleidechsen (*Timon*) und *Lacerta cappadocica* (*Apathya*) repräsentiert, die, wie *Omanosaura*, im mittleren Miozän ihre Ausgangsbasis haben.

Eingeschlossene Arten: *Lacerta (Omanosaura) jayakari* Boulenger, 1887 und die sympatrische *Lacerta (Omanosaura) cyanura* Arnold, 1972. Beide Arten weisen gemeinsam eine Reihe abgeleiteter morphologischer Merkmale auf (siehe Diagnose), die an ihrer engen Verwandtschaft kaum einen Zweifel lassen.

Derivatio nominis: Beide Eidechsenarten leben ausschließlich im Omegebirge im Osten der Arabischen Halbinsel.

jedoch
 igt em-
 nus den
 irt, das
 i Busch
 n Geg-
 igen die
 us noch
 die wir
 shriger
 rgatun-
 laccra,
 e Grup-
 erta s. l.
 wandt-
 ckweise
 omische
 r 1985),
 h, auch
 prechen
 LD 1972
 rschun-
 lgenden
 ntergat-

Dankagung
 Die vorliegende Arbeit wurde vom Jubiläumsfonds der Österreichischen Nationalbank Nr. 2154 und vom Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung Nr. 5211 finanziert und vom Österreichischen Nationalbank Nr. 2154 finanziert.

Zusammenfassung

13 Arten aus den Gattungen *Laccra*, *Psammodromus* und *Gallioia* (*L. erhardii*, *L. fiffolensis*, *L. bednagae*, *L. cappadocica*, *L. jayakari*, *L. vicipara*, *L. trilineata*, *L. agilis*, *P. hispanicus*, *P. algerius*, *G. alantica*, *G. gallioi*, *G. sieblini*) wurden mittels Mikro-Komplement-Fixierungs-Tests (Albumin) sowie protein-elektrophoretisch hinsichtlich 14 Genloci untersucht. Die Ergebnisse und ihre Konsequenzen sind:
 1. *L. cappadocica* und *L. erhardii*/*L. fiffolensis* sind Repräsentanten äquivalenter Verwandtschaftsgruppen (subgenera), deren Isolierung im mittleren Miozän zeitlich korreliert ist mit dem ersten Kontakt der Landmassen Eurasiens und Afrikas.
 2. Als Repräsentant einer weiteren in dieser Hinsicht äquivalenten Gruppe wird *Laccra jayakari* aufgefaßt, obwohl die immunologischen Ergebnisse auch eine Stellung in der Nähe der Sma-ragdeidechsen (Subgenus *Laccra* s. str.) nicht ausschließen lassen.
 3. Aufgrund dieser isolierten Stellung von *L. jayakari* wird für die Art (und *Laccra cyanura*) die Unterartung *Omanosaura* subgen. nov. errichtet.
 4. *Psammodromus hispanicus* und *P. algerius* sind wahrscheinlich auch seit dem mittleren Miozän voneinander isoliert.
 5. Die Radiation der Gattung *Gallioia* ist zeitlich eng mit der Entstehungsgeschichte der Kanarischen Inseln verknüpft.

Résumé

Recherches chimiques à l'égard de la position de *Laccra jayakari* et des genres *Gallioia* et *Psammodromus*

13 espèces des genres *Laccra*, *Psammodromus* et *Gallioia* (*L. erhardii*, *L. fiffolensis*, *L. bednagae*, *L. cappadocica*, *L. jayakari*, *L. vicipara*, *L. trilineata*, *L. agilis*, *P. hispanicus*, *P. algerius*, *G. alantica*, *G. gallioi*, *G. sieblini*) ont été examinées par recherches du micro-complément-fixation et de la comparaison électrophorétique de protéines de 14 locus génétiques. Les résultats et leur conséquences sont comme suit:
 1. *L. cappadocica*, *L. bednagae*, et *L. erhardii*/*L. fiffolensis* appartiennent aux groupes de parenté équivalents (sous-genres) dont l'isolation au miocène moyen coïncide avec le premier contact entre les continents d'Afrique et de l'Eurasie.
 2. *L. jayakari* est interprété comme un représentant d'une autre groupe isolée équivalente aux groupes mentionnés ci-dessus, mais les résultats immunologiques n'excluent pas pour cette espèce une position en proximité aux lézards verts (sous-genre *Laccra* s. str.).
 3. Par la raison de cette position relativement isolée, le sous-genre *Omanosaura* subgen. nov. est inventé pour *Laccra jayakari* (et pour *Laccra cyanura*).
 4. *Psammodromus hispanicus* et *P. algerius*, aussi, sont probablement isolés l'un de l'autre depuis le miocène moyen.
 5. La radiation du genre *Gallioia* est intimement liée à la genèse des îles Canaries.

Literatur

ABDEL-MONEM, A.; WATKINS, N. D.; GAST, P. W., 1971: Potassium-argon ages, volcanic stratigraphy, and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, and La Gomera. Am. J. Sci. 271, 490-521.
 -- -- 1972: Potassium-argon ages, volcanic stratigraphy and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Tenerife, La Palma, and Hierro. Am. J. Sci. 272, 855-875.
 ARNOLD, E. N., 1972: Lizards with northern affinities from the mountains of Oman. Zool. Meded. Leiden 47, 111-128.
 -- 1973: Relationships of the palaearctic lizards assigned to the genera *Laccra*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), London, 25 (8), 291-366.
 BEVERLY, S. M.; WILSON, A. C., 1982: Molecular Evolution in *Drosophila* and higher Diptera I. Micro-Complement fixation studies of a larval hemolymph protein. J. Mol. Evol. 18, 251-264.

- BISCHOFF, W., 1981: Freiland- und Terrarienbeobachtungen an der Omancidechse, *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 (Reptilia: Sauria: Lacertidae). Z. Kölner Zoo 24, 135-143.
- (1985): Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (Peters und Doria, 1882) (Lacertidae). Bonn. zool. Beitr. 36, 489-506.
- BÖHME, W., 1971: Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 9, 187-223.
- 1981: *Psammotromus algirus* (Linnaeus, 1766) - Algerischer Sandläufer. In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Hrsg. von W. BÖHME. Bd. 1, 479-491. Wiesbaden: Akad. Verlagsges.
- BÖHME, W.; BISCHOFF, W., 1976: Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. Salamandra, Frankfurt/M., 12 (3), 109-119.
- BOSCH, H. A. J. IN DEN, 1986: Zur Fortpflanzung und zum sozialen Verhalten von *Psammotromus hispanicus* Fitzinger, 1826, nebst einigen Bemerkungen zu *Psammotromus algirus* (L., 1766) (Sauria: Lacertidae). Salamandra, Bonn, 22 2/3 (im Druck).
- BOULENGER, G. A., 1887: Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). Ed. 2, vol. 3. London.
- 1916: On the Lizards allied to *Lacerta muralis*, with an Account of *Lacerta agilis* and *L. parva*. Transact. zool. Soc. London 21 (1) 1-105.
- 1920: Monograph of the Lacertidae. Vol. 1, 1-352. London.
- CHAMPION, A. B.; PRAGER, E. M.; WACHTER, D.; WILSON, A. C., 1974: Micro-Complement fixation. In: Biochemical and Immunological Taxonomy of Animals. Ed. by C. A. WRIGHT. London: Acad. Press. pp. 397-416.
- CHAMPION, A. B.; SODERBERG, K. L.; WILSON, A. C., 1975: Immunological Comparisons of Azurins of Known Amino Acid Sequences. Dependence of Cross-Reactivity upon Sequence Resemblance. J. Mol. Evol. 5, 291-305.
- CURLING, J. M.; BERGLÖF, J.; LINDQUIST, L. O.; ERIKSON, S., 1977: A Chromatographic Procedure for the Purification of Human Plasma Albumin. Vox. Sang. 33, 97-107.
- ENGELMANN, W.-E.; SCHÄFFNER, H., 1981: Serologisch-immunologische Untersuchungen innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* (Sauria, Lacertidae). Zool. Jb. Syst. 108, 139-161.
- ENGELMANN, W.-E., 1982: Der Einsatz serologisch-immunologischer Methoden in der Lacerten-Taxonomie. Acta Vert. Hung. 21, 111-115.
- FITCH, M. W.; MARGOLIAS, E., 1967: Construction of phylogenetic trees. Science 155, 279-284.
- HENNIG, W., 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.
- HSÜ, K. J.; MONTADERT, L.; BERNULLI, D.; CITA, M. B.; ERIKSON, A.; GARRISON, R. E.; KIDD, R. B.; MELIERES, F.; MULLER, C.; WRIGHT, R., 1977: History of the Mediterranean Salinity Crises. Nature 267, 399-403.
- JOGER, U., 1984: Die Radiation der Gattung *Tarentola* in Makaronesien (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt/M. 71, 91-111.
- LUTZ, D.; MAYER, W., 1984: Albumin-immunologische und protein-elektrophoretische Untersuchungen zur systematischen Stellung von *Lacerta lepida* Daudin und *Lacerta princeps* Blanford (Sauria, Lacertidae). Zool. Anz., Jena, 212, 95-104.
- (1985): Albumin Evolution and its Phylogenetic and Taxonomic Implications in several Lacertid Lizards. Amph.-Rept. 6, 53-61.
- MAXSON, L.; SARICH, V.; WILSON, A. C., 1975: Continental Drift and the Use of Albumin as Evolutionary Clock. Nature 255, 397-400.
- MAYER, W.; TIEDEMANN, F., 1980: Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis*. I. Die *Podarcis*-Formen der griechischen Inseln Milos und Skiros. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 18, 147-152.
- MITCHELL-THOMÉ, R. C., 1976: Geology of the middle atlantic islands. Beitr. reg. Geol. Erde 12, 1-382.
- MORTENSEN, H., 1887: Die Begattung der *Lacerta vivipara* Jacq. und *Lacerta agilis* Wolf. Zool. Anz., Leipzig, 10, 461-464.
- NEI, M., 1971: Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. Amer. Natur. 105, 385-398.
- PETERS, G., 1961: Die Perleidechse (*Lacerta lepida* Daudin) gehört zum Subgenus *Gallotia* Boulenger. Mitt. zool. Mus., Berlin, 37, 271-284.
- 1967: Kriechtiere. In: Urania Tierreich. 4, 355-507. Leipzig, Jena, Berlin.
- PRAGER, E. M.; WILSON, A. C., 1976: Congruency of phylogenies derived from different proteins: A molecular analysis of the phylogenetic position of Cracid birds. J. Mol. Evol. 9, 45-57.
- REMANE, A., 1952: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.
- RYKENA, S.; NETTMANN, H.-K.; BINGS, W., 1977: Zur Biologie der Zagros-Eidechse, *Lacerta princeps* Blanford, 1874. I. Beobachtungen im Freiland und im Terrarium an *Lacerta princeps*

- kurdistanica Suchov 1936 (Reptilia: Sauria: Lacertidae). Salamandra, Frankfurt/M., 13, 174-184.
- SARICH, V., 1969: Pinniped origins and the rate of evolution of carnivore albumins. Syst. Zool. 18, 286-295.
- SARICH, V.; WILSON, A. C., 1967: Immunological time scale for hominid evolution. Science 158, 1200-1203.
- SCHMINCKE, H.-U., 1976: The geology of the Canary Islands. In: Biogeography and ecology in the Canary Islands. Den Haag: Junk. pp. 67-184.
- 1982: Volcanic and chemical evolution of the Canary Islands. - In: Geology of the Northwest African Continental Margin. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. pp. 273-306.
- UZZELL, T., 1982: Immunological relationships of western palearctic water frogs (Salientia: Ranidae). Amph.-Rept. 3, 135-143.
- VERBEEK, B., 1972: Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen. Bonn. zool. Beitr. 23, 122-151.
- WALLACE, D. G.; KING, M.-C.; WILSON, A. C., 1973: Albumin differences among ranid frogs: Taxonomic and phylogenetic implications. Syst. Zool. 22, 1-13.
- ZWILLING, R., 1977: Immunologisches Praktikum. Stuttgart, New York: G. Fischer.

Anschriften der Verfasser: Dr. DANIELA LUTZ und Dr. WERNER MAYER, Institut für Medizinische Chemie, Währingerstr. 10, A-1090 Wien, Österreich; WOLFGANG BISCHOFF, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn 1, BRD

Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Cephalisation, Telencephalisation und Neocorticalisation bei Mustelidae

Von M. RÖHRS¹

Eingegangen am 9. Januar 1986

Abstract

Cephalisation, Telencephalisation and Neocorticalisation within Mustelidae

Studied were the interspecific relationships between brain weight and body weight, volume of telencephalon and body weight, volume of neocortex and body weight. The allometric lines of *Mustela nivalis*, *Mustela putorius* and *Mustela vison* have been used as reference lines (100) to determine cephalisation, telencephalisation and neocorticalisation of the studied species. Within the family Mustelidae values for cephalisation reach from 65 (*Mephitis mephitis*) to 260 (*Pteronura brasiliensis*). Higher cephalisation is correlated with even higher telencephalisation and neocorticalisation: Values for *Mustela nivalis* 99, 98, 102, for *Pteronura brasiliensis* 260, 271, 308. The differences in cephalisation, telencephalisation and neocorticalisation correspond partially with the biology of the species. Ground living species have a lower cephalisation, their olfactory system is quite good developed. In tree living and climbing species cephalisation and neocorticalisation is higher; the optical system is of more importance. Otters show a reduction of the olfactory system, high cephalisation and neocorticalisation.

Within the ground living species *Conepatus chinga* and *Taxidea taxus* have a very high cephalisation, within the climbing species *Eira barbara* and within the Lutrinae *Pteronura brasiliensis*. Biological interpretations for these species with high cephalisation - in comparison with their related species - are difficult.

¹ Mit Unterstützung des Niedersächsischen Ministeriums für Wissenschaft und Kunst.