

Aus dem Institut für Medizinische Chemie der Universität Wien, Österreich

## Chemosystematische Untersuchungen zur Phylogense der Sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae)

Von W. MAYER und DANIELA LUTZ

### Abstract

*Chemosystematic investigations concerning the phylogeny of the collective genus Lacerta (Reptilia: Sauria: Lacertidae)*

Investigated the albumins from 31 species and subspecies of the genus *Lacerta* s.l. by means of the immunological technique Micro-Complement-fixation. Dendrograms were computed by means of the Fitch-Margoliash algorithm. Moreover the taxa of the *Lacerta saxicola* and the *Lacerta danfordi* complexes were analyzed by electrophoresis concerning 14 genetic loci. The results were discussed together with karyological and genitalmorphological data so far known yielding the following relationships:

*Lacerta graeca* shows a closer relationship to the subgenus *Podarcis* as does the quite closely related species pair *L. dugesii* and *L. perspicillata*. *Lacerta laevis* probably is connected closely to *Podarcis*, too. *Lacerta parva* shows a closer relationship to the "small lizards" than to the subgenus *Lacerta* s. str. A clear decision concerning the position of the *Lacerta danfordi* complex according to chemosystematical data was not possible. It is isolated from the other species probably about as long as *L. parva*. Biochemical differences between its "species" are too small to confirm their taxonomical revalorisation by EISELT and SCHMIDTLER. Within the *Lacerta saxicola* complex the investigated taxa show a close relationship. *Lacerta praticola* and *L. derjugini* were definitely assigned to this group.

**Key words:** Albumin immunology – Protein electrophoresis – Phylogeny of *Lacerta* s.l.

### Einleitung

Die Systematik der westpaläarktischen Arten der Familie Lacertidae war lange Zeit vor allem auf adaptive Merkmale begründet. BÖHME (1971) hat als erster ein nicht adaptives „Merkmal von hohem systematischen Wert“ im Sinne von MAYR (1969), die mikroskopische Struktur des Hemipenisepithels, untersucht, um eine besser begründete Bewertung der systematischen Beziehungen zu finden. Seit der Revision von ARNOLD (1973) gelten die vormaligen Untergattungen *Gallotia* und *Podarcis* als eigenständige Gattungen. ARNOLD teilte den verbleibenden Rest in die taxonomisch irrelevanten Kategorien *Lacerta* part I (= Subg. *Lacerta* s. str.) und *Lacerta* part II (= Rest). Aus den letzten Jahren liegen zahlreiche Befunde aus proteinelektrophoretischen (GUILLAUME und LANZA 1982; MAYER und TIEDEMANN 1982) und vor allem immunologischen (LANZA und CEI 1977; LANZA, CEI und CRESPO 1977; ENGELMANN und SCHÄFFNER 1981; ENGELMANN 1982; LUTZ und MAYER 1984, 1985; LUTZ, BISCHOFF und MAYER 1986; BUSACK und MAXSON 1987) Untersuchungen vor, die teilweise im Widerspruch zum Konzept von ARNOLD (l. c.) stehen. Als weiterer vielversprechender Ansatz zum besseren Verständnis der phylogenetischen Beziehungen in dieser Gruppe sind die differenzierten karyologischen Studien zu bewerten, wie sie vor allem von der Arbeitsgruppe um E. OLMO (OLMO, ODIERNA und COBROR 1986; OLMO, ODIERNA und CAPRIGLIONE 1987; ODIERNA, OLMO und COBROR 1987) vorgenommen wurden. Die vorliegende Studie betrachtet sich als Ausweitung bisheriger chemosystematischer Untersuchungen, vor allem hinsichtlich der Phylogenie der Arten von *Lacerta* part II sensu ARNOLD (l. c.).

## Material und Methoden

In Tabelle 1 werden die 33 untersuchten Taxa mit ihren Fundorten aufgeführt. Die Formen, gegen deren Albumine Antiseren schon vorlagen oder neu hergestellt worden sind, sind in der Liste mit \* ausgezeichnet.

Tabelle 1. Material

Verwendete Abkürzungen und Fundorte der untersuchten Taxa

Table 1. Material

Abbreviations used and localities of the taxa investigated

RU	* <i>L. rudis</i> ssp.	Yalıköy (Vil. Ordu)	TR
RUb	<i>L. r. bithynica</i>	Ulu dağ (Vil. Bursa)	TR
RUR	<i>L. r. rudis</i>	Zigana geçidi (Vil. Gümüşhane)	TR
RUt	<i>L. r. tristis</i>	Kastamonu (Vil. Kastamonu)	TR
RUo	<i>L. r. obscura</i>	Pasanauri (Georg. SSR)	USSR
RUF	<i>L. r. bischoffi</i>	Batumi (Georg. SSR)	USSR
RU <sub>s</sub>	<i>L. r. svanetica</i>	Inguri Tal (Georg. SSR)	USSR
SX <sub>s</sub>	<i>L. s. saxicola</i>	Kislovodsk (Stavropol)	USSR
SXd	<i>L. s. davevskii</i>	Mzimta Tal (Georg. SSR)	USSR
RD	<i>L. r. raddei</i>	Gegard (Armen. SSR)	USSR
CA	<i>L. c. caucasica</i>	Tviker Paß (Georg. SSR)	USSR
PO	<i>L. portschinskii</i>	Kodjori (Georg. SSR)	USSR
VAv	<i>L. v. valentini</i>	Armen. SSR	USSR
VAL	<i>L. v. lantzicyreni</i>	Erçyas dağ (Vil. Kayseri)	TR
PR	<i>L. praticola pontica</i>	Herkulesbad	RO
MX	<i>L. mixta</i>	Achaldaba (Georg. SSR)	USSR
PV	<i>L. parvula adjarica</i>	Arhavi (Vil. Artvin)	TR
DE	<i>L. derjugini barani</i>	Arhavi (Vil. Artvin)	TR
PA	* <i>L. parva</i>	Göreme (Vil. Nevşehir)	TR
DAi	<i>L. d. danfordi</i>	Ivriz (Vil. Konya)	TR
DA	* <i>L. d. danfordi</i>	Fındıkpınar (Vil. Mersin)	TR
AN	<i>L. a. anatolica</i>	Boz dağ (Vil. Izmir)	TR
OEi	<i>L. oertzeni ibrahimi</i>	Antalya (Vil. Antalya)	TR
OE <sub>p</sub>	<i>L. o. pelagiana</i>	Çine çay (Vil. Aydın)	TR
LV	<i>L. laevis troodica</i>	Cyprern	CY
DG	* <i>L. dugesii</i>	Madeira	P
PS	<i>L. perspicillata</i>	Ciudadela (Menorca)	E
CP	* <i>L. cappadocica</i>	Diyarbakır (Vil. Diyarbakır)	TR
BE	* <i>L. b. bedriagae</i>	Melo-See (Corsica)	F
GR	* <i>L. graeca</i>	Taygetos (Peloponnes)	GR
ER	* <i>L. erhardii naxensis</i>	Insel Naxos	GR
TR	* <i>L. t. trilineata</i>	Insel Ios	GR
PH	* <i>Ps. hispanicus</i>	Agde	F

\* = Antiserum vorhanden

## Immunologische Methodik

Albuminisolierung und Immunisierung erfolgten wie von LUTZ und MAYER (1984) beschrieben. Die MC/F-Tests wurden nach den Arbeitsvorschriften von CHAMPION et al. (1974) und ZWILLING (1977) durchgeführt. Die individuellen Antiseren wurden verkehrt proportional zu ihrem Titer gepoolt. Die 18<sup>h</sup>-Titer der Pools betragen zwischen 2100 und 6500 (für 50 % C'-Fixierung im Peak).

## Elektrophoretische Methodik

Für alle vorliegenden Taxa der *L. saxicola*-Gruppe und der *L. danfordii*-Gruppe wurden 14 Genloci mittels horizontaler Stärkegelelektrophorese untersucht. Die Auswahl der Proteine war (mit Ausnahme von Esterase-1 und Muskelprotein-1 anstatt Alkoholdehydrogenase und Muskelprotein-A) dieselbe wie bei LUTZ und MAYER (1984). Probengewinnung, Durchführung der Elektrophoresen sowie Anfärbung der Pherogramme erfolgte wie von MAYER und TIEDEMANN (1980) beschrieben.

### Erstellung der Dendrogramme

Die reziproken immunologischen Distanzen wurden einer Skalierung nach der Methode von UZZELL (1982) unterworfen. Zur Festsetzung der absoluten Distanzwerte in der skalierten Matrix haben wir den Werten des Antiserums zu *Lacerta trilineata* einen Skalierungsfaktor von 0.83 zugewiesen (zur Begründung siehe LUTZ und MAYER 1986).

Aus der reziproken skalierten Matrix wurden nach der Methode von FITCH und MARGOLIASH (1967) zahlreiche verschiedene Dendrogramme errechnet. *Lacerta laevis* und *L. perspicillata* wurden nach der Methode von BEVERLEY und WILSON (1982) nachträglich eingefügt. Außerdem wurden die gleichen Dendrogramme aus der alternativ um die Distanzen zu *L. laevis* und *L. perspicillata* erweiterten Matrix berechnet (und das jeweils andere Taxon nachträglich eingefügt).

Aus den nach NEI (1971) ermittelten elektrophoretischen Distanzen innerhalb der *L. saxicola*-Gruppe wurde nach der Methode von DEICHSEL (1985) ein Minimalbaum erstellt (Abb. 2).

### Ergebnisse

Die Matrix der ermittelten immunologischen Distanzen ist in Tabelle 2, die Matrix der skalierten und gemittelten Werte in Tabelle 3 angegeben. Nach Ausscheidung aller Dendrogramme mit negativen Astlängen >0.5 verblieben insgesamt sechs Bäume mit unter-

Tabelle 2. Immunologische Distanzen – gemessen

Abkürzungen s. Tab. 1

Table 2. Immunological distances – measured

Abbrev. s. Table 1

	TR	GR	ER	BE	RU	PH	PA	CP	DA	DG
TR	0	41	38	25	16	37	19	14	16	18.5
GR	56	0	40	47	46	62	37	32	40	34
ER	47	38	0	31	31	54	22	27	37	29
BE	44	36	34	0	24	38	30	13.5	23	22
RU	28	38	27	17	0	33	24	11	14	21.5
PH	57	70	67	67	49	0	55	39	64	64.5
PA	36	45	33	22	21	38	0	14	20	26
CP	28	42	33	23	13.5	36	28	0	21	26
DA	32	36	34	24	21.5	38	22.5	20	0	26.5
DG	36	38	32	20	23	40	28	18	23	0
LV	50	40	34	31.5	28	41	37	23	33	36
PS	44	51	30	31	33	50	40	28	33	21

Tabelle 3. Immunologische Distanzen – Skaliert und gemittelt

Table 3. Immunological distances – scaled and averaged

	TR	GR	ER	BE	RU	PH	PA	CP	DA	DG
GR	50.3									
ER	42.7	49.3								
BE	33.5	52.2	39.5							
RU	20.7	51.0	33.9	23.8						
PH	55.0	98.5	86.4	72.8	55.6					
PA	26.7	52.4	33.6	31.8	26.6	66.0				
CP	23.4	54.6	42.9	25.3	16.9	63.4	29.1			
DA	23.5	49.2	44.3	29.2	21.1	73.0	26.6	30.3		
DG	27.2	47.4	38.6	26.6	27.2	65.1	34.4	32.3	32.1	
LV	41.6	52.6	41.4	38.2	31.6	69.3	45.6	38.8	42.1	47.5
PS	36.6	67.0	36.5	37.6	37.3	84.6	49.3	47.3	42.1	27.7
SK.F	0.83	1.32	1.22	1.21	1.13	1.69	1.23	1.69	1.28	1.32

Sk.F = Skalierungsfaktoren nach UZZELL 1982, weitere Abk. s. Tab. 1  
 Sk.F = scaling factors (UZZELL 1982), further abbrev. s. Table 1

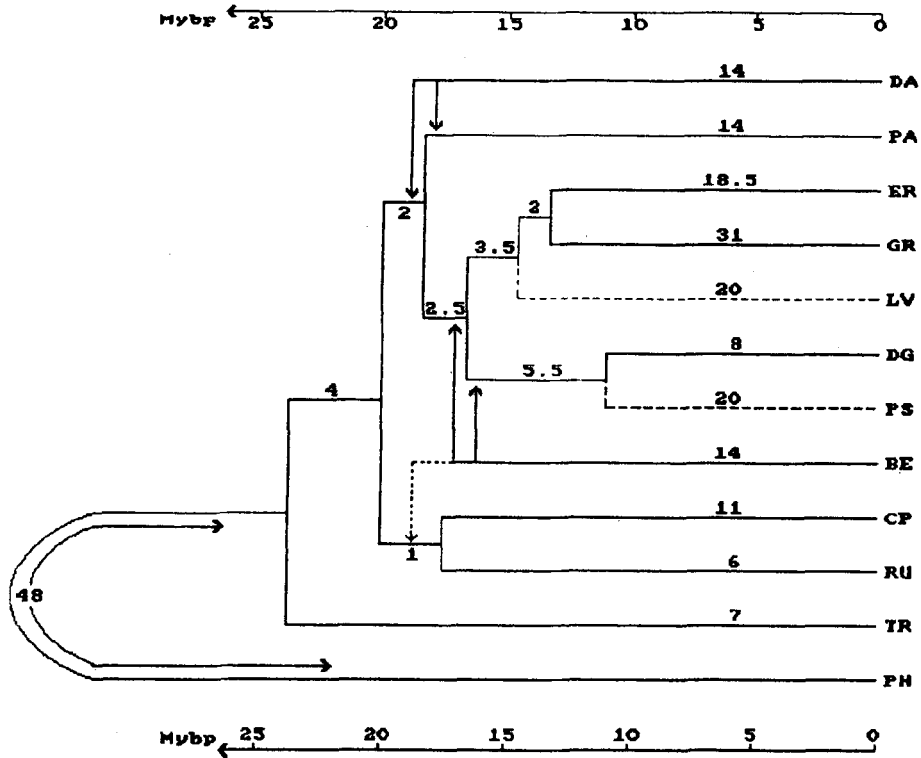


Abb. 1. Dendrogramm anhand der immunologischen Distanzen. Pfeile geben die verschiedenen Einfüfungsmöglichkeiten eines Taxons an. Punktierter Linie: weniger wahrscheinliche Möglichkeit der Einfüfung. Gestrichelte Linien: Anhand unidirektionaler Meßwerte sekundär in das Dendrogramm eingefügte Taxa

Fig. 1. Dendrogram constructed from the immunological distances. Arrows indicate the various possibilities of inserting a taxon. Dotted line: less probable location of insertion. Broken line: taxa inserted secondarily due to unidirectional values

schiedlichen Stellungen für *Lacerta danfordi* und *L. bedriagae*: *L. danfordi* kann sowohl an dem zu *L. parva* führenden Ast (Fehler nach PRAGER und WILSON 1976 5.3% bis 6.2% – je nach Stellung von *L. bedriagae*) als auch „unterhalb“ der zu *L. parva* führenden Abzweigung (Fehler 5.9% bis 6.6%) angefügt werden; für die Stellung von *L. bedriagae* ergeben sich drei Möglichkeiten, nämlich die Einfüfung am zu *L. dugesii* führenden Ast (Fehler 5.4% bis 5.9% – je nach der Stellung von *L. danfordi*), die Stellung „unterhalb“ der zu *L. dugesii* führenden Abzweigung (Fehler 5.3% bis 5.9%) und die Stellung am zu *L. rudis/L. cappadocica* führenden Ast (Fehler 6.2% bis 6.6%). Analoge Dendrogramme ergeben sich bei der Berechnung aus den jeweils um die Daten zu *L. laevis* und *L. cappadocica* erweiterten Matrices. Die entsprechenden Fehler liegen zwischen 5.9% und 7.1%.

Das Dendrogramm der Abb. 1 zeigt den „Grundbaum“ mit den verschiedenen Einfüfungsmöglichkeiten von *L. danfordi* und *L. bedriagae*. Die Arten *L. laevis* und *L. perspicillata*, zu denen nur unidirektionale Meßwerte vorliegen, sind mit gestrichelten Linien angefügt.

Die in Tabelle 2 angegebenen Werte unterscheiden sich in manchen Fällen von früher von uns publizierten Daten (LUTZ und MAYER 1984, 1985; LUTZ et al. 1986). In solchen Fällen sind nunmehr mehrfach überprüfte Werte oder deren Mittelwerte angegeben. Im allgemeinen sind diese Unterschiede für die Gestalt der Dendrogramme bedeutungslos.

In einem Fall, der Distanz zwischen dem Antiserum zu *L. bedriagae* und dem Antigen von *L. graeca* jedoch ist uns in zwei früheren Arbeiten (LUTZ und MAYER 1984, 1985) ein bedauerlicher Fehler bei der Auswertung der Meßergebnisse unterlaufen, der eine Mißinterpretation der systematischen Stellung von *L. graeca* zur Folge hatte. Den damals angegebenen Wert von ID = 33 korrigieren wir hiermit auf ID = 47.

Die elektrophoretischen und immunologischen Ergebnisse für die *L. danfordi*-Gruppe sind in Tabelle 4 wiedergegeben. Für die *L. saxicola*-Gruppe sind die elektrophoretischen Ergebnisse in Tabelle 5 und 6, die immunologischen Resultate in Tabelle 7 aufgeführt.

## Diskussion

Im folgenden werden die chemosystematischen Ergebnisse für die in dieser Studie untersuchten Arten und Artengruppen im einzelnen diskutiert und mit bislang verfügbaren karyologischen und genitalmorphologischen Daten verglichen.

### *L. graeca*

ARNOLD (l. c.) wertet die Art (ebenso wie *L. bedriagae*) als „more typical member of *Lacerta* part II“. Die vorliegenden immunologischen Daten sprechen jedoch eindeutig für eine nähere Verwandtschaft mit *Podarcis*. Auf einen bedauerlichen Fehler bei der Einschätzung der systematischen Stellung von *L. graeca* in zwei früheren Arbeiten (LUTZ und MAYER 1984, 1985) haben wir bereits im Abschnitt „Ergebnisse“ hingewiesen. Sowohl genitalmorphologische (*L. graeca* hat am Hemipenis ein Hakenepithel, das der bei *Podarcis* typischen Ausprägung entspricht – BÖHME 1971) als auch karyologische Ergebnisse (NOR befindet sich auf einem Chromosom, das größtmäßig den NOR-tragenden Chromosomen bei *Podarcis* entspricht – OLMO et al. 1987) stützen diesen Befund.

### *L. dugesii* und *L. perspicillata*

Beide Arten wurden von RICHTER (1979) in einer Untergattung *Teira* vereint und zu *Podarcis* gestellt. Ihre relativ nahe Verwandtschaft zueinander spiegelt sich auch im immunologischen Ergebnis wider. Außerdem ist auch eine gewisse Nähe zu *Podarcis* gegeben, die jedoch keineswegs an die bei *L. graeca* gefundenen Verhältnisse heranreicht. Die bisherigen karyologischen Befunde (OLMO et al. 1987) sprechen nicht für eine besonders enge Beziehung zu *Podarcis*.

### *L. laevis*

Zu *L. laevis* (vorliegend in der Subsp. *troodica* aus Cypern) besitzen wir leider kein spezifisches Antiserum, so daß nur unidirektionale MC'F-Ergebnisse die Stellung der Art beleuchten können. Danach läßt sie sich am besten an den zu *Podarcis* und *L. graeca* führenden Ast des Dendrogramms anfügen. Hingegen würde ein Anfügen an den zu *L. danfordi* führenden Ast in der Rechnung zu bedeutenden negativen Dendrogrammabschnitten führen. Dieses Ergebnis überrascht deshalb so sehr, da nicht nur morphologische (s. EISELT und SCHMIDTLER, l. c.), sondern auch elektrophoretische Merkmale (MAYER, unpubl.) die Art in der näheren Verwandtschaft von *L. danfordi* vermuten lassen.

### *L. parva*

Die Art, die von BOULENGER (1920) in die Nähe von *Lacerta agilis* gestellt wurde, wird von ARNOLD (l. c.) in einer eigenen Untergruppe „*Lacerta parva* and its relations“ bei *Lacerta* part II aufgeführt. Bereits die immunologischen Ergebnisse von ENGELMANN und

SCHÄFFNER (1981) bestätigten ihre Abtrennung von den Smaragdeidechsen des Subgenus *Lacerta* s. str. Die MC'F-Daten zeigen keine nähere Verwandtschaft mit irgendeiner bisher albuminimmunologisch untersuchten Art (*L. brandtii* und *L. frasi* lagen uns leider nicht vor). *L. parva* zeigt nach BÖHME (l.c.) ein Hemipenisepithel mit gabelig ausgezogenen Spitzen, eine Ausprägung, die zwar in der Sammelgattung *Lacerta* einzigartig ist, sich jedoch interessanterweise auch bei den drei kleinen Arten der Gattung *Psammodromus*, *P. hispanicus*, *P. blanci* und *P. microdactylus*, findet. Nach den albuminimmunologischen Daten erweist sich jedoch *Psammodromus* als sehr distant zu allen Arten des *Lacerta*-Komplexes (s. auch LUTZ et al. 1986), während *L. parva* direkt der Radiation dieser Sammelgattung zu entspringen scheint. Im Rahmen dieser Verwandtschaft jedoch ist *L. parva* lange Zeit isoliert. Die Art weist auch die in der Familie Lacertidae einzigartige Anzahl von nur 24 Chromosomen auf (NF = 38 wie bei den meisten Vertretern der Familie) (GORMAN 1969) gegenüber 36 bei *Psammodromus algirus* (OLMO et al. 1987; MATTHEY 1949); für *Psammodromus hispanicus* liegen dazu bislang noch keine Angaben vor. Die Identität der eigenartigen Struktur des Hemipenisepithels muß also wohl als unabhängig erworbenes Merkmal gedeutet werden.

### L. danfordi

Die systematische Position des *L. danfordi*-Komplexes muß auch nach den vorliegenden chemosystematischen Daten unklar bleiben. Nach den immunologischen Ergebnissen steht *L. danfordi* weit entfernt von allen anderen untersuchten Arten. Der Ursprung des zu dieser Art führenden individuellen Astes liegt knapp unter- oder oberhalb der zu *L. parva* führenden Abzweigung. Er ist von dieser Stelle nur um <1 unit entfernt. Innerhalb des *L. danfordi*-Komplexes zeigen die elektrophoretischen Vergleiche von Tieren aus Findikpınar, Ivriz (beides *L. d. danfordi*), Antalya (*L. oertzeni ibrahimi*), Çine çay (*L. o. pelagiana*) und Boz dağ (*L. a. anatolica*) nur 0–2 Proteinunterschiede. Unidirektionale MC'F-Tests mit dem Antiserum zu *L. d. danfordi* von Findikpınar zeigten gegen *L. a. anatolica* eine Distanz von 3 units, die übrigen Stichproben erwiesen sich als nicht unterscheidbar von *L. d. danfordi* (Findikpınar). Die biochemischen Unterschiede – speziell jene zwischen den „Semispecies“ *L. danfordi* und *L. oertzeni* – sind damit kleiner als z. B. bei manchen sogenannten Subspecies von *L. erhardii* (BENYR und MAYER, in Verb.). Einen Hinweis, ob die beiden Taxa bereits Artrang erreicht haben, würden am ehesten Untersuchungen in den Kontaktzonen liefern können. Bis dahin sollten wir die taxonomische Aufwertung (EISELT und SCHMIDTLER 1986) doch eher skeptisch betrachten.

Tabelle 4. Elektrophoretische und immunologische Ergebnisse in der *L. danfordi*-Gruppe  
Table 4. Electrophoretic and immunological results in the *L. danfordi*-group

	DA	DAi	OEi	OE <sub>p</sub>	AN
GOT	f	f	s	s	f
EST-1	f	f	s	s	s
I. D.	–	0	0	0	3

f = schnell wandernde Elektromorphe; s = langsam wandernde Elektromorphe;  
I. D. = Immunologische Distanz, weitere Abk. s. Tab. 1  
f = fast migrating electromorph; s = slow migrating electromorph;  
I. D. = Immunological distance; further abbrev. s. Table 1

Nach elektrophoretischen Befunden (MAYER, unpubl.) schließen sich *L. danfordi*, *L. laevis* (siehe dort) und zusätzlich noch *L. cappadocica* zu einer engeren Gruppe zusammen. Leider liegen zu diesen Arten noch keine subtilen karyologischen Ergebnisse vor, so daß, wie bei den europäischen Gebirgseidechsen, für eine solide systematische Bewertung erst weitere Untersuchungen von hochwertigen Merkmalskomplexen abgewartet werden müssen.

### L. bedriagea

Die Art ist nach den immunologischen Daten leider nicht ganz eindeutig im Dendrogramm zuzuordnen (s. Abb. 2). Sie läßt sich danach am ehesten „unterhalb“ der Abzweigung von *L. dugesii* (und *L. perspicillata*) oder knapp „oberhalb“ am zu *L. dugesii* führenden Ast einfügen. Diese Unterschiede sind jedoch relativ unbedeutend, da die betreffenden Astlängen nur 2 bzw. <1 unit sind. Einen wesentlich bedeutenderen Einfluß in der Aussagekraft hinsichtlich der phylogenetischen Beziehungen hat jedoch eine andere praktikable Möglichkeit der Einfügung: *L. bedriagea* zweigt vom zu *L. cappadocica* und *L. rudis* führenden Ast ab (Dendrogrammfehler um 1% größer als bei den vorgenannten Möglichkeiten). Die erstgenannten Dendrogrammvarianten lassen sich scheinbar durch genital-morphologische Befunde (BÖHME l.c.) stützen: Die Art zeigt am Hemipenisepithel einfach ausgezogene Spitzen, eine Gegebenheit, die eher an das für *Podarcis* typische Hakenals das für die meisten Gebirgs- und Felseidechsen typische Kronenepithel erinnert. Jedoch ergaben frühere immunologische Untersuchungen (LUTZ und MAYER 1985) enge Beziehungen von *L. bedriagea* zu *L. oxycephala* und vor allem *L. horvathi*, beides Arten mit Kronenepithel. Die Stellung von *L. bedriagea* am zu *L. cappadocica* und *L. rudis* führenden Ast entspricht mehr der herkömmlichen Ansicht über die Stellung der Art. Leider sind derzeit keine Resultate aus karyologischen Untersuchungen bekannt, die für die eine oder andere Möglichkeit sprechen würden, so daß eine Entscheidung derzeit nicht möglich erscheint.

### Der *Lacerta saxicola*-Komplex

Wir besitzen Daten aus elektrophoretischen Vergleichen zwischen den meisten nominellen Arten und einer Anzahl von Unterarten von *L. rudis* sowie MCF-Daten zu einem Antiserum gegen das Albumin einer *L. rudis*-Population aus dem Intergrades-Gebiet (BÖHME und BISCHOFF 1984) zwischen *L. r. rudis* und *L. r. tristis* aus der Umgebung von Ordu (Yalıköy) an der türkischen Schwarzmeerküste. Nach diesen Ergebnissen erwies sich die ganze Gruppe als sehr enges Artenbündel mit *Lacerta parvula* als jener Art, die sich vom Rest

Table 5. *L. saxicola*-Gruppe: Proteinvarianten

Die Elektromorphen sind nach ihrer anodischen elektrophoretischen Mobilität geordnet. Seltene Varianten sind in Klammern angegeben

Table 5. *L. saxicola*-group: protein variants

Electromorphs ranked according to their anodic electrophoretic mobility. Rare variants in brackets

	RU	SXd	CA	PO	RD	PV	VA	LC	MX	RUB	DE	PR
LDH-1	c	c	d(c)	c	b	c	c	c	c	c	a	c
α-GPDH	b/c	b	c	a	b	c	b	a	c	c	b	b
GOT	a	a	c	a	b	c	a	a	a	a	c	c
MP-E	a(b)	a(b)	a	b	b	b	b	a	a	b	b	b
CPK	b/c	b/c	b	c	a	c	c	c	c	b	b	b
GPI	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	b	b
IDH-1	b	b	b	c	b	a	b	b	b	b	b	b
IDH-2	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a
HG	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a	a	a
EST-1	b	b	b	b	b	a	b	b	b	b	b	b

Die elektrophoretische Mobilität der Proteine LDH-2, MDH, MP-1 und PGM-1 war für alle untersuchten Individuen identisch. Die meisten Stichproben von *L. rudis* waren „RU“ elektrophoretisch ununterscheidbar, ebenso waren die Stichproben SXs und SXd untereinander identisch. Abk. für die Arten s. Tab. 1

The electrophoretic mobility of the proteins LDH-2, MDH, MP-1 and PGM-1 was identical for all specimens investigated. Most samples of *L. rudis* did not differ electrophoretically from „RU“; the samples „SXs“ and „SXd“ were identical as well. Abbrev. for the species s. Table 1

Tabelle 6. Elektrophoretische Ergebnisse in der *L. saxicola*-Gruppe

Oberhalb der Diagonale: Genetische Distanz  $D \times 100$  (NEI 1971); Unterhalb der Diagonale: Proteinunterschiede  $n/14$

Table 6. Electrophoretic results within the *L. saxicola*-group

Above the diagonal: genetic distance  $D \times 100$  (NEI 1971); below the diagonal: protein differences  $n/14$

	RU	SXs	CA	PO	RD	PV	VA	LC	MX	RUb	DE	PR
RU	—	4	24	29	50	69	15	11	7	15	44	34
SXs	0.5	—	29	29	44	77	11	11	11	20	39	29
CA	3	3.5	—	56	56	69	44	34	24	24	34	34
PO	3.5	3.5	6	—	56	56	15	15	24	24	56	44
RD	5.5	5	6	6	—	103	34	56	56	44	24	24
PV	7	7.5	7	6	9	—	56	69	56	56	85	69
VA	2	1.5	5	2	4	6	—	15	15	15	34	24
LC	1.5	1.5	4	2	6	7	2	—	7	24	56	44
MX	1	1.5	3	3	6	6	2	1	—	15	56	44
RUb	2	2.5	3	3	5	6	2	3	2	—	34	24
DE	5	4.5	4	6	3	8	4	6	6	4	—	7
PR	4	3.5	4	5	3	7	3	5	5	3	1	—

Abk. s. Tab. 1  
Abbrev. s. Table 1

noch am weitesten absetzte, dies vor allem gemäß den elektrophoretischen Daten. Unsere Ergebnisse beweisen auch klar die Zugehörigkeit von *L. praticola* und *L. derjugini* zu dieser Gruppe. Die Ähnlichkeiten der beiden Arten mit *L. vivipara* (zu deren systematischer Stellung siehe LUTZ und MAYER 1984 und BUSACK und MAXSON 1987) sind offenbar rein adaptiver Art. Die gefundenen Albuminunterschiede in der *L. saxicola*-Gruppe sind sehr gering, zudem gibt es einige Widersprüchlichkeiten zwischen den MC'F- und proteinelektrophoretischen Daten, so daß eine weitere Bündelung der Arten recht schwierig ist. Doch lassen die ID-Werte zwischen *L. rudis* (Yalköy) und den übrigen untersuchten Mitgliedern der *L. saxicola*-Gruppe gewisse Distanzbereiche erkennen. So liegen die ID-Werte der meisten Subspezies von *L. rudis* in einem Bereich von 0–1 units, die von *L. v. valentini* und *L. v. lantzicyreni* bei 2–3 units und die aller übrigen Taxa zwischen (4)5 und 7 units. Unsere

Tabelle 7. Immunologische Distanzen in der *L. saxicola*-Gruppe

Gemessen zwischen dem Antiserum gegen das Albumin von *L. rudis* spp. (RU) und den entsprechenden Antigenen

Table 7. Immunological distances within the *L. saxicola*-group

Measured between the antiserum against the albumin of *L. rudis* spp. (RU) and the corresponding antigens

	RU <sub>s</sub>	RU <sub>b</sub>	RU <sub>o</sub>	RU <sub>r</sub>	RU <sub>f</sub>	RU <sub>t</sub>
Meßwert	0	1	5, 5	1, 5, 1	1	1, 5, 1, 5
Mittelwert	0	1	5	1	1	1, 5
	SX <sub>s</sub>	SX <sub>d</sub>	RD	PV	CU	PO
Meßwert	6, 5, 6	6	5, 5, 5	6, 5, 7	5, 4	5, 7
Mittelwert	6	6	5	7	4, 5	6
	DE	PR	MX	VA <sub>v</sub>	VA <sub>i</sub>	
Meßwert	5, 6	6, 6, 5	5, 5, 5	3, 3	2, 5, 2, 5	
Mittelwert	5, 5	6	5	3	2, 5	

Abk. s. Tab. 1



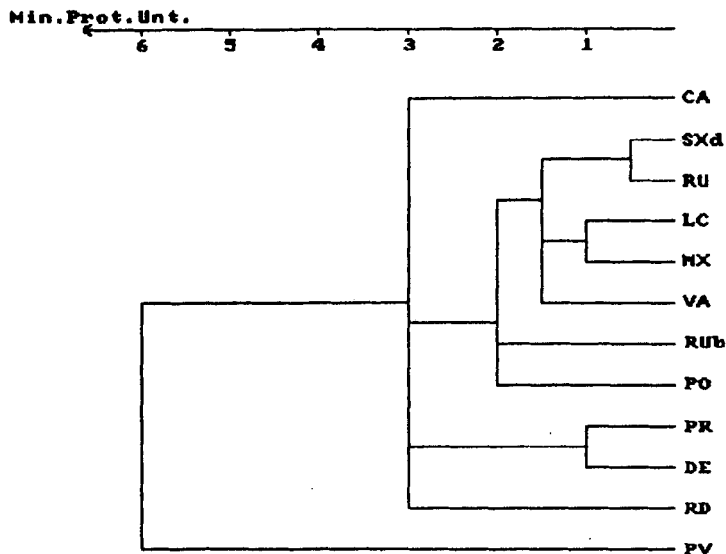


Abb. 2. Minimalbaum (nach DEICHEL 1985), erstellt nach den elektrophoretisch ermittelten Proteinunterschieden (Min. Prot. Unt. = Minimaler Proteinunterschied, weitere Abk. s. Tab. 1)  
 Fig. 2. Minimal tree (DEICHEL 1985) constructed according to the protein differences obtained electrophoretically (Min. Prot. Unt. = minimal protein difference, further abbrev. s. Table 1)

Daten spiegeln somit recht gut die anhand morphologischer Gegebenheiten vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen wider.

Interessante Schlußfolgerungen lassen sich auch aus den proteinelektrophoretischen Ergebnissen ableiten. Alle Taxa oberhalb des 3-Unterschiede-Verschmelzungsniveaus auf dem zu *L. rudis* führenden Ast des Dendrogramms der Abb. 2 (mit Ausnahme von *L. saxicola*) besitzen – soweit diesbezüglich untersucht – die abgeleitete Anzahl von nur 36 Chromosomen, während die übrigen Arten die für die meisten Lacertidae charakteristische Anzahl von 38 Chromosomen besitzen (DAREWSKIJ und KULIKOWA 1961; BÖHME und BISCHOFF 1984). Unsere Ergebnisse sprechen somit für eine nähere Verwandtschaft der Formen der reduzierter Chromosomenzahl und für die Synapomorphie dieses Merkmals in der *L. saxicola*-Gruppe.

Widersprüchlich sind vor allem die Ergebnisse zu *L. saxicola* selbst. Die Art ist mit ID ca. 6 units relativ distant von *L. rudis* und besitzt auch die plesiomorphe Zahl von 38 Chromosomen. Nach den proteinelektrophoretischen Ergebnissen sollte sie jedoch *L. rudis* besonders nahestehen, da nicht einmal eine sichere Unterscheidung der beiden Arten anhand der untersuchten Merkmale möglich ist.

Eine weitere Unsicherheit betrifft die Stellung von *L. parvula*: Die hohe genetische Distanz, wie sie sich aus den elektrophoretischen Daten ergibt, wird durch die immunologischen Daten relativiert. Hier fügt sich die Art unmittelbar an die zu *L. rudis* etwas distanteren Formen an.

Merkwürdig abweichend waren die immunologischen Ergebnisse für unser einziges Exemplar von *L. r. obscura* (RUo). Seine Distanz zu *L. rudis* ssp. war mit 5 units in einem Bereich, der in der *L. saxicola*-Gruppe für die weniger nahe verwandten Taxa charakteristisch ist. Auch elektrophoretisch zeigten sich einige Eigentümlichkeiten, die jedoch mangels weiteren Materials bislang nicht überprüft werden konnten, weshalb „RUo“ auch nicht in die Tab. 6a aufgenommen worden ist.

Als nächster Verwandter des *L. saxicola*-Komplexes erwies sich *L. cappadocica*. Die Art wurde von ARNOLD (l.c.) gemeinsam mit *L. jayakari* und *L. cyanura* in seine Gruppe

„south-eastern species“ von *Lacerta* part II gestellt, ist aber nach chemotaxonomischen Befunden zumindest mit *L. jayakari* nicht näher verwandt (LUTZ et al. 1986). Für die relativ enge Verwandtschaft von *L. cappadocica* mit dem *L. saxicola*-Komplex sprechen auch einige zusätzliche Vergleiche mit dem Antiserum von *L. cappadocica*: alle ID-Werte lagen zwischen 9 und 13 units (d. i. skaliert zwischen 15 und 22 units) und sind die niedrigsten, die mit diesem Antiserum erzielt worden sind.

### Hierarchische Ordnung und Isolationszeiten

Wir sind analog zu LUTZ et al. (1986) davon ausgegangen, daß die Aufspaltung der zu den Smaragdeidechsen und den „Kleinlacerten“ führenden Linien vor ca. 23 bis 24 Mill. Jahren und die erste Radiation der „Kleinlacerten“ vor ca. 20 Mill. Jahren stattgefunden hat. Damit würde sich das Subgenus *Teira* vor 16 bis 17 Mill. Jahren, *L. laevis* vor etwa 15 Mill. Jahren und *L. graeca* vor etwa 13 Mill. Jahren von der zu den anderen Arten von *Podarcis* führenden Entwicklungslinie abgespalten haben. Wenn man von der unsicheren Stellung von *L. bedriagae* absieht, ergibt sich für alle anderen hier behandelten Arten (Artengruppen) eine Isolation seit einem Zeitbereich vor 17 bis 20 Mill. Jahren. Die vorliegenden Daten sprechen klar für die Außenseiterstellung der Smaragdeidechsen; die Gattung *Lacerta sensu* ARNOLD stellt somit hinsichtlich einer eigenständigen Gattung *Podarcis* eine paraphyletische Gruppe dar, weshalb wir diese Arten vorläufig weiter als Angehörige einer „Sammelgattung“ *Lacerta* betrachten.

### Danksagung

Für die Überlassung von Lebendmaterial danken wir den Kollegen W. BISCHOFF, Bonn, P. KEYMAR und Dr. F. TIEDEMANN, Wien, S. RYKENA und H. K. NETTMANN, Bremen, Dr. K. RICHTER, Leipzig, J. F. SCHMIDTLER, München, und vor allem Prof. Dr. I. DAREVSKI, Leningrad, der den größten Teil der Formen aus der Sowjetunion zur Verfügung gestellt hat.

Die Arbeit wurde vom Österr. Fonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung (FWF), Pr. Nr. P-5211, finanziell unterstützt.

### Zusammenfassung

Die Albumine von 31 Species und Subspecies aus der Gattung *Lacerta* s. l. wurden mittels der immunologischen Methode der Micro-Complement-Fixierung untersucht. Darüber hinaus wurden die Taxa des *Lacerta saxicola*-Komplexes und des *Lacerta danfordi*-Komplexes proteinelektrophoretisch hinsichtlich 14 Genloci untersucht. Die Ergebnisse werden gemeinsam mit bislang bekannten karyologischen und genitalmorphologischen Daten diskutiert. Im einzelnen ergaben sich folgende Verwandtschaftsbeziehungen.

1. *Lacerta graeca* zeigt eine engere Verwandtschaft zum Subgenus *Podarcis*.
2. *Lacerta dugesii* und *L. perspicillata* (Subgenus *Teira sensu* RICHTER 1979) sind untereinander näher verwandt. Sie sind jedoch anscheinend schon länger als *L. graeca* von *Podarcis* getrennt.
3. Auch *Lacerta laevis* steht am wahrscheinlichsten *Podarcis* und *L. graeca* nahe.
4. *Lacerta parva* zeigt zu den „Kleinlacerten“ engere Verwandtschaft als zum Subgenus *Lacerta* s. str.
5. Die Stellung des *Lacerta danfordi*-Komplexes kann nach den chemosystematischen Daten nicht klar entschieden werden. Der gesamte Formenkreis ist wahrscheinlich etwa ebenso lange wie *L. parva* von den anderen Arten isoliert. Die biochemischen Unterschiede zwischen *L. danfordi*, *L. oertzeni* und *L. anatolica* sind so gering, daß ihre taxonomische Aufwertung (EISELT und SCHMIDTLER 1986) nicht bestätigt werden konnte.
6. Die Stellung von *Lacerta bedriagae* muß vorläufig unklar bleiben. Die Art könnte in die Verwandtschaft um *L. cappadocica* und *L. rudis* gestellt werden, oder aber in den Formenkreis *Podarcis* – *L. dugesii* / *L. perspicillata* – *L. laevis*.
7. Innerhalb des *Lacerta saxicola*-Komplexes zeigen die untersuchten Taxa eine enge Verwandtschaft miteinander. *L. praticola* und *L. derjugini* konnten eindeutig dieser Gruppe zugeordnet werden.

### Summary

The albumins from 31 species and subspecies of the genus *Lacerta* s. l. were investigated by means of the immunological technique Micro-Complement-fixation. Moreover the taxa of the *Lacerta*

*saxicola* and the *Lacerta danfordi*-complex were investigated by electrophoresis concerning 14 genetic loci. The results were discussed together with karyological and genitalmorphological data so far known. In particular the following relationships were found:

1. *Lacerta graeca* shows a close relationship to the subgenus *Podarcis*.
2. *Lacerta dugesii* and *L. perspicillata* (subgenus *Teira* sensu RICHTER 1979) are quite closely related. But apparently they are isolated from *Podarcis* already longer than *L. graeca*.
3. *Lacerta laevis* most probably is connected closely to the subgenus *Podarcis* also.
4. *Lacerta parva* shows a closer relationship to the "small lizards" than to the subgenus *Lacerta* s. str.
5. A clear decision concerning the position of the *Lacerta danfordi*-complex according to chemosystematical data was not possible. The whole species group is isolated from the other species probably about as long as *L. parva*. The biochemical differences between *L. danfordi*, *L. oertzeni* and *L. anatolica* are too small to confirm their taxonomical revalorisation (EISELT and SCHMIDTLER 1986).
6. The position of *Lacerta bedriagae* must stay uncertain for the present. This species could belong the relationship about *L. cappadocica* and *L. rudis* or it could belong to the group *Podarcis* - *L. dugesii* / *L. perspicillata* - *L. laevis*.
7. With the *Lacerta saxicola* complex the investigated taxa show a close relationship to one another. *L. praticola* and *L. derjugini* were definitely assigned to this group.

### Résumé

#### *Recherches chemosystématiques concernant la phylogénie du genre collective Lacerta (Reptilia: Sauria: Lacertidae)*

Les albumines de 31 espèces et sous-espèces du genre *Lacerta* s. l. ont été examinées par recherches du micro-complément-fixation. En plus les taxons du complexe de *Lacerta danfordi* et du complexe de *Lacerta saxicola* ont été examinés de la comparaison électrophoretique de 14 locus génétiques. Les résultats sont discutés en commune avec des factes karyologiques et genitalmorphologiques connus jusqu'à maintenant. En détail les degrés parentés suivants résultent:

1. *Lacerta graeca* montre une relation plus proche au sous-genre *Podarcis*.
2. *Lacerta dugesii* et *L. perspicillata* (sous-genre *Teira* sensu RICHTER 1979) ont des relations assez proche. Elles paraissent isolées de *Podarcis* plus longtemps que *L. graeca*.
3. *Lacerta laevis* selon toutes probabilité est aussi proche à *Podarcis*.
4. *Lacerta parva* montre une relation plus proche aux «petits Lacertidés» qu'au sous-genre *Lacerta* s. str.
5. On ne peut pas faire une décision précise concernant la position du *Lacerta danfordi*-complexe selon les résultats chemosystématiques. La entière groupe des espèces est isolée des autres espèces environ le même temps que *L. parva*. Les différences biochimiques entre *L. danfordi*, *L. oertzeni* et *L. anatolica* ont tellement insignifiantes qu'on ne peut pas confirmé leurs revalorisation taxonomique (EISELT et SCHMIDTLER 1986).
6. Pour l'instant la position de *Lacerta bedriagae* doit être obscure. Cette espèce pourrait appartenir à *L. rudis* / *L. cappadocica* où à la groupe *Podarcis* - *L. dugesii* / *L. perspicillata* - *L. laevis*.
7. Au-dedans du *L. saxicola*-complexe les taxons examinés montrent un degré de parenté très proche. *L. praticola* et *L. derjugini* sont sans doutes attribuées à cette groupe.

### Literatur

- ARNOLD, E. N., 1973: Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus*. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (zool.) London, 25, 291-366.
- BEVERLEY, S. M.; WILSON, A. C., 1982: Molecular evolution in *Drosophila* and higher Diptera I. Micro-Complément fixation studies of a larval hemolymph protein. J. Mol. Evol. 18, 251-264.
- BÖHME, W., 1971: Über das Stachel epithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 9, 187-223.
- 1981: *Psammodromus algirus* (LINNAEUS, 1766) - Algerischer Sandläufer. Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. 1: Echsen I. Hrsg. W. BÖHME. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. pp. 479-491.
- BÖHME, W., BISCHOFF, W., 1984: *Lacerta rudis* BEDRIAGA 1886 - Kielschwanz-Felseidechse. In: Handbuch d. Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 2/I: Echsen II (Lacerta). Hrsg. W. BÖHME. Wiesbaden: Aula Verlag, pp. 332-344.
- BOULENGER, C. A., 1920: Monograph of Lacertidae I. London. pp. 37-38.
- BUSACK, S. D.; MAXSON, L. R., 1987: Molecular relationships among Iberian, Moroccan, and South African lacertid lizards (Reptilia, Lacertidae). Amphibia-Reptilia 8, 383-392.

- 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: Academic 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.
- DAREVSKIJ, I. S.; KULIKOWA, W. N., 1961: Natürliche Parthogenese in der polymorphen Gruppe der kaukasischen Felseidechsen (*Lacerta saxicola*). *Zool. Jahrb. Syst.* Jena 89, 119–176.
- DEICHSEL, G., 1985: Clusteranalyse. In: Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. Hrsg. G. DEICHSEL und H. J. TRAMPISCH. Stuttgart: G. Fischer.
- ENGELMANN, W.-E., 1982: Der Einsatz serologisch-immunologischer Methoden in der Lacertiden-Taxonomie. *Acta Vert.* Hung. 21, 111–115.
- ENGELMANN, W.-E.; SCHÄFFNER, H., 1981: Serologisch-immunologische Untersuchungen innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* (Sauria, Lacertidae). *Zool. Jb. Syst.* 108, 139–161.
- EISELT, J.; SCHMIDTLER, J. F., 1986: Der *Lacerta danfordi*-Komplex. *Spixiana* 9, 289–328.
- FITCH, M. W.; MARGOLIASH, E., 1967: Construction of phylogenetic trees. *Science* 155, 279–284.
- GORMAN, G., 1969: New chromosome data for 12 species of lacertid lizards. *J. of Herpetology* 3, 49–54.
- GUILLAUME, C.-P.; LANZA, B., 1982: Comparaison électrophoretique de quelques espèces de Lacertidés Méditerranéens, Genera *Podarcis* et «*Archaeolacerta*». *Amphibia-Reptilia* 3, 361–375.
- LANZA, B.; CEI, J. M., 1977: Immunological data on the taxonomy of some Italian lizards (Reptilia, Lacertidae). *Mon. Zool. Ital. (N.S.)* Firenze 11, 231–236.
- LANZA, B.; CEI, J. M.; CRESPO, E. G., 1977: Immunological investigations on the taxonomic status of some Mediterranean lizards (Reptilia, Lacertidae). *Mon. Zool. Ital. (N.S.)* Firenze 11, 211–221.
- LUTZ, D.; BISCHOFF, W.; MAYER, W., 1986: Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887, sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammotromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 24, 144–157.
- LUTZ, D.; MAYER, W., 1984: Albumin-immunologische und proteinelektrophoretische 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. *Amphibia-Reptilia* 6, 53–61.
- MATTHEY, R., 1949: Les chromosomes des vertébrés. Lausanne: F. Rouge.
- 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.
- 1982: Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Sauria, Lacertidae) by means of proteinelectrophoresis. *Amphibia-Reptilia* 2, 349–355.
- MAYR, E., 1969: Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw Hill Book Comp. p. 248.
- NEI, M., 1971: Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data from protein identity. *Amer. Natur.* 105, 385–398.
- OLMO, E.; ODIERNA, G.; COBROR, O., 1986: C-band variability and phylogeny of Lacertidae. *Genetica* 71, 63–74.
- OLMO, E.; ODIERNA, G.; CAPRIGLIONE, T., 1987: Cytotaxonomy of lacertid lizards. Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. SEH, Nijmegen, pp. 303–306.
- ODIERNA, G.; OLMO, E.; COBROR, O., 1987: Taxonomic implications of NOR-localization in lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia* 8, 373–382.
- 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.
- RICHTER, K., 1979: *Lacerta dugesii* Milne-Edwards, 1829 und *Lacerta perspicillata* Dumeril et Bibron, 1839 gehören zur Gattung *Podarcis* Wagler, Subgenus *Teira* Gray, 1838 (Reptilia, Lacertidae). *Zool. Abh. Dresden* 36, 1–9.
- UZZEL, T., 1982: Immunological relationships of western palearctic water frogs (Salientia: Ranidae). *Amphibia-Reptilia* 3, 135–143.
- ZWILLING, R., 1977: Immunologisches Praktikum. Stuttgart, New York: G. Fischer.

*Anschriften der Verfasser:* Dr. WERNER MAYER, Naturhistorisches Museum Wien, Herpetologische Sammlung, Burggring 7, A-1014 Wien; Dr. DANIELA LUTZ, Fasangartengasse 30/4, A-1130 Wien, Österreich