Ann. Naturhist. Mus. Wien	96 B	621 - 648	Wien, Dezember 1994

Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae

(Reptilia: Sauria)

W. Mayer* & G. Benyr**

Abstract

The albumins from 41 species of the family Lacertidae representing a substantial part of genera as well as infrageneric groups of the collective genus *Lacerta* s.l. were investigated by means of the MC'F technique. The data allow a chronological estimation of the most important radiation events and their correlation with paleogeographical facts. Our results are in remarkable contradiction to the phylogeny presented by ARNOLD (1989a) based mainly on morphological characters. The most important phylogenetic relationships are:

1. The genera *Gallotia* and *Psammodromus* are already isolated from the other taxa since the Oligocene. We assess these main branches as subfamilies Gallotiinae and Lacertinae.

2. *Lacerta* s.str. and *Lacerta* subgenus *Zootoca* form the sister group of the remaining Lacertinae.

3. A colonization of Africa in the Lower Miocene has led to a separation in two lines, with mainly Eurasian and African members respectively.

4. ARNOLD's (l.c.) "Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade" proved to be a paraphyletic unit, one group of genera being more closely related to European taxa.

All techniques applied to the systematics of Lacertidae hitherto are critically discussed. An area-time-hypothesis concerning the phylogeny of Lacertidae is presented.

Key words: Lacertidae, phylogeny of; Gallotiinae subfam. nov.; Lacertinae subfam. nov.; micro complement fixation; albumin evolution.

Zusammenfassung

Die Albumine von 41 Arten der Familie Lacertidae, die einen maßgeblichen Anteil der Gattungen sowie von infragenerischen Gruppen der Sammelgattung *Lacerta* s.l. repräsentieren, wurden mittels der MC'F-Technik untersucht. Die Daten gestatten eine zeitliche Abschätzung der wesentlichsten Radiationsereignisse und deren Korrelation mit paläogeographischen Gegebenheiten. Unsere Resultate stehen zum Teil in bemerkenswertem Widerspruch zu Ergebnissen von ARNOLD (1989a), die auf der Analyse vor allem morphologischer Merkmale beruhen. Im wesentlichen ergaben sich folgende phylogenetische Beziehungen:

1. Die Gattungen *Gallotia* und *Psammodromus* sind bereits seit dem Oligozän von den übrigen Taxa isoliert. Wir taxieren diese beiden Hauptäste als Unterfamilien Gallotiinae und Lacertinae.

2. *Lacerta* s.str. und *Lacerta* Subgenus *Zootoca* stehen gemeinsam den restlichen Lacertinae als Schwestergruppe gegenüber.

3. Eine Besiedlung Afrikas im unteren Miozän führte zu einer Auftrennung in zwei Linien mit hauptsächlich eurasischen beziehungsweise afrikanischen Vertetern.

4. ARNOLD's (l.c.) "Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade" erweist sich als paraphyletische Einheit, denn ein Teil der Gattungen ist eng mit europäischen Formen verwandt.

Alle bisher in der Lacertidensystematik eingesetzten Methoden werden kritisch diskutiert. Eine Hypothese zur raum-zeitlichen Erklärung der Phylogenie der Lacertidae wird präsentiert.

* Dr. Werner Mayer, Naturhistorisches Museum Wien, Chemosystematische Untersuchungsstelle, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich.

** Gerald Benyr, Naturhistorisches Museum Wien, Chemosystematische Untersuchungsstelle, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich.

Inhalt

Einleitung 622
Dank 624
Material und Methode 624
Diskussion der Methode 626
Aussagekraft molekularer Strukturen 626
Reproduzierbarkeit der immunologischen Distanzmessungen 626
Reziprozität der Distanzwerte 626
Redundanz der Daten 627
Erstellung und Bewertung der Dendrogramme 627
Die stochastische Streuung der Evolutionsgeschwindigkeiten 627
Isolationszeiten 628
Ergebnisse 628
Großgruppierungen 628
Die "Afrikanische Linie" 631
Die "Eurasische Linie" 631
Diskussion der Ergebnisse 636
Eine kritische Betrachtung anderer in der Lacertiden-Systematik angewandter Methoden.. 637
Morphologie 637
Ethologie 638
Karyologie 639
Andere immunologische Techniken 639
DNA-Merkmale 640
Taxonomische Konsequenzen 640
Eine Hypothese zur raum-zeitlichen Erklärung der Phylogenie der Lacertidae 642
Literatur 644

Einleitung

Bezifferte BÖHME (1971) die Anzahl der rezenten Lacertidenarten noch mit 160, so schätzt man ihre Zahl heute bereits auf 240 (ARNOLD 1989a). Außer durch Neubeschreibungen ist diese Veränderung auch durch die Höherstufung vieler bereits seit längerer Zeit bekannter Unterarten zustande gekommen. Dieser Wandel dokumentiert den auf Artniveau in letzter Zeit stark angestiegenen Wissensstand in der Lacertidensystematik sehr deutlich. Gute Fortschritte wurden teilweise auch in der Zusammenfassung von Arten zu monophyletischen Gattungen - wie durch die Aufspaltung der Sammelgattung *Eremias* in die Genera *Pseuderemias*, *Meroles*, *Pedioplanis*, *Heliobolus*, *Eremias* und *Mesalina* - und im Auffinden von holophyletischen Verwandtschaftsgruppierungen wie beispielsweise *Lacerta* s.str., *Omanosaura*, *Podarcis*, *Teira* und *Timon* innerhalb der großen Sammelgattung *Lacerta* erzielt. Durch diese Erfolge lassen sich die meisten Arten der Familie heute allgemein anerkannten verwandtschaftlichen Gruppierungen zuordnen, die als OTU's für die Erforschung der Großgliederung der Familie dienen können.

Ein Nachteil der teilweise bereits erfolgten Ausgliederung von holophyletischen Gruppen

wie *Podarcis* (ARNOLD, 1973) aus der Sammelgattung *Lacerta* besteht darin, daß sich die paraphyletische Natur des Resttaxons weiter verstärkt hat. Eine Abtrennung aller nicht zu den Smaragdeidechsen (*Lacerta* s.str.) zuzurechnenden Arten ist daher längst überfällig. Die systematischen Beziehungen dieser Arten oder Artenbündel sind aber derzeit noch höchst unsicher, weshalb alle sich mit der Familie auseinandersetzenden Bearbeiter bisher darauf verzichtet haben, für diese Taxa neue Gattungsnamen in die Literatur einzuführen. Dies geschah nicht zuletzt aus der Voraussicht, daß viele dieser Namen bald wieder in der Synonymie verschwinden würden.

Die wenigen bisher vorhandenen Ansätze in Richtung einer Großgliederung der Familie, von SHCHERBAK (1975) bezüglich einer Unterfamilie Eremiainae und von CANO & al. (1984), die für die Gattung *Gallotia* eine eigene Familie Gallotiidae vorgeschlagen haben, blieben wenig beachtet, vor allem wohl deshalb, weil der Rest der Arten keiner entsprechenden systematischen Bewertung unterzogen worden ist. So blieb für fast 70 Jahre BOULENGER's "Monograph of Lacertidae" (1920, 1921) die letzte zusammenfassende Arbeit über die Familie. Die Mängel dieser überwiegend auf adaptiven Merkmalen basierenden Gliederung sind längst bekannt, doch waren spätere Verbesserungen (u.a. LANTZ 1928, ARNOLD 1973, SHCHERBAK 1975) immer auf einzelne Gruppen beschränkt. Einzig die von ARNOLD (1989a) erst kürzlich erstellte umfassende Übersicht über die Familie stellt einen Versuch dar, mittels computergestützter Auswertung einer großen Zahl von Merkmalen alle Arten der Familie auf ihre phylogenetischen Beziehungen hin zu untersuchen. Doch wieder erbrachte diese Methode zwar in Detailfragen einige Verbesserungen, die großen systematischen Zusammenhänge ließen sich aber auch diesmal nicht klären, was vor allem auf die hohe Homoplasie innerhalb dieser morphologisch wenig variablen Familie zurückzuführen ist.

Die häufig widersprüchlichen Ergebnisse von Untersuchungen unterschiedlicher Merkmalskomplexe zeigen, daß seit BÖHME's (1971) Feststellung, "daß es bis zu einem natürlichen System der Lacertidae noch ein weiter Weg ist", kaum entscheidende Fortschritte erzielt werden konnten.

Viele molekulare Strukturen sind in hohem Ausmaß selektionsneutral (KIMURA 1982) und ihre Evolutionsgeschwindigkeiten über längere Zeiträume relativ konstant. Daher sind sie die einzigen Merkmale, die bei einem Fehlen ausreichender Fossilfunde - wie in der Familie Lacertidae - eine zumindest grobe Datierung des zeitlichen Verlaufs der Evolution erlauben und darüber hinaus den Versuch ihrer Korrelation mit paläogeographischen und -klimatischen Fakten ermöglichen.

Die vorliegende Arbeit soll neue albumin-immunologische Daten zur Evolution der Familie Lacertidae präsentieren sowie diese und frühere entsprechende Ergebnisse im Lichte karyologischer und morphologischer Befunde diskutieren.

Taxonomische Fragestellungen können durch die vorliegende Arbeit nur in sehr beschränktem Umfang behandelt werden. Wir wollen jedoch den Umstand, daß die Sammelgattung *Lacerta* aktuellen Umfangs entgegen besserem Wissen und nur als Notlösung aufrechterhalten wird, dadurch unterstreichen, daß wir für alle Arten mit Ausnahme der Smaragdeidechsen (Subgenus *Lacerta* s.str., sensu BÖHME 1984) "*Lacerta*" schreiben.

Dank

Wir bedanken uns bei allen Freunden und Kollegen, die uns Material für diese Untersuchung zur Verfügung gestellt haben: H. Berger-Dell'Mour (Windhoek), W. Bischoff (Bonn), A. Hassel, P. Keymar und F. Tiedemann (Wien), J. Obst (Dresden), G. Pasteur (Montpellier) und N. Shcherbak (Kiew), sowie bei W. Böhme (Bonn), U. Joger (Darmstadt) und J. Rögl (Wien) für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Die experimentellen Arbeiten wurden vom Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt-Nr. 6096-Bio) teilfinanziert.

Material und Methoden

Unter Verwendung von insgesamt 15 spezifischen Albumin-Antiseren wurden zwei Distanz-Datensätze erhoben. Matrix I enthält die Ergebnisse der Reaktionen von 9 Antiseren mit ihren homologen Antigenen sowie den Antigenen weiterer 21 Arten. Die meisten der in dieser Matrix zusammengefaßten Arten gehören dem "Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade" sensu ARNOLD (1989a) an. Die Matrix II ergab sich unter Verwendung von 11 Antiseren und 5 zusätzlichen Antigenen von Arten der paläarktischen Region; ihre Ergebnisse dienen vor allem der Einbindung bereits früher publizierter immunologischer Daten. Die für beide Matrices untersuchten Arten sind in Tabelle 1 aufgelistet.

Zehn der verwendeten Antiseren lagen uns bereits aus früheren Untersuchungen vor, für *Meroles cuneirostris*, *Heliobolus lugubris*, *Eremias arguta*, *E. velox* und *E. grammica* wurden sie neu hergestellt. Albuminisolierung und Immunisierung der Kaninchen erfolgten wie von LUTZ & MAYER (1984, 1985) beschrieben. Die immunologischen Kreuzreaktionen wurden nach der Methode der Micro-Komplement-Fixierung nach CHAMPION et. al. (1974) und ZWILLING (1977) durchgeführt. Alle angegebenen Distanzen sind Mittelwerte aus Doppel- oder Mehrfachbestimmungen. Um auf individuellen Unterschieden in der Immunreaktion der einzelnen Kaninchen beruhende Verschiedenheiten der Antiseren abzugleichen (siehe unten), wurden die Distanzwerte nach der Methode von UZZELL (1982) skaliert. Wir folgten dabei zwei Vorgaben: Die Durchschnittswerte der Skalierungsfaktoren jener 5 für beide Datensätze verwendeten Antiseren sollten sich für die beiden Matrices möglichst wenig unterscheiden, und außerdem sollte der Mittelwert aller Skalierungsfaktoren nahe 1 liegen.

Aus den reziproken Abschnitten der korrigierten Matrices wurden nach der Methode von FITCH & MARGOLIASH (1967) Dendrogramme errechnet. Als Auswahlkriterium für das beste Dendrogramm diente der Gesamtfehler nach PRAGER & WILSON (1976). Mittels eines jackknife-Verfahrens (LANYON 1985) wurden anschließend die am besten mit den Meßergebnissen harmonierenden Dendrogramme auf Übereinstimmungen überprüft.

Taxa, zu denen nur unidirektionale Distanzen vorlagen, wurden nach der Methode von BEVERLEY & WILSON (1982) nachträglich eingefügt. Eine Überprüfung der jeweiligen Position erfolgte durch Berechnung des Gesamtfehlers der Bäume, die aus der um das betreffende Taxon erweiterten Matrix nach FITCH & MARGOLIASH (l.c.) konstruiert wurden.

Tabelle 1: Untersuchte Arten samt dafür verwendeter Abkürzungen und Fundorte (die meisten Herkunftsländer sind mit ihren internationalen Erkennungszeichen, Namibia jedoch mit SWA, die Vereinigten Arabischen Emirate mit UAE und die ehemalige Sowjetunion mit GUS bezeichnet). Für die mit * bezeichneten Arten standen spezifische Albumin-Antiseren zur Verfügung. Die Ziffern I und II weisen darauf hin, in welcher der beiden Matrices Distanzen der betreffenden Arten Verwendung fanden.

Acanthodactylus boskianus		Abo	Jemen	ADN	I
Acanthodactylus busacki		Abu	Timimaun	DZ	I
Acanthodactylus dumerilii		Adu	Timimaun	DZ	I
Acanthod. schreiberi	*	Ash	Ashkelon	IL	I,II
Adolfus jacksoni		ADj	Usambara-Berge	EAT	I
Australolacerta australis		AUa	Matroos-Berg (Cape)	ZA	I
Eremias arguta	*	Ear	Ukraine	GUS	I
Eremias grammica	*	Egr	Kazachstan	GUS	I,II
Eremias intermedia		Ein	Kazachstan	GUS	I
Eremias multiocellata		Emu	Tjan Schan (Kirgisien)	GUS	I
Eremias persica		Epe	Kushka (Turkmenien)	GUS	I
Eremias pleskei		Epl	Armenien	GUS	I
Eremias strauchi		Est	Turkmenien	GUS	I
Eremias velox	*	Eve	Kazachstan	GUS	I,II
Gallotia stehlini	*	GAs	Gran Canaria	E	II
Heliobolus lugubris	*	Hlu	Windhoek	SWA	I
Ichnotropis capensis		Ica	Waterberg	SWA	I
Lacerta trilineata	*	Ltr	Insel Ios	GR	I,II
"*Lacerta*" *andreanskyi*		Lan	Atlas-Gebirge	MA	II
"*Lacerta*" *bedriagae*	*	Lbe	Corte (Korsika)	F	II
"*Lacerta*" *cappadocica*	*	Lcp	Diyarbakır	TR	II
"*Lacerta*" *cyanura*		Lcy	Oman-Gebirge	UAE	II
"*Lacerta*" *jayakari*	*	Lja	Oman-Gebirge	UAE	II
"*Lacerta*" *monticola*		Lmo	Sra. de Gredos	E	II
"*Lacerta*" *vivipara*	*	Lvi	Mariazell (Steiermark)	A	II
Latastia longicaudata		LAl	Arusha	EAT	I
Meroles anchietae		Man	Kunenemund	SWA	I
Meroles ctenodactylus		Mct	Oranjemund	SWA	I
Meroles cuneirostris	*	Mcu	Koichab	SWA	I
Meroles reticulatus		Mre	Swakopmund	SWA	I
Meroles suborbitalis		Msu	Aus	SWA	I
Mesalina guttulata		MEg	Maarle Adumin	IL	I
Mesalina rubropunctata		MEr	Timimaun	DZ	I
Ophisops elegans		Oel	Sultan sazlığı (Kayseri)	TR	II
Pedioplanis burchelli		PEb	Karroo-Park	ZA	I
Pedioplanis undata		PEu	Windhoek	SWA	I
Podarcis erhardii	*	Per	Insel Naxos	GR	I,II
Podarcis dugesii	*	Pdu	Madeira	P	II
Podarcis perspicillata		Ppe	Menorca	E	II
Psammodromus hispanicus	*	PSh	Agde	F	I
Takydromus sexlineatus		Tse	Ohne Fundort: Tierhandel		I

Diskussion der Methode

1. Aussagekraft molekularer Strukturen

Der weitaus überwiegende Anteil molekularer Strukturen ist extrem variabel, und Veränderungen in diesem Merkmalskomplex sind unserer Ansicht nach in hohem Ausmaß selektionsneutral (KIMURA 1982). Solche Merkmale sind daher bei weitem besser als morphologische Merkmale geeignet, die Entwicklungsgeschichte von Lebewesen aufzuklären. Das Albuminmolekül zum Beispiel besteht aus ca. 600 Aminosäuren (= 600 Einzelmerkmalen!) und weist bei den meisten bisher untersuchten Wirbeltieren eine vergleichsweise hohe und relativ konstante Evolutionsgeschwindigkeit auf (WILSON & al. 1977).

2. Reproduzierbarkeit der immunologischen Distanzmessungen

Bei Mehrfachbestimmungen betrugen die Abweichungen vom Mittelwert in der Regel nicht mehr als 1 unit.

Ein Teil der Distanzen - vor allem aus dem Datensatz II - sind bereits für frühere Publikationen ermittelt worden (LUTZ & MAYER 1985, LUTZ & al. 1986, MAYER & LUTZ 1989, 1990). Die Wiederholungen der Experimente mit denselben Antiseren und Antigenen haben nun in der Regel um durchschnittlich 2 units (Schwankungsbreite 0 bis 5 units) höhere Distanzwerte ergeben als die Messungen vor einigen Jahren. Die Ursache dafür liegt zweifellos an den Antiseren, da Überprüfungen mit frischen Antigenen die neuen Ergebnisse bestätigten. Welchen Veränderungen die bei -20°C gelagerten Antiseren unterliegen, ist uns unbekannt, eine merkliche Veränderung ihrer Titer war aber damit nicht verbunden. Die meisten der neu ermittelten Distanzen sind jedoch von den alten Werten so wenig verschieden, daß sich daraus keine bedeutenden Unterschiede für die Topologie der Dendrogramme ergeben.

3. Reziprozität der Distanzwerte

Die Unterschiede zwischen reziproken Distanzwerten sind teilweise erheblich, so ist der mittlere Fehler (CHAMPION & al. 1975) für die Matrix I 17% und für die Matrix II 14%. Dieser Fehler entsteht zum Teil durch "individuelle Unterschiede" der Antiseren, die sich wahrscheinlich folgendermaßen erklären lassen: Antiseren gegen so komplexe Antigene wie Albumine stellen eine Mischung aus unterschiedlich spezifischen Antikörpern dar. Ist der Anteil an hochspezifischen Antikörpern groß und daher der heterologe Titer vergleichsweise nieder, erhält man als Ergebnis der Kreuzreaktionen durchwegs höhere Distanzen als bei Verwendung von Antiseren mit einem größeren Anteil weniger spezifischer Antikörper. Solche Unterschiede sind sogar - in erheblichem Ausmaß - im Serum eines einzigen Kaninchens während der Immunisierungsperiode erkennbar (CHAMPION & al. 1974, KERÖ 1982).

Dieser Fehler kann durch geeignete Skalierungsverfahren stark reduziert werden. Durch die von uns angewandte Methode nach UZZELL (1982) sank der Reziprozitätsfehler auf 8,5% in der Matrix I und 9% in der Matrix II.

Der verbleibende Fehler beruht nur zum geringsten Teil auf Meßungenauigkeiten, denn die Streuung der Meßwerte ist minimal; seine genauen Ursachen sind nicht bekannt. Die

Mittlung reziproker Distanzwerte, wie von uns vorgenommen, kann den Fehler weiter verringern, zum Teil bleiben seine Auswirkungen aber als Unsicherheit der Dendrogramme bestehen.

4. Redundanz der Daten

Eine vollständige Datenmatrix enthält bei n OTUs n(n-1)/2 Daten (im Falle, daß die Distanzen XY und YX unabhängig erhoben wurden, original sogar doppelt so viele), aus denen die Längen von 2n-3 Dendrogrammabschnitten berechnet werden können. Für $n > 3$ überwiegt die Anzahl der Daten die der Dendrogrammabschnitte. Diese Redundanz führt wegen der Ungenauigkeit von Meßergebnissen in der Regel zu mehr oder minder großen Widersprüchen. Daher beruhen alle Algorithmen zur Erstellung von Bäumen auf Mittlungsverfahren. Für die Beurteilung der Qualität von Dendrogrammen kann das Ausmaß des in ihnen enthaltenen Widerspruchs gegenüber den zugrunde liegenden Meßdaten verwendet werden. Dieser Input-Output-Fehler der Dendrogramme wird z.B. durch den Gesamtfehler nach PRAGER & WILSON (1976) ausgedrückt, wie wir ihn zur Auswahl der besten Dendrogramme herangezogen haben.

5. Erstellung und Bewertung der Dendrogramme

Der Großteil der errechneten Dendrogramme weist naturgemäß bedeutende negative Astlängen auf. Solche Bäume sind phylogenetisch nicht interpretierbar, würden doch solche Aststücke komplexe Rückevolution bedeuten. Geringfügig negative Äste können ihre Ursache jedoch auch in Ungenauigkeiten der Distanzwerte haben. Nach Ausscheidung aller Dendrogramme mit bedeutenderen negativen Astlängen (mehr als 1 unit) verblieb für beide Matrices noch je eine größere Anzahl von phylogenetisch sinnvollen Bäumen, die meisten allerdings mit geringfügig negativen Aststücken. Fast immer jedoch wiesen Dendrogramme mit negativen Aststücken größere Input-Output-Fehler auf, und waren somit auch aus diesem Grund weniger wahrscheinlich als Bäume mit ausschließlich positiven Astlängen.

Dendrogramme, wie sie sich nach der Methode von FITCH & MARGOLIASH (l.c.) errechnen lassen, sind ungewurzelt und lassen sich erst durch Zusatzannahmen in Richtung der Zeitachse orientieren und somit phylogenetisch interpretieren. LUTZ & al. (1986) geben für die von ihnen untersuchten Taxa eine früheste Auftrennung in *Gallotia*, *Psammodromus* und den Rest der Arten an. Entsprechend dieser Annahme haben wir für unsere Dendrogramme eine Darstellung gewählt, die *Psammodromus hispanicus* für den Datensatz I und *Gallotia stehlini* für den Datensatz II als Outside-Taxon ausweist. Die Einbindung von *Psammodromus* sollte es ermöglichen, eventuelle Beziehungen zwischen dieser Gattung und *Ichnotropis* aufzudecken, die aufgrund einer gewissen äußeren Ähnlichkeit, der angeblichen Gemeinsamkeit einer Stimme und ähnlich hoher immunologischer Distanzen zu "*Lacerta*" *lepida* und "*L.*" *monticola* (BUSACK & MAXSON 1987) denkbar wären.

6. Die stochastische Streuung der Evolutionsgeschwindigkeiten

Aus FITCH-MARGOLIASH-Dendrogrammen errechnen sich häufig beachtliche Differenzen in den Evolutionsgeschwindigkeiten der einzelnen Entwicklungslinien. Diese Unterschiede werden von manchen Autoren (siehe z.B. JOGER 1984) als artifiziell betrachtet und sind für sie ein wesentlicher Anlaß zur Kritik an dieser Berechnungs-

methode. Es wird dabei jedoch übersehen, daß die Anzahl der während gleicher Zeiten kumulierten Aminosäureunterschiede einer stochastischen Streuung unterliegt. Die Ergebnisse zufälliger diskreter Veränderungen durch sehr selten eintretende Ereignisse ähneln einer Poisson-Verteilung. Diese weist eine Standardabweichung auf, die gleich der Wurzel des Erwartungswertes ist: $\sigma = \sqrt{E(x)}$. Insofern wäre die Gleichheit der einzelnen Evolutionsgeschwindigkeiten und nicht ihre oft erhebliche Verschiedenheit überraschend.

Für unsere beiden Datensätze ergeben sich zwischen den untersuchten Arten (außer den Outside-Taxa) und ihrem hypothetischen letzten gemeinsamen Vorfahren Distanzwerte zwischen 12 units (*Lacerta trilineata*) und 40 units ("*Lacerta*" *jayakari*). Diese Extremwerte sind zwar beachtlich verschieden, aber deswegen noch keineswegs unwahrscheinlich.

7. Isolationszeiten

Nach WILSON & al. (1977) entspricht eine Distanz von 100 units einer Isolationszeit von durchschnittlich 55 bis 60 MJ. Bei derselben Distanz einer rezenten Art zu ihrem hypothetischen Vorfahren würde dessen Alter daher ca. 110 bis 120 MJ. betragen. Unter dieser Annahme wurde mit der von LUTZ & al. (1986) beschriebenen Methode der zeitlichen Skalierung die Berechnung des Alters für die jeweils letzten gemeinsamen Vorfahren der einzelnen Entwicklungslinien vorgenommen.

Aufgrund der stochastischen Streuung der Evolutionsgeschwindigkeiten und der großen Anzahl in die Berechnung einfließender Annahmen sind alle zeitlichen Angaben mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Die von uns berechneten Isolationszeiten stellen somit nur eine ungefähre Chronologisierung der Ereignisse dar.

Ergebnisse

1. Großgruppierungen

Unsere Ergebnisse lassen keinen unmittelbaren Schluß auf die verwandtschaftliche Stellung der Gattungen *Psammodromus* und *Gallotia* zu, doch weisen ihre Vertreter zu den übrigen untersuchten Arten die mit Abstand größten Immundistanzen auf, was wir als gutes Indiz für deren isolierte Position und somit auch für deren Brauchbarkeit als outgroups ansehen können. Wir nehmen deshalb - und in Übereinstimmung mit früheren immunologischen Ergebnissen (LUTZ & al. 1986; MAYER & BISCHOFF 1991) - eine früheste Auftrennung der rezenten Lacertidae in zwei Entwicklungslinien an, deren eine zu *Psammodromus* und *Gallotia*, die andere zu allen übrigen Formen führt.

Der aus beiden Datensätzen konstruierte "jackknife-strict-consensus-tree" (Abb. 3) erlaubt folgende Rekonstruktion der Phylogenie der Hauptgruppe der Lacertidae:

Eine erste Abspaltung erfolgte durch eine zu den Smaragdeidechsen (*Lacerta* s.str.) und der Bergeidechse (nominelle Untergattung *Zootoca* von *Lacerta*) führende Linie ("*Lacerta*-Linie").

Die Schwestergruppe der "*Lacerta*-Linie" teilte sich etwas später in zwei Linien, die wir in der Folge nach der Verbreitung der überwiegenden Mehrzahl ihrer Vertreter als "Eurasische Linie" bzw. "Afrikanische Linie" bezeichnen und deren weitere Radiation wir gesondert besprechen wollen.

Tabelle 2a: Matrix I: "Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade", gemessene immunologische Distanzen: In den Spalten sind die zu einem Antiserum, in den Zeilen die zu einem Antigen gehörigen Werte zu finden. Abkürzungen siehe Tabelle 1.

	Per	Ltr	PSh	Mcu	Egr	Eve	Ear	Hlu	Ash
Per	0	48	54	42.5	44	38	38	71	53.5
Ltr	43	0	42	36.5	42.5	42.5	26	60	35
PSh	73	53	0	54	70	76	57	81	68
Mcu	30	40.5	36	0	35	46	32.5	68	38
Egr	29	40	36	39.5	0	7	11	83	48
Eve	27.5	41.5	39	41.5	5	0	10.5	77	43
Ear	41	39	47	44	9	21	0	85.5	42
Hlu	41.5	59	59	41	56	46.5	47	0	48
Ash	47	38.5	48	35	40	46.5	31	65	0
Mct	32	43.5	40	11	37	41.5	36.5	69	37.5
Msu	37	43	38	15	41	50	43	70	37
Mre	28.5	40	35	8.5	33.5	40	32	64	33
Man	32	45	38.5	9.53	34	33	0	71	29
Emu	34	40	40	40.5	8	6	8	76	40
Epl	33.5	36.5	40	42	8.5	11.5	9.5	75	42.5
Epe	32	35	35.5	40	41	6	15.5	80	42
Est	25	35	33	37.5	12	12	15.5	77	40
Ein	26.5	32.5	38	38	8.5	19.5	7.5	78	41
PEb	31.5	41.5	44	27.5	30	32	30	55	27
PEu	37	46	46	31.5	41	38	33.5	58	26
Abu	52.5	38	48.5	40	47	43	31.5	63	11
Adu	45.5	44	46.5	44	38	39	29	63	11
Abo	48	35	49	31.5	51	48	32	69	7.5
MEg	33	41	46.5	50	22.5	25.5	28	77	46
MEr	31	43	46.5	49.5	22.5	25.5	28	71.5	41
Ica	71	62.5	71	56	75	67	61	80	62
AUa	26	33	38.5	22	29	36.5	33	61	35.5
Tse	57	50	56	53	45	52	42	67	36
LAl	46	55	62	40	62	75.5	63	63	51
ADj	42.5	55	64	50	50	44	58	74	40

Tabelle 2b: Matrix I: "Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade", immunologische Distanzen, skaliert (UZZELL 1982); Skf: Skalierungsfaktor; Abkürzungen siehe Tabelle 1.

	Per	Ltr	PSh	Mcu	Egr	Eve	Ear	Hlu	Ash
Ltr	43.9								
PSh	75.5	50.5							
Mcu	35.2	33.7	47.9						
Egr	31.5	35.9	54.6	33					
Eve	30.2	34.9	56.4	37.1	5				
Ear	44.6	32.1	64.7	38.8	10.4	14.6			
Hlu	46.2	45.4	66.1	41.1	52.4	44.5	56.4		
Ash	49.2	32	61.9	31.6	38.9	37.8	36.9	43	
Mct	34.7	37.3	52.9	9.8	32.6	33.4	43.1	46.2	33.3
Msu	40.1	36.9	50.3	13.4	36.1	40.3	50.8	46.8	32.8
Mre	30.9	34.3	46.3	7.6	29.5	32.2	37.8	42.8	29.3
Man	34.7	38.6	50.9	8.5	29	34.6	35.4	47.5	25.7
Emu	36.8	34.3	52.9	36.2	7	4.8	9.4	50.9	35.5
Epl	36.3	31.3	52.9	37.5	7.4	9.2	11.2	50.2	37.7
Epe	34.7	30	46.9	35.7	3.5	12.9	18.3	53.5	37.3
Est	27.1	30	43.6	33.5	10.5	9.6	18.3	51.5	35.5
Ein	28.7	27.9	50.3	34	7.4	15.7	8.8	52.2	36.4
PEb	34.1	35.6	58.2	24.6	26.4	25.8	35.4	36.8	23.9
PEu	40.1	39.5	60.8	28.1	36.1	30.6	39.5	38.8	23.1
Abu	56.9	32.6	64.2	35.7	41.4	34.6	37.2	42.2	9.7
Adu	49.3	37.8	61.5	39.3	33.4	31.4	34.2	42.2	9.7
Abo	52	30	64.8	28.1	44.9	38.7	37.8	46.2	6.6
MEg	35.7	35.2	61.5	44.7	19.8	20.5	33	51.5	40.8
MEr	33.6	36.9	61.5	44.2	19.8	18.5	33	47.8	36.4
Ica	77	53.6	93.9	50.1	66	54	72	53.5	55
AUa	28.2	28.3	50.9	19.6	25.5	29.4	39	40.8	31.5
Tse	61.8	42.9	74.1	47.4	39.6	41.9	49.6	44.8	31.9
LAl	49.8	47.2	82	35.7	54.6	60.8	74.4	42.2	45.3
ADj	46	47.2	84.7	44.7	44	35.4	68.5	49.5	35.5
Skf	1.08	0.86	1.32	0.89	0.88	0.81	1.18	0.67	0.89

Die Stellung der Gattung *Takydromus* können wir nur schwer beurteilen, denn zu *Takydromus sexlineatus* besitzen wir nur unidirektionale Daten, die zudem eine erhebliche Inkonsistenz aufweisen. Am ehesten ließe sich *Takydromus* hier als vierte Entwicklungslinie ("Orientalische Linie") auffassen.

Tabelle 3a: Matrix II: "Westpaläarktische Arten", gemessene immunologische Distanzen: In den Spalten sind die zu einem Antiserum, in den Zeilen die zu einem Antigen gehörigen Werte zu finden. Abkürzungen siehe Tabelle 1.

	Lja	Ltr	Lcp	Eve	Egr	Lbe	Per	Lvi	Pdu	Ash	GAs
Lja	0	56	47	39	50.5	46	65	62	43	54	60
Ltr	51	0	17	42.5	42.5	26.5	43	32	21	35	37
Lcp	45	32	0	38.5	38	25.5	33	40	26	40.5	44
Eve	36.5	41.5	21	0	5	24.5	27.5	42	32	43	37
Egr	44	40	23	7	0	30	29	37.5	29.5	48	38.5
Lbe	50	48	14	34.5	24	0	35	38	22	32	38
Per	55	48	28.5	38	44	34	0	53.5	31	53.5	49
Lvi	62	39	34	44	45	34	44.5	0	44	39	47.5
Pdu	53	38	18.5	40	40	14	32	35	0	35	38.5
Ash	43	38.5	24.5	46.5	40	31	47	41.5	37	0	54
GAs	88	52	37	44	62	53	49	49	38	52	0
Lmo	43.5	34.5	14	35	36	13.5	28	37	22	30.5	40
Ppe	66	47	34	51	53	34	33.5	49	24	51.5	43
Lan	51	44.5	20.5	30.5	30.5	15	24	42	14.5	31.5	31
Lcy	16.5	50.5	49	42	60	46.5	70.5	55.5	39	54	69
Oel	34	32	19	29.5	27.5	21	37	40	30	35	40

2. Die "Afrikanische Linie"

Die drei Gattungen dieser Radiation, von denen wir Antiseren zu je einer Art besitzen (*Acanthodactylus*, *Heliobolus* und *Meroles*), gehören Gattungsgruppen an, deren Trennung wohl relativ kurz nach dem Entstehen der "Afrikanischen Linie" erfolgte. Die Abzweigungsstelle zu *Meroles* liegt sogar so knapp am Ursprung der "Afrikanischen Linie", daß sich die Monophylie der gesamten "Linie" bei Anwendung des "jackknife"-Verfahrens nicht als gesichert erweist.

Wenig Anlaß zur Unsicherheit besteht hingegen hinsichtlich einer Zuordnung der Gattungen *Pedioplanis* und *Adolfus* zur *Acanthodactylus*-Gruppe und von *Latastia* und *Ichnotropis* zur *Heliobolus*-Gruppe. Die Stellung von *Australolacerta* ist weniger gesichert, doch kann die Gattung am wahrscheinlichsten zur *Meroles*-Gruppe gestellt werden.

Die Gattungen *Acanthodactylus* und *Meroles* (unter Einschluß von *Meroles anchietae* - vormals in einer eigenen Gattung *Aporosaura*) stellen, zumindest im Umfang der von uns untersuchten Arten, relativ enge Bündel dar.

3. Die "Eurasische Linie"

Innerhalb dieser Radiation setzen sich zwei Gruppen recht deutlich voneinander ab. Diese

umfassen im Rahmen der hier untersuchten Taxa einerseits die Gattungen *Eremias*, *Mesalina* und *Ophisops* sowie die nominelle Untergattung *Omanosaura* von *Lacerta* ("*Eremias*-Gruppe"), andererseits *Podarcis* und manche Arten von *Lacerta* part II sensu ARNOLD (1973).

Für *Mesalina* ergibt sich ein Schwestergruppenverhältnis zu *Eremias*. An beide schließt sich *Omanosaura* an, innerhalb derer die enge Verwandtschaft von "*Lacerta*" *jayakari* und "*L.*" *cyanura* eindeutig bestätigt werden konnte. Die Stellung von *Ophisops* ist weniger gesichert, wahrscheinlich hat sich die Gattung schon vor *Omanosaura* von der zu *Eremias* und *Mesalina* führenden Entwicklungslinie abgespalten. Was *Eremias* betrifft, so können die Ergebnisse eine Aufteilung in Untergattungen nicht stützen, denn alle untersuchten Taxa stellen sich als enges Artenbündel dar.

Innerhalb der Schwestergruppe der "*Eremias*-Gruppe" erwiesen sich einerseits "*Lacerta*" *andreanskyi*, *Podarcis perspicillata* und *P. dugesii* sowie andererseits "*Lacerta*" *bedriagae* und "*L.*" *monticola* als näher verwandt. Die Beziehungen dieser beiden Gruppen zueinander und zu "*L.*" *cappadocica* und *Podarcis* s.str. lassen sich nicht mit der nötigen Sicherheit feststellen.

Tabelle 3b: Matrix II: "Westpaläarktische Arten", immunologische Distanzen, skaliert (UZZELL 1982); Skf: Skalierungsfaktor; Abkürzungen siehe Tabelle 1.

	Lja	Ltr	Lcp	Eve	Egr	Lbe	Per	Lvi	Pdu	Ash	GAs
Ltr	48.2										
Lcp	54.1	24.3									
Eve	34.8	34.8	30.4								
Egr	43.7	34.3	31.6	5.1							
Lbe	49	33.1	22.6	27.3	25.8						
Per	62.2	42.3	36.7	30.7	34.2	36.3					
Lvi	62.5	31.9	43	39.9	38.2	36.9	50.8				
Pdu	49.1	26.3	26	33.7	32.5	18.7	33.2	40.7			
Ash	47	32	35.5	39.9	39.7	31.1	50.2	39.3	35.8		
GAs	79.1	42.5	50.4	40.1	48.9	49.6	54.6	52.4	42.3	55.9	
Lmo	43.2	27.9	18.7	29.6	30.7	14	29.8	37.4	23	28.7	46.5
Ppe	66.3	38	45.6	43.2	45.3	35.3	35.7	49.6	25.1	48.5	50
Lan	51.2	35.9	27.5	25.8	26	15.5	25.5	42.5	15.1	29.6	36
Lcy	16.5	40.8	65.7	35.6	51.3	48.3	75.1	56.2	40.8	50.8	80.3
Oel	34.1	25.8	25.5	25	23.5	21.8	39.4	40.5	31.4	32.9	46.5
Skf	1.01	0.81	1.34	0.85	0.86	1.04	1.07	1.01	1.05	0.94	1.16

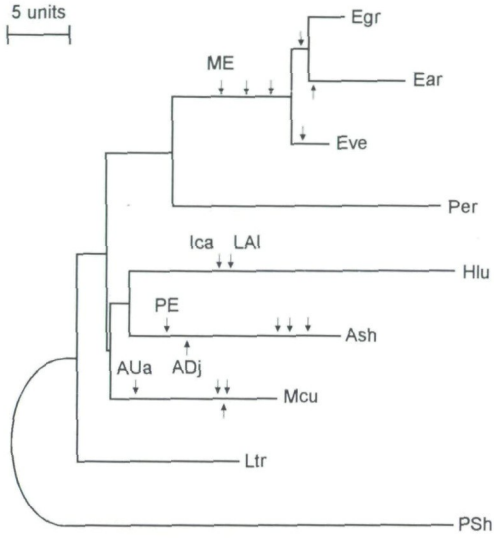

Abb. 1: Aus der Matrix I ("Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade") errechnetes Dendrogramm mit dem kleinsten Fehler (6.8% nach PRAGER & WILSON, 1976). Die Astlängen sind proportional den immunologischen Unterschieden. Pfeile geben die Einfügungsstellen der nach BEVERLEY & WILSON (1982) nachträglich eingerechneten Taxa an. Pfeile ohne Beschriftung beziehen sich auf weitere Angehörige jener Gattung zu der dieser Ast führt. ME = Mesalina, PE = Pedioplanis, weitere Abkürzungen siehe Tabelle 1.

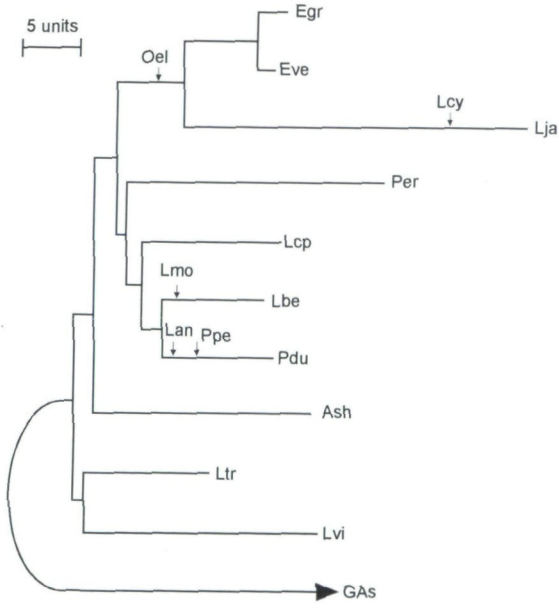

Abb. 2: Aus der Matrix II ("Westpaläarktische Arten") errechnetes Dendrogramm mit dem kleinsten Fehler (7.1% nach PRAGER & WILSON, 1976). Die Astlängen sind proportional den immunologischen Unterschieden. Pfeile geben die Einfügungsstellen der nach BEVERLEY & WILSON (1982) nachträglich eingerechneten Taxa an. Abkürzungen siehe Tabelle 1.

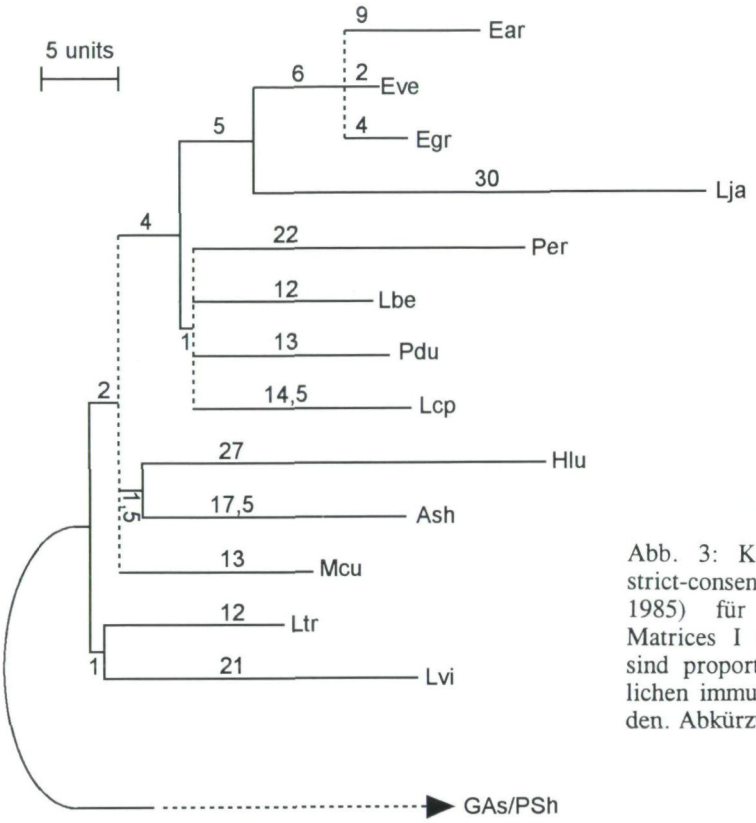

Abb. 3: Kombinierter "Jackknife-strict-consensus-tree" (nach LANYON 1985) für die Ergebnisse der Matrices I und II. Die Astlängen sind proportional den durchschnittlichen immunologischen Unterschieden. Abkürzungen siehe Tabelle 1.

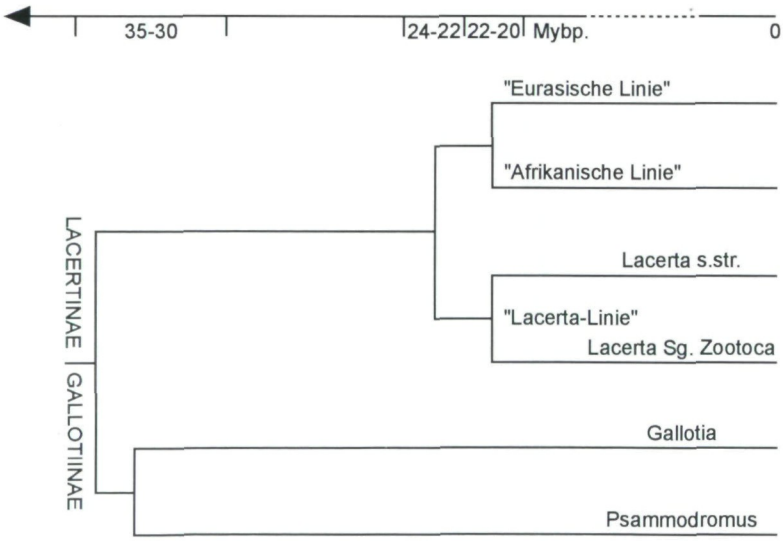

Abb. 4a: Hypothetischer Stammbaum der Lacertidae. Radiation zwischen Oligozän und unterstem Miozän. Zur weiteren Radiation der "Afrikanischen" und "Eurasischen Linie" siehe Abb. 4b - 4c.

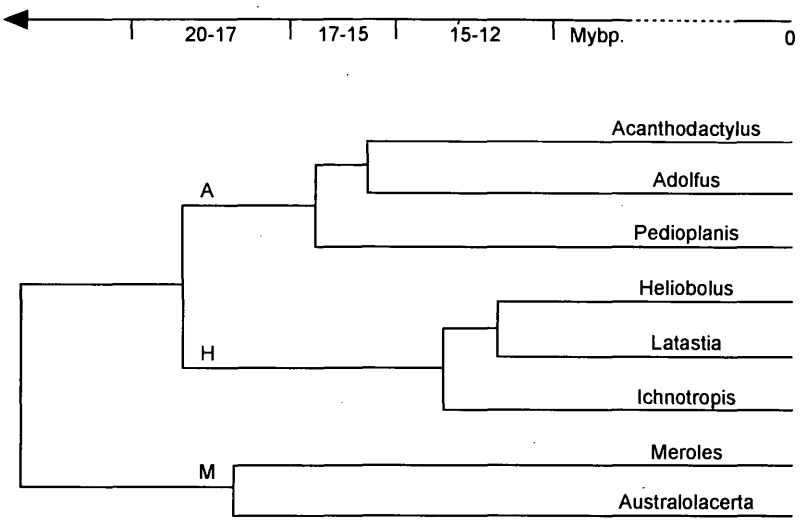

Abb. 4b: Hypothetischer Stammbaum der "Afrikanischen Linie". Abkürzungen im Dendrogramm: A: *Acanthodactylus*-Gruppe, H: *Heliobolus*-Gruppe, M: *Meroles*-Gruppe.

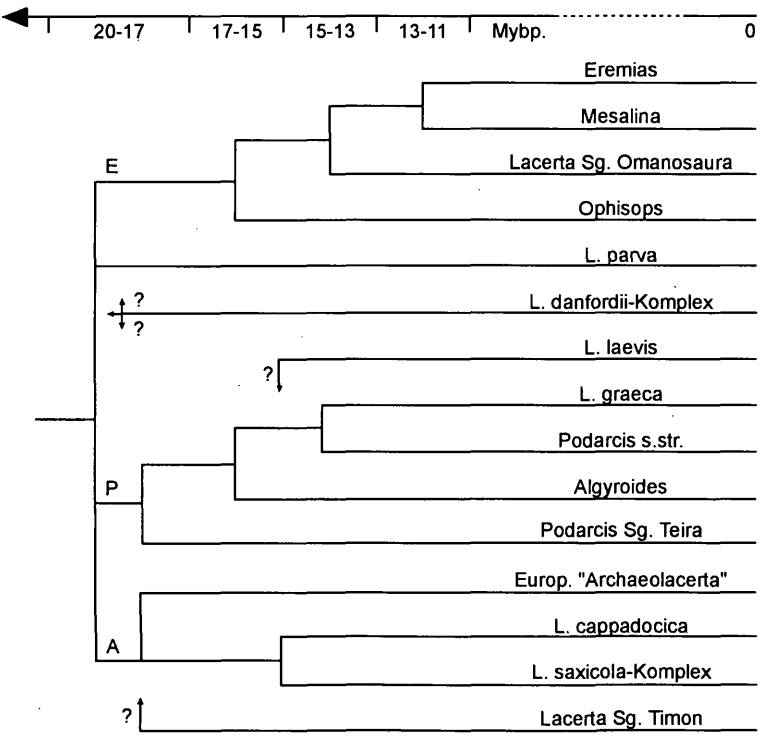

Abb. 4c: Hypothetischer Stammbaum der "Eurasischen Linie". Abkürzungen im Dendrogramm: "?": Die Einfügung des betreffenden Taxons in das Dendrogramm ist sehr unsicher. E: *Eremias*-Gruppe, Lp: "*L.*"-*parva*-Gruppe, P: *Podarcis*-Gruppe, A: *Archaeolacerta*-Gruppe.

Diskussion der Ergebnisse

Beim Vergleich bisheriger immunologischer Ergebnisse mit den Resultaten von ARNOLD (1989a) ergibt sich ein bemerkenswertes Paradoxon:

Alle heute anerkannten Gattungen sowie die von ARNOLD (1989a) einleitend angeführten Artengruppen sind durch morphologische Merkmale definiert und unterscheiden sich in manchen Fällen nur in subtilsten Details voneinander. Daher wurden schon Zweifel geäußert, ob *Eremias* und *Acanthodactylus* (PETERS 1969, BÖHME 1971) sowie *Algyroides* (BÖHME 1971) natürliche Gruppierungen wären. Nichtsdestoweniger konnte - im Umfang der bislang immunologisch verglichenen Arten - mit Ausnahme von *Lacerta* s.l. bzw. *Lacerta* part II (sensu ARNOLD 1973) und "Archaeolacertae" (sensu ARNOLD 1989a) die Monophylie aller von ARNOLD (1973 bzw. 1989a) angeführten Gattungen oder Artengruppen durch albumin-immunologische Ergebnisse bestätigt werden. So sind die Distanzen innerhalb von *Eremias* (3 - 18 units), *Acanthodactylus* (6 - 10 units) und *Meroles* (8 - 13 units) niedrig im Vergleich zu den intergenerischen Werten. ARNOLD's (1973) "southwestern group of *Lacerta* part II" mit den Arten *dugesii*, *perspicillata* und *andreanskyi* wie auch die von ihm (ARNOLD 1989a) postulierte Gruppe "*Lacerta jayakari* etc." konnten als monophyletische Einheiten bestätigt werden, und "*Aporosaura*" *anchietae* läßt sich in Übereinstimmung mit ARNOLD (1991) ganz klar an *Meroles* anschließen. Ebenso konnten in früheren Arbeiten die Gattungen *Podarcis* s.str. (LUTZ & MAYER 1985), *Psammodromus* (LUTZ & al. 1986), *Algyroides* (MAYER & LUTZ 1990) und *Gallotia* (MAYER & BISCHOFF 1991) als natürliche Gruppen bestätigt werden.

Umso überraschender ist es daher, daß die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Gattungen und Gruppen, wie sie ARNOLD (1989a) nach überwiegend morphologischen Merkmalen postuliert hat, kaum Ähnlichkeit mit albumin-immunologischen Ergebnissen haben. Übereinstimmung besteht lediglich im Schwestergruppenverhältnis von *Gallotia* zu *Psammodromus* und in der nahen Verwandtschaft von *Heliobolus* und *Ichnotropis*. Der bemerkenswerteste Unterschied zu ARNOLD (1989a) ist, daß sich auch die von ihm als gesichert angesehenen Bereiche seines Stammbaumes nicht bestätigen lassen. Vor allem erweisen sich *Eremias* und *Acanthodactylus* nicht als nahe verwandt: Die durchschnittliche Distanz zwischen Vertretern beider Gattungen ist mit ca. 37 units recht hoch. Wenn wir uns zudem z.B. auf die Daten jener 5 Antiseren (*Eremias velox*, *E. grammica*, *Acanthodactylus schreiberi*, *Podarcis erhardii* und *Lacerta trilineata*), die für beide Matrices verwendet worden sind, beschränken, so würde eine Anordnung von *Eremias* + *Acanthodactylus* gegenüber *Podarcis* + *Lacerta* s.str. zwischen den beiden Gruppen eine negative Astlänge von knapp 4 units ergeben. Hingegen errechnet sich bei einer Anordnung von *Eremias* + *Podarcis* gegenüber *Acanthodactylus* + *Lacerta* s.str. eine positive Astlänge von >9 units zwischen beiden Gruppen. Die Albuminverwandschaft zwischen *Eremias* und *Podarcis* ist somit deutlich enger als zwischen *Eremias* und *Acanthodactylus*.

Sehr schwierig zu interpretieren sind die immunologischen Ergebnisse mancher Taxa der "Eurasischen Linie", wie es auch durch den "jackknife-strict-consensus-tree" veranschaulicht wird. Ihre variable Stellung ist wahrscheinlich als Hinweis auf ein hinsichtlich geologischer Zeiträume gleichzeitiges Entstehen vieler Taxa zu bewerten.

Kritische Betrachtung anderer in der Lacertiden-Systematik angewandter Methoden

Wenn der von uns vorgeschlagene Stammbaum der Familie Lacertidae den tatsächlichen Verlauf der Evolution widerspiegelt, muß er durch mit anderen Techniken gewonnene Ergebnisse bestätigt werden, sofern diese nicht fehlerhaft sind. Im folgenden sollen daher einige Aspekte und Resultate bisher eingesetzter Methoden zur Erforschung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Familie diskutiert werden.

1. Morphologie

Es ist sicher zunächst überraschend, daß das Dendrogramm, welches ARNOLD (1989a) aufgrund einer Analyse von 84 fast ausschließlich morphologischen Merkmalen erstellt hat, kaum Ähnlichkeit mit unserem Albumin-Stammbaum hat. Einige prinzipielle Überlegungen sowie eine genauere Betrachtung der von ARNOLD (1989a) verwendeten Methoden und untersuchten Merkmale lassen diese Unterschiede aber verständlich werden:

Die von ARNOLD (1989a) angewandten Methoden zur Rekonstruktion der Phylogenie (parsimony- und compatibility-Analyse) interpretieren jede übereinstimmende Merkmalsausprägung so weit wie möglich als Synapomorphie; Konvergenz wird als sehr seltenes und somit unwahrscheinliches Ereignis betrachtet. Ist diese Annahme für das verwendete Datenset nicht erfüllt, können die Ergebnisse der Analyse jedoch erheblich von der realen Phylogenie abweichen. Jedes Merkmal, das auch nur bei zwei Taxa parallel verändert wurde, enthält daher eine Information, die eine Rekonstruktion des Ablaufes der Stammesgeschichte erschwert. Auch ein stammesgeschichtlich beibehaltener Polymorphismus würde das Ergebnis in gleicher Weise negativ beeinflussen. Derartige Homoplasien sind aber im von ARNOLD (1989a) verwendeten Datensatz sehr häufig vorhanden.

Aus einem gemeinsamen Vorkommen von Synapomorphien und Homoplasien entsteht in der Regel eine Ambivalenz zwischen mehreren gleich wahrscheinlichen Bäumen, die nur dann zugunsten der tatsächlichen Phylogenie entschieden werden kann, wenn eine größere Anzahl von Merkmalen in die Analyse eingeht, die bei fast allen Mitgliedern einer holophyletischen Gruppe in einzigartiger Weise ausgeprägt sind. Diese Anforderung wird aber nur von extrem wenigen der von ARNOLD (1989a) verwendeten Merkmale erfüllt, die zudem meist auf die Mitglieder der zentralafrikanischen Radiation beschränkt sind, deren Bearbeitung (ARNOLD 1989b) wohl gerade deshalb hervorragend gelungen ist. Wie groß die Unsicherheit der ARNOLD'schen Ergebnisse ist, läßt sich unschwer an der hohen Zahl von gleich wahrscheinlichen und einer mit Sicherheit noch um ein Vielfaches größeren Zahl nur wenig unwahrscheinlicherer Bäume ersehen.

Merkmale, die sich bei mehreren Gattungen zur Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse auf infragenerischem Niveau bewährt haben, sind offensichtlich leicht veränderlich und neigen daher innerhalb der Familie zur Konvergenz. Weil ARNOLD (1989a) vor allem die bisher zur Charakterisierung der einzelnen Arten benützten Merkmale heranzieht, sind 47 seiner 84 Merkmale innerhalb von zwei oder mehr Gattungen variabel. Durch sie wird nicht nur kaum ein Informationsgewinn für die phylogenetische Analyse erzielt, sondern sie bewirken im Gegenteil, daß jene Merkmale, welche die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge besser widerspiegeln, weniger ins Gewicht fallen.

Außer der Tatsache, daß eine gemeinsame Information von einem Vorfahren geerbt wurde, kann auch ein starker Selektionsdruck durch abiotische Faktoren, besonders in extremen Klimata, zu einer hohen Korrelation in der Ausprägung der unterschiedlichsten Merkmale führen. Zahlreiche der von ARNOLD (1989a) verwendeten Merkmale sind mit Sicherheit Anpassungen an Trockenhabitate, andere könnten durch eine fossoriale oder arboricole Lebensweise geprägt sein.

Durch gerichteten Selektionsdruck auf mehreren Ästen des Stammbaumes unabhängig zustande kommende parallele Veränderungen mehrerer Merkmalskomplexe verschleiern nicht nur die phylogenetischen Beziehungen, sondern können auch zum dominierenden Ordnungsmuster innerhalb der Datenmatrix werden. Dies kann besonders leicht geschehen, wenn durch die oben angeführten Umstände ein Erkennen der tatsächlichen phylogenetischen Beziehungen ohnehin bereits stark erschwert ist.

Besonders deutlich wird der starke Einfluß umweltabhängiger Merkmalsausprägungen durch die von ARNOLD (1989a) selbst hervorgehobene Übereinstimmung zwischen dem errechneten Phänogramm und der klimatischen Umwelt der einzelnen Taxa. ARNOLD's (1989a) Ergebnisse stellen daher eine Mischung aus ökologischen und phylogenetischen Zusammenhängen dar, deren Anteile kaum zu entflechten sind.

Warum auch etliche Aspekte des komplexen Baus der Genitalien, die als weitgehend selektionsneutral und daher umweltunabhängig gelten (BÖHME 1988), keine bessere Übereinstimmung mit dem Albumin-Stammbaum zeigen, läßt sich derzeit noch nicht aufzeigen. Wie neue ethologische Befunde (BÖHME & SIELING 1993) aber zeigen, steht die Erforschung der funktionellen Bedeutung dieser Strukturen erst am Anfang. Daher läßt sich derzeit weder über die für ihre Ausbildung verantwortlichen evolutiven Prozesse noch über ihren Wert für die Erforschung der Phylogenie ein endgültiges Urteil abgeben.

Feinstrukturelle Merkmale wie das Stachelepithel am Hemipenis zeigen oft nur sehr wenige unterscheidbare Ausprägungsformen und neigen deshalb zur Homoplasie. Nach BÖHME's (1971) grundlegender Arbeit gibt es im wesentlichen drei Stacheltypen: ein einfaches Hakenepithel, bei dem gewisse Abwandlungen feststellbar sind, ein Kronenepithel mit zwei verschiedenen Ausprägungen und ein Gabelepithel sowie vereinzelt Übergangsformen. BÖHME (l.c.) hält das einfache Hakenepithel, ARNOLD (1989a) das Kronenepithel für ursprünglich. In einigen Gattungen oder Artengruppen, deren Monophylie kaum zu bezweifeln ist, kommen Vertreter mit unterschiedlichen Epitheltypen vor: *Algyroides*, europäische Archaeolacerten (auch unter Ausklammerung von "*Lacerta*" *graeca*), *Omanosaura* (= "*Lacerta jayakari* etc." sensu ARNOLD 1989a), *Acanthodactylus*, *Eremias* und *Psammodromus*. Nach dem von ARNOLD (1989a) vorgeschlagenen Stammbaum müssen wir mehr als 10 Veränderungen annehmen, die immer wieder zu gleichen Typen führten, aber auch für unseren Stammbaum wäre die Situation nicht besser. Das Merkmal ist, obwohl innerartlich offenbar konstant, so variabel, daß es für phylogenetische Studien wenig nützlich ist.

2. Ethologie

Bisher wurden nur das Vorhandensein einer Stimme (BÖHME & al. 1985) und der Paarungsbiß (BÖHME & BISCHOFF 1976) auf ihre phylogenetische Aussagekraft hin untersucht. Da Bißnarben aber nicht zwingend von Kopulationen herrühren müssen, ist man bei der Ermittlung dieses Merkmals unbedingt auf direkte Beobachtung angewiesen.

Die europäischen Arten sind in dieser Hinsicht gut untersucht, doch fehlen Beobachtungen für die meisten Eidechsen Afrikas und Asiens. ARNOLD (1989a) nimmt anscheinend für alle Arten, für die der Nackenbiß nicht nachgewiesen ist, den Flankenbiß an, was in einigen Fällen nachweislich zu Irrtümern geführt hat: Bei *Meroles cuneirostris*, *Pedioplanis lineoocellata*, *P. namaquensis* und *P. undata* (Berger-Dell'Mour, pers. Mitt., eigene Beobachtungen) sowie bei *Adolfus vaueresellі* (Bischoff, pers. Mitt.) kommt es bei der Paarung zu einem Nackenbiß. Strittig ist auch die Frage, ob der Nacken- (BÖHME & BISCHOFF 1976) oder der Flankenbiß (ARNOLD 1989a) dem plesiomorphen Zustand der Familie entspricht. In jedem Fall aber muß eine mehrfache unabhängige Entstehung des abgeleiteten Zustands angenommen werden, was den Informationswert des Merkmals für die Großgliederung der Familie gering erscheinen läßt.

Sehr gut stimmt die Ausbildung der Fähigkeit zur vokalen Kommunikation, die nur bei den Gattungen *Gallotia* und *Psammodromus* sicher vorhanden ist, mit unseren Vorstellungen von einem Schwestergruppenverhältnis dieser Gattungen überein. Von *Ichnotropis bivittata* berichtet MERTENS (1946), daß sie zu ähnlichen Lautäußerungen befähigt ist. Weil dieser Befund bislang nicht bestätigt werden konnte, und weil er zusammen mit andern zweifelhaften Beobachtungen sowie ohne nähere Quellenangabe erwähnt wurde, sind Zweifel an der Richtigkeit dieser Angabe angebracht.

3. Karyologie

Der Karyotyp und viele die Chromosomen beschreibende Merkmale sind sehr wahrscheinlich nicht adaptiver Natur und werden daher auch nicht häufig zur Konvergenz neigen.

Der Großteil der Lacertidae hat einen Chromosomensatz von 36 akrozentrischen Makro- und 2 Mikrochromosomen. Die seltenen Abweichungen sind oft charakteristisch für verwandtschaftliche Gruppierungen wie z.B. *Gallotia* (CANO & al. 1984) und das formale Subgenus *Timon* von *Lacerta* (RYKENA & NETTMANN 1986). OLMO & al. (1993) weisen aber darauf hin, daß die Ausprägung der Geschlechtschromosomen und C-Band-Muster auch interspezifisch variabel ist, und daß sich auch sonst kaum Übereinstimmungen zwischen der Verteilung dieser Merkmale und bisher bekannten infragenerischen Beziehungen finden lassen. Ein wenig günstiger ist die Situation hinsichtlich der Stellung der NOR, allerdings beeinträchtigt durch die Probleme der Feststellung homologer Chromosomen. Nach ODIERNA & al. (1987, 1990) ist eine NOR-Position auf einem Mikrochromosom bei den Lacertidae als plesiomorphes Merkmal zu werten. Doch geben die Verhältnisse in der Gattung *Meroles* zu erheblichen Problemen Anlaß: *M. cuneirostris* zeigt den angeblich plesiomorphen Zustand, *M. suborbitalis* hat die NOR aber auf einem MS-Chromosom, wie es für die bislang untersuchten Arten von ARNOLD's "Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade" typisch wäre (ODIERNA & al. 1990). Immerhin ist das Merkmal innerhalb einer Gattung meist konstant und die Übereinstimmung in der Gruppe *Podarcis* - "*L.*" *graeca* - *Algyroides*, die auch durch andere Gemeinsamkeiten verbunden sind, ist ein zusätzliches Argument für deren enge Verwandtschaft.

4. Andere immunologische Techniken

Außer Untersuchungen von Albuminen mittels MC'F wurden bislang auch einige Studien zur Systematik der Lacertidae mittels anderer immunologischer Techniken veröffentlicht.

LANZA & al. (1977) und LANZA & CEI (1977) berichten von vergleichenden Untersuchungen mittels einer modifizierten Präzipitatmethode. ENGELMANN & SCHÄFFNER (1981) sowie ENGELMANN (1982) verwendeten Immunelektrophorese und Hämagglutinationshemmtests. Die Ergebnisse der genannten Untersuchungen lassen sich phylogenetisch nicht sicher interpretieren, da sowohl für die Immunisierungen als auch als Antigene für die Kreuzreaktionen nicht ein gereinigtes Protein sondern Vollserum, ein Gemisch von Proteinen unterschiedlichster Evolutionsgeschwindigkeiten, eingesetzt worden ist. Das im Serum dominierende Protein ist zwar wiederum Albumin, weshalb zu vermuten ist, daß die Resultate hauptsächlich Albuminunterschiede widerspiegeln, doch ist zu erwarten, daß in Abhängigkeit von individuellen Antiseren und gewählten Verdünnungen verschiedene Antigen-Antikörper-Systeme interferieren.

5. DNA-Merkmale

CAPRIGLIONE & al. (1991) haben aus *Podarcis sicula* einen hoch repetitiven DNA-Abschnitt isoliert und mittels Filterhybridisierung mit DNA anderer Arten verglichen. Dabei ergaben sich abnehmende Ähnlichkeiten in der Reihe *Podarcis* s.str. - *Algyroides* - *Podarcis dugesii* - [*L. viridis*, "*L.*" *bedriagae*, "*L.*" *lepida*], was als ausgezeichnetes Indiz für die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Arten zu werten ist. Aufgrund der hohen Evolutionsgeschwindigkeit repetitiver DNA ist zu erwarten, daß eine solche DNA-Sonde nur für engere Verwandtschaftsgruppen brauchbar ist.

Kürzlich untersuchten THORPE & al. (1993a,b) die Gattung *Gallotia* (mit Ausnahme von *G. simonyi*) mittels Restriktionsanalyse der mitochondrialen DNA. Die daraus resultierenden Verwandtschaftsbeziehungen der 3 Arten gleichen den Ergebnissen albumin-immunologischer Untersuchungen (MAYER & BISCHOFF 1991). Die Evolutionsgeschwindigkeit mitochondrialer DNA ist bei den meisten Metazoa besonders hoch und wird auf ca. 2% Sequenzdifferenz pro MJ. Isolationszeit geschätzt (WILSON & al. 1985). Im Vergleich zu den nach immunologischen Ergebnissen geschätzten Isolationszeiten sind die von THORPE & al. (1993b) gefundenen Distanzen überraschend niedrig. Ihre Schätzungen belaufen sich auf ca. 5.6 MJ. für die Abtrennung von *G. stehlini* und auf ca. 3.4 MJ. für die Aufspaltung in die zu *G. atlantica* und *G. galloti* führenden Entwicklungslinien und liegen erheblich unterhalb der Werte, wie sie sich aus albumin-immunologischen Daten errechnen (MAYER & BISCHOFF 1991: 14 MJ. bzw. 11 MJ.). Diese Diskrepanz ist zur Zeit schwer erklärbar - möglicherweise ist die Evolutionsgeschwindigkeit der mtDNA von Squamaten erheblich niedriger als die anderer Wirbeltiere.

Es ist wegen des hohen systematischen Werts von DNA-Merkmalen dringend zu hoffen, daß Untersuchungen von entsprechenden Strukturen auch auf andere Taxa ausgeweitet werden.

Taxonomische Konsequenzen

Wir wollen uns vorläufig auf eine Aufteilung der Familie in zwei Unterfamilien, Lacertinae und Gallotiinae, beschränken, da für eine weitergehende taxonomische Untergliederung der Lacertidae noch zu viele systematische Fragen offen sind. So könnten zwar etliche Artengruppen innerhalb von "*Lacerta*" in den Rang von Gattungen

erhoben werden, doch verbliebe dann immer noch ein Rest von Arten, die zwar mit Sicherheit nicht zu *Lacerta* gestellt werden können, deren systematische Position aber so wenig klar ist, daß die korrekte Zuweisung zu neuen Gattungen nicht möglich wäre.

Die Abgrenzung der Lacertinae gegenüber den Gallotiinae erfolgt vor allem aufgrund der großen Verschiedenheit ihres Albumins, aus der sich eine sehr frühe Trennung der beiden Taxa belegen läßt.

Wir besitzen einige unpublizierte Distanzwerte zu Vertretern von *Holaspis*, *Nucras* und *Tropidosaura*, welche die betreffenden Taxa klar als Vertreter der Lacertinae ausweisen. Die subfamiliäre Zuordnung der immunologisch nicht untersuchten Gattungen *Gastropholis*, *Philochortus*, *Poromera* und *Pseuderemias* erfolgt aufgrund von morphologischen Ähnlichkeiten mit untersuchten Genera. Dasselbe gilt auch für einige systematisch schwierige und nicht untersuchte Arten von "*Lacerta*".

Der Umfang der Gattungen entspricht der einleitenden Definition bei ARNOLD (1989a) und berücksichtigt alle in jener Arbeit vorgeschlagenen taxonomischen Änderungen. Ein noch ausführlicheres Verzeichnis aller rezenten Arten und Unterarten mit Angaben über deren Verbreitung findet sich bei BISCHOFF (1990, 1991a, 1991b, 1991c, 1992a, 1992b).

Lacertinae subfam. n.

Genus typicum: *Lacerta* LINNAEUS, 1758

Etymologie: Abwandlung von *Lacerta*, des Namens der Typusgattung.

Umfang: Alle Arten der Gattungen *Acanthodactylus*, *Adolfus*, *Algyroides*, *Australolacerta*, *Eremias*, *Gastropholis*, *Heliobolus*, *Holaspis*, *Ichnotropis*, *Lacerta* (s.l.), *Latastia*, *Meroles*, *Mesalina*, *Nucras*, *Ophisops*, *Pedioplanis*, *Philochortus*, *Podarcis*, *Poromera*, *Pseuderemias*, *Takydromus*, *Tropidosaura*.

Verbreitung: Eurasien und Afrika, nicht aber auf den Kanarischen Inseln.

Diagnose: Es lassen sich derzeit aufgrund der großen Variabilität aller untersuchten morphologischen Merkmale keine Synapomorphien für diese Unterfamilie angeben. Es wurden bisher auch keine Merkmale beschrieben, die bei allen Arten dieser Unterfamilie konstant ausgeprägt sind und die nicht typisch für die ganze Familie sind.

Gallotiinae subfam. n.

Genus typicum: *Gallotia* BOULENGER, 1916

Etymologie: Abwandlung von *Gallotia*, des Namens der Typusgattung.

Umfang: Alle Arten der Gattungen *Gallotia* und *Psammodromus*.

Verbreitung: Kanarische Inseln, Nordwestafrika und kontinentales Südwesteuropa.

Diagnose: Die Fähigkeit, die Stimme zur sozialen Kommunikation einzusetzen, ist die einzige derzeit bekannte Synapomorphie dieser Unterfamilie, die alle Mitglieder charakterisiert. Die Ausbildung von großen Papillen auf den Loben des Hemipenis ist wahrscheinlich eine weitere Synapomorphie der Gallotiinae, die aber bei *Psammodromus algirus* sekundär wieder verloren gegangen ist (ARNOLD 1973, 1986).

Eine Hypothese zur raum-zeitlichen Erklärung der Phylogenie der Lacertidae

Den Lacertiden zugeschriebene Funde aus dem Paläozän Europas und ein völliges Fehlen von Fossilien in anderen Kontinenten vor dem mittleren Miozän (ESTES 1982) sprechen für eine Entstehung der Familie im westeurasischen Raum. Vor etwa 35 MJ. erfolgte die älteste bekannte Aufspaltung der Familie in eine - nach ihrem heutigen Verbreitungsgebiet - vermutlich westliche (Gallotiinae) und eine vielleicht mehr östliche Stammeslinie (Lacertinae). Dies steht in Übereinstimmung mit dem von OOSTERBROEK & ARNTZEN (1992) anhand von Taxon-Areal-Cladogrammen abgeleiteten allgemeinen Ausbreitungsmuster mediterraner Taxa.

Wahrscheinlich von SW-Europa aus wurde vor ca. 33 MJ. der kanarische Archipel besiedelt, was zur Trennung in die Gattungen *Gallotia* (Kanaren) und *Psammodromus* (Festland) führte.

Die Entwicklung von *Gallotia* ist eng mit der Geschichte der von ihr bewohnten Inseln verknüpft (MAYER & BISCHOFF 1991). Die älteste Besiedlung findet sich auf den Ostinseln (*G. atlantica*). Von hier aus wurde vor ca. 14 MJ. Gran Canaria (*G. stehlini*) und vor ca. 10 MJ. der Ostteil Tenerifes, damals eine eigene Insel ("Anaga"), besiedelt. Die Entstehung und Besiedlung des heutigen W-Tenerife (Insel "Teno") vor ca. 7 MJ. war wahrscheinlich Anlaß für die Differenzierung von *G. galloti* und *G. simonyi*. Die übrigen W-Kanaren wurden - zumindest von *G. galloti* - offenbar erst im Quartär besiedelt (siehe aber die erheblich niedrigeren zeitlichen Schätzwerte von THORPE & al. 1993b).

Noch nicht so gut untersucht ist die Gattung *Psammodromus*. Sie besteht aus 4 Arten, von denen *P. algirus* wegen großer morphologischer Unterschiede zu den drei kleineren Arten sowie einer sehr langen Isolationszeit von vielleicht 14 - 17 MJ. (LUTZ & al. 1986) auch in den Rang einer eigenen Gattung erhoben werden könnte. Ein plausibles Szenario für die Radiation der Gattung *Psammodromus* wäre, daß der Vorläufer von *P. algirus* eine der im Miozän im Bereich des heutigen NW-Afrikas existierenden Inseln erreicht hat, während der Vorfahre der kleinen Arten im kontinentalen Iberien lebte. Eine zweite Besiedlung NW-Afrikas ist dann über eine Landbrücke vor 5 - 6 MJ. durch den Vorfahren von *P. blanci* und *P. microdactylus* erfolgt, während sich *P. hispanicus* in Europa entwickelt hat (vergl. BÖHME & CORTI 1993). Vermutlich erst im Quartär erreichte *P. algirus* wieder Europa und ist hier noch immer in Ausbreitung begriffen. Wie jung diese Besiedlung ist, zeigt die geringe genetische Distanz zwischen Vertretern aus Marokko und Spanien (BUSACK 1986).

Die Auftrennung der Lacertinae vor 23 - 24 MJ. in die "*Lacerta*-Linie" und den zu allen übrigen Arten führenden Ast läßt sich nach heutigem Wissensstand geographisch kaum erklären, ebensowenig ihre Trennung in ihre beiden heute lebenden Zweige, *Lacerta* s.str. und "*Lacerta*" (*Zootoca*) *vivipara*. "*Lacerta*" (*Z.*) *vivipara* ist eine Art mit nördlichem und gebietsweise montanem Verbreitungsgebiet, während die Arten von *Lacerta* s.str. weiter südlich in wärmeren und trockeneren Gebieten vorkommen. Ob die rezente geographische und ökologische Sonderung auch den Anlaß für die Differenzierung der beiden Entwicklungslinien bot oder erst später eingetretene Anpassungen widerspiegelt, läßt sich derzeit nicht entscheiden.

Für die Radiationsvorgänge der weiteren Lacertinae hat der vorderasiatische Raum

offenbar eine ganz besondere Bedeutung. In Anatolien lebt heute eine besonders große Vielfalt an Arten aus den verschiedensten "Linien" und Gruppen vermutlich als Ergebnis einer Überlagerung alter autochthoner Elemente und junger Besiedlungswellen. Es kommen hier Vertreter von *Eremias*, *Ophisops*, *Podarcis*, *Lacerta* s.str., dem "*L.*" - *saxicola*- und "*L.*" - *parva*-Komplex, der formalen Untergattung *Timon* von "*Lacerta*", "*Lacerta*" *cappadocica* sowie "*Lacerta*" incertae sedis ("*L.*" *laevis*, "*L.*" - *danfordii*-Komplex) vor; das Randgebiet wird sogar vom Areal eines Vertreters der ursprünglich afrikanischen Gattung *Acanthodactylus* erreicht. Die Trennung in eine "Eurasische" und eine "Afrikanische Linie" vor 22 MJ. hat sehr wahrscheinlich in dieser Region ihren Ausgang genommen. Nach geologischen Befunden führte die Norddrift der afro-arabischen Platte im Gebiet des Nahen Ostens vor 19 - 20 MJ. zu einer ersten - und länger dauernden - Landverbindung zwischen Eurasien und Afrika im jüngeren Tertiär (RÖGL & STEININGER 1983). Der relativ kleine Unterschied von 2 - 3 MJ. zwischen unseren Berechnungen und dem Entstehen der Landverbindung könnte artifiziell sein oder darauf hinweisen, daß die Trennung der beiden Linien schon vor der Besiedlung Afrikas erfolgt war. Zu ähnlichen Ergebnissen hinsichtlich der Isolationszeiten zwischen Vertretern der "Eurasischen" und der "Afrikanischen Linie" kommen auch BUSACK & MAXSON (1987): Sie schätzen nach albumin-immunologischen Ergebnissen das Alter der Trennung zwischen "*Lacerta*" *lepida* und "*L.*" *monticola* einerseits und *Pedioplanis lineoocellata* und *Heliobolus lugubris* andererseits auf 17 - 24 MJ. Ihre Berechnung von 24 - 36 MJ. für die Isolation zwischen *Ichnotropis capensis* und den beiden europäischen Arten halten wir aber wegen der hohen Evolutionsgeschwindigkeit des Albumins von *Ichnotropis* für eine Überschätzung.

Die zeitliche Aufspaltung der "Afrikanischen Linie" in die einzelnen Gattungen läßt sich der Abbildung 4c entnehmen. Wir können sie bislang nicht mit klimatischen oder geologischen Veränderung in Zusammenhang bringen. Wegen des geringen Divergenzalters der untersuchten Arten von *Acanthodactylus* vermuten wir, daß die Gattung sich erst im oberen Miozän von N-Afrika in den südwestasiatischen Raum ausgebreitet hat.

Die zeitliche Aufeinanderfolge der Hauptradiationsvorgänge in der "Eurasischen Linie" ist weitgehend ungesichert, doch vermuten wir eine Aufspaltung in zumindest vier Gruppen (*Eremias*-Gruppe, *Podarcis*-Gruppe, *Archaeolacerta*-Gruppe und "*Lacerta*"-*parva*-Gruppe) vor 17-20 MJ. in Vorderasien.

Die *Eremias*-Gruppe, das wahrscheinlich östlichste Derivat, hat sich in der Folge ostwärts bis Korea (*Eremias*) und südwestwärts über N-Afrika bis in den Maghreb (*Mesalina* und *Ophisops*) ausgebreitet, während sich die "*Lacerta*"-*parva*-Gruppe im wesentlichen nicht über ihr vermutetes Entstehungsgebiet hinaus verbreitet hat.

Vertreter der *Podarcis*- und *Archaeolacerta*-Gruppe haben wahrscheinlich in mehreren Wellen über N-Afrika und S-Europa den gesamten Mittelmeerraum besiedelt, wobei wir für *Teira* und *Timon* aufgrund des rezenten Vorkommens eine Ausbreitung über Nordafrika vermuten. Der Ahne von *Timon* kann wohl erst relativ spät den Maghreb erreicht haben, da die genetische Distanz zwischen "*L.*" *princeps* und "*L.*" *lepida* trotz der erheblichen geographischen Entfernung für eine enge Verwandtschaft spricht (LUTZ & MAYER 1984). Der Vorfahre von "*L.*" *lepida* selbst hat wahrscheinlich erst im Pliozän die iberische Halbinsel erreicht, wie die geringe genetische Distanz von 0.15 units (NEI's D) und die immunologische Distanz von 8 units zwischen "*Lacerta*" *pater* und "*L.*" *lepida* (BUSACK 1986, 1987) andeuten (vergl. BÖHME & CORTI 1993).

Algyroides, nach den DNA-Untersuchungen von CAPRIGLIONE & al. (1991) sehr wahrscheinlich ein Mitglied der *Podarcis*-Gruppe, hat sich wohl über den nördlichen Mittelmeerraum westwärts ausgebreitet, *Podarcis* selbst stellt eine zweite solche Ausbreitungswelle dar, "*L.*" *graeca*, das vermutliche Adelphotaxon von *Podarcis*, würde dabei eine Reliktform auf der "abgelegenen" Peloponnes repräsentieren. Die Hauptradiation von *Podarcis* geht wahrscheinlich auf die Ausbreitungsmöglichkeiten während der Salinitätskrise des Mittelmeeres zurück (LUTZ & MAYER 1985).

Am wenigsten klar sind die Radiationsvorgänge in der *Archaeolacerta*-Gruppe, ist doch nicht einmal deren Monophylie gesichert. Wir vermuten eine sehr frühe Aufspaltung der Archaeolacerten in zumindest zwei Zweige, einen westlichen (europäische Archaeolacertae) und einen östlichen ("*Lacerta*" *cappadocica*, "*L.*"-*saxicola*-Gruppe); *Timon* schließen wir tentativ als dritten Zweig hier an. Aufgrund der rezenten Verbreitung an Reliktstandorten ist die Vermutung naheliegend, daß die europäischen Archaeolacertae durch die konkurrenzstärkeren später eingewanderten *Podarcis*-Arten zurückgedrängt worden sind.

Literatur

ARNOLD, E.N. 1973: Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus*. - Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 25: 291-366.

ARNOLD, E.N. 1986: The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications. - J. Nat. Hist. 20: 1221-1257.

ARNOLD, E.N. 1989a: Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. - Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 55: 209-257.

ARNOLD, E.N. 1989b: Systematics and adaptive radiation of Equatorial African lizards assigned to the genera *Adolfus*, *Bedriagaia*, *Gastropholis*, *Holaspis* and *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). - J. Nat. Hist. 23: 525-555.

ARNOLD, E.N. 1991: Relationships of the South African lizards assigned to *Aporosaura*, *Meroles* and *Pedioplanis* (Reptilia: Lacertdae). - J. Nat. Hist. 25: 783-807.

BEVERLEY, S.M. & A.C. WILSON 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. 1990: Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae. 1. Die Gattungen *Acanthodactylus*, *Adolfus* und *Australolacerta*. - Die Eidechse Heft 1: 18-23.

BISCHOFF, W. 1991a: Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae. 2. Die Gattungen *Eremias*, *Gallotia*, *Gastropholis*, *Heliobolus*, *Holaspis* und *Ichnotropis*. - Die Eidechse Heft 2: 14-21.

BISCHOFF, W. 1991b: Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae. 3. Die Gattung *Lacerta*. - Die Eidechse Heft 3: 5-16.

BISCHOFF, W. 1991c: Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae. 4. Die Gattungen *Latastia*, *Meroles*, *Mesalina*, *Nucras*, *Ophisops*, *Pedioplanis* und *Philochortus*. - Die Eidechse Heft 4: 17-25.

BISCHOFF, W. 1992a: Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae. 5. Die Gattung *Podarcis*. - Die Eidechse Heft 5: 6-20.

BISCHOFF, W. 1992b: Übersicht der Arten und Unterarten der Familie Lacertidae. 6. Die Gattungen *Poromera*, *Psammodromus*, *Takydromus* und *Tropidosaura*. - Die Eidechse Heft 6: 13-17.

BÖHME, W. 1971: Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. - Z. zool. Syst. Evolut. forsch. 9: 187-223.

BÖHME, W. 1984: *Lacerta* Linnaeus - Halsbandeidechsen; In W. Böhme (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd 2/1, Echsen II Lacerta); Aula Verlag Wiesbaden, pp. 11-22.

BÖHME, W. 1988: Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. - Bonn. zool. Monogr. 27.

BÖHME, W. & W. BISCHOFF 1976: Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. Salamandra 12: 109-119.

BÖHME, W. & C. CORTI 1993: Zoogeography of the lacertid lizards of the western Mediterranean basin. In E.D. VALAKOS, W. BÖHME, V. PEREZ-MELLADO & P. MARAGOU (eds.): Lacertids of the Mediterranean region. - Hell. Zool. Soc. Athens, Bonn and Alicante, pp. 17-33.

BÖHME, W., R. HUTTERER & W. BINGS 1985: Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria). - Bonn. zool. Beitr. 36: 337-354.

BÖHME, W. & U. SIELING 1993: Zum Zusammenhang zwischen Genitalstruktur, Paarungsverhalten und Fortpflanzungserfolg bei squamaten Reptilien: erste Ergebnisse. - Herpetofauna 15(82): 15-23.

BOULENGER, G.A. 1920: Monograph of Lacertidae I, London.

BOULENGER, G.A. 1921: Monograph of Lacertidae II, London.

BUSACK, S.D. 1986: Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the Strait of Gibraltar. - Nat. Gegr. Res. 2: 17-36.

BUSACK, S.D. 1987: Morphological and biochemical differentiation in Spanish and Maroccan populations of the lizard *Lacerta lepida*. - J. Herpetol. 21: 277-284.

BUSACK, S.D. & L.R. MAXSON 1987: Molecular relationships among Iberian, Maroccan, and South African lacertid lizards (Reptilia, Lacertidae). - Amphibia-Reptilia 8: 383-392.

CANO, J., M. BAEZ, L. LOPEZ-JURADO & G. RTEGA 1984: Karyotype and chromosome structure in the lizard *Gallotia galloti* in the Canary Islands. - J. Herpetol. 18: 344-346.

CAPRIGLIONE, T., A. CARDONE, G. ODIERNA & E. OLMO 1991: Evolution of a centromeric DNA and phylogeny of lacertid lizards. - Comp. Biochem. Physiol. 100B: 641-645.

CHAMPION, A.B., E.M. PRAGER, D. WACHTER & A.C. WILSON 1974: Micro-complement fixation. In C.A. WRIGHT (ed.): Biochemical and immunological taxonomy of animals. - Acad. Press, London, pp. 397-416.

CHAMPION, A.B., K. SODERBERG & A.C. WILSON 1975: Immunological comparisons of azurins of known amino acid sequences. Dependence of cross-reactivity upon sequence resemblance. - J. Mol. Evol. 5: 291-305.

ENGELMANN, W.-E. 1982: Der Einsatz serologisch-immunologischer Methoden in der Lacertiden-Taxonomie. - Acta Vert. Hung. 21: 111-115.

ENGELMANN, W.-E. & H. SCHÄFFNER 1981: Serologisch-immunologische Untersuchungen innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* (Sauria, Lacertidae). - Zool. Jb. Syst. 108: 139-161.

ESTES, R. 1982: Sauria terrestria, Amphisbaenia. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 10A. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York, pp. 97-104.

FITCH, M.W. & E. MARGOLIASH 1967: Construction of phylogenetic trees. - Science 155: 279-284.

JOGER, U. 1984: Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution in der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). - Zool. Jb. Anat. 112: 137-256.

KERÖ, D. 1982: Immunologische Untersuchungen zur Systematik westpaläarktischer Lacertidae mittels Mikrokomplementfixierungstests mit Anti-Albumin-Sera. - Dissertation an der Universität Wien.

KIMURA, M. 1982: The neutral theory as a basis for understanding the mechanism of evolution and variation at the molecular level. In M. KIMURA (ed.): Molecular evolution, protein polymorphism and the neutral theory. - Jap. Sci. Soc. Press Tokyo & Springer Berlin, pp. 3-56.

LANTZ, L.A. 1928: Les Eremias de l'Asie occidentale. - Bull. Mus. Georgie (Tiflis) 4: 1-72.

LANYON, S. 1985: Detecting internal inconsistencies in distance data. - Syst. Zool. 34: 397-403.

LANZA, B. & J.M. CEI 1977: Immunological data on the taxonomy of some Italian lizards (Reptilia, Lacertidae). - Mon. Zool. Ital. 11: 231-236.

LANZA, B., J.M. CEI & E.G. CRESPO 1977: Immunological investigations on the taxonomic status of some Mediterranean lizards. (Reptilia, Lacertidae). - Mon. Zool. Ital. 11: 211-221.

LUTZ, D. & W. MAYER 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.

LUTZ, D. & W. MAYER 1985: Albumin evolution and its phylogenetic and taxonomic implications in several lacertid lizards. - Amphibia-Reptilia 6: 53-61.

LUTZ, D., W. BISCHOFF & W. MAYER 1986: Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger,1887, sowie der Gattungen *Gallotia* BOULENGER und *Psammodromus* FITZINGER (Sauria; Lacertidae). - Z. zool. Syst. Evolut. forsch. 24: 144-157.

MAYER, W. & W. BISCHOFF 1991: Artbildung auf Inseln: Theorie zur Evolution der Eidechsen der Gattung *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae) anhand albumin-immunologischer Analysen und geologischer Daten zur Entstehungsgeschichte des Kanarischen Archipels. - Mitt. zool. Mus. Berlin 67: 69-79.

MAYER, W. & D. LUTZ 1989: Chemosystematische Untersuchungen zur Phylogenese in der Sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae). - Z. zool. Syst. Evolut. forsch. 27: 338-349.

MAYER, W. & D. LUTZ 1990: Chemosystematische Untersuchungen zur Phylogenese der Gattung *Algyroides* und ihrer systematischen Position gegenüber der Sammelgattung *Lacerta* (Reptilia: Sauria: Lacertidae). - Zool. Anz. Jena 224: 99-105.

MERTENS, R. 1946: Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. - Abh. Senck. naturf. Ges. 471: 1-108.

ODIERNA, G., E. OLMO & O. COBROR 1987: Taxonomic implications of NOR-localization in lacertid lizards. - Amphibia-Reptilia 8: 373-382.

ODIERNA, G., T. CAPRIGLIONE, E. OLMO, A. CARDONE. & C. ROSATI 1990: The karyology of some South African lizards belonging to the genera *Heliobolus*, *Meroles* and *Pedioplanis*. - J. Afr. Zool. 104: 541-547.

OLMO, E., G. ODIERNA & T. CAPRIGLIONE 1993: The karyology of Mediterranean lacertid lizards. In E.D. VALAKOS, W. BÖHME, V. PEREZ-MELLADO & P. MARAGOU (eds.): Lacertids of the Mediterranean region. - Hell. Zool. Soc. Athens, Bonn and Alicante, pp. 61-84.

OOSTERBROEK,P. & J.W. ARNTZEN 1992: Area-cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. - J. Biogeography 19: 3-20.

PETERS, G. 1969: Reptilien. In: Urania-Tierreich, Bd. III. Frankfurt/Main und Zürich, pp. 355-507.

PRAGER, E.M. & A.C. WILSON 1976: Congruency of phylogenies derived from different proteins: A molecular analysis of the phylogenetic position of Cracid birds. - J. Mol. Evol. 9: 45-57.

RYKENA, S. & H.K. NETTMANN 1986: The karyotype of *Lacerta princeps kurdistanica* and its meaning in phylogeny. In Z. ROCEK: Studies in Herpetology; Charles Univ., Prague, pp. 193-196.

RÖGL, F. & F. STEININGER 1983: Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. - Annal. Naturhist. Mus. Wien 85/A: 135-163.

SHCHERBAK, N.N. 1975: Katalog afrikanskih jascurok. Kiew (in russian).

THORPE, R.S., D. MCGREGOR & A.M. CUMMING 1993a: Population evolution of western Canary Island lizards (*Gallotia galloti*): 4-base endonuclease restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA. - Biol. J. Linn. Soc. 49: 219-227.

THORPE, R.S., D. MCGREGOR & A.M. CUMMING 1993b: Molecular phylogeny of the Canary Island lacertids (*Gallotia*): mitochondrial DNA restriction fragment divergence and geological time. - J. Evol. Biol. 6: 725-735.

UZZELL, T. 1982: Immunological relationships of western palearctic water frogs (Salientia: Ranidae). - Amphibia-Reptilia 3: 135-143.

WILSON, A.C., R.L. CANN, S.M. CARR, M. GEORGE, U.B. GYLLENSTEIN, K.M. HELM-BYCHOWSKI, R.G. HIGUCHI, S. PALUMBI, E.M. PRAGER, R.D. SAGE & M. STONEKING 1985: Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. - Biol. J. Linn. Soc. 26: 375-400.

WILSON, A.C., S.S. CARLSON & T.J. WHITE 1977: Biochemical evolution. - Ann. Rev. Biochem. 46: 573-639.

ZWILLING, R. 1977: Immunologisches Praktikum. Stuttgart, New York: G. Fischer.

Anhang

Bislang für vergleichende immunologische Untersuchungen herangezogene Arten aus der Familie LACERTIDAE. Zeichen und Nummern verweisen auf Publikationen, in denen immunologische Ergebnisse zu den betreffenden Arten veröffentlicht worden sind: *: vorliegende Arbeit; 1: LUTZ & MAYER 1984; 2: LUTZ & MAYER 1985; 3: LUTZ & al. 1986; 4: MAYER & LUTZ 1989; 5: MAYER & LUTZ 1990; 6: MAYER & BISCHOFF 1991; 7: BUSACK & MAXSON 1987; 8: LANZA & al. 1977; 9: LANZA & CEI 1977; 10: ENGELMANN & SCHÄFFNER 1981; 11: ENGELMANN 1982; 12: BUSACK 1977.

***Acanthodactylus* FITZINGER, 1834**
boskianus (DAUDIN, 1802) *
busacki SALVADOR, 1982 *
dumerilii (MILNE EDWARDS, 1829) *
schreiberi BOULENGER, 1878 *, 6

***Adolfus* STERNFELD, 1912**
jacksoni (BOULENGER, 1899) *

***Algyroides* BIBRON & BORY, 1833**
moreoticus BIBRON & BORY, 1833 5
fitzingeri (WIEGMANN, 1834) 5
marchi (VALVERDE, 1958) 5
nigropunctatus (DUMÉRIL & BIBR., 1839) 5

***Australolacerta* ARNOLD, 1929**
australis (HEWITT, 1926) *

***Eremias* WIEGMANN, 1834**
arguta (PALLAS, 1773) *
grammica (LICHTENSTEIN, 1823) *
intermedia (STRAUCH, 1876) *
multiocellata GÜNTHER, 1872) *
persica BLANFORD, 1874 *
pleskei BEDRIAGA, 1907 *
strauchi KESSLER, 1878 *
velox (PALLAS, 1771) *

***Gallotia* BOULENGER, 1916**
atlantica (PETERS & DORIA, 1882) 3, 6
galloti (OUDART, 1839) 1, 2, 3, 6, 10, 11
simonyi (STEINDACHNER, 1889) 6
stehlini (SCHENKEL, 1901) *, 3, 4, 6, 10, 11

***Heliobolus* FITZINGER, 1843**
lugubris (SMITH, 1838) *, 7

***Ichnotropis* PETERS, 1854**
capensis (SMITH, 1838) 7
squamulosa PETERS, 1854 *

***Lacerta* s.str. LINNAEUS, 1758**
agilis LINNAEUS, 1758 2, 10
schreiberi BEDRIAGA, 1878 8, 10, 11
strigata EICHWALD, 1831 10, 11
trilineata BEDR., 1886 *, 1, 2, 3, 4, 5, 10
viridis (LAURENTI, 1768) 2, 8, 10, 11

"*Lacerta*": Europäische "Archaeolacertae"
bedriagae CAMER., 1885 *, 1, 2, 3, 4, 5, 8
horvathi MÉHELY, 1904 2
monticola BOULENGER, 1905 *, 7, 8
oxycephala DUMÉRIL & BIBRON, 1839 2

"*Lacerta*": *Omanosaura* LUTZ & al., 1986
cyanura ARNOLD, 1972 *
jayakari BOULENGER, 1878 *, 3, 11

"*Lacerta*" *parva*-Gruppe
parva BOULENGER, 1887 4, 10, 11

"*Lacerta*" *saxicola*-Gruppe s.l.
caucasica MÉHELY, 1909 4
derjugini NIKOLSKIJ, 1898 4
mixta MÉHELY, 1909 4
parvula LANTZ & CYRÉN, 1913 4
portschinskii KESSLER, 1878 4
praticola EVERSMANN, 1834 4
raddei BOETTGER, 1892 4
rudis BEDRIAGA, 1886 4, 5
saxicola EVERSMANN, 1834 4
valentini BOETTGER, 1892 4

"*Lacerta*": *Timon* TSCHUDI, 1836
lepida DAUDIN, 1802 1, 7, 8, 10, 11, 12
pater LATASTE, 1880 10, 11, 12
princeps BLANFORD, 1874 1, 10, 11

"*Lacerta*": *Zootoca* WAGLER, 1830
vivipara JACQUIN, 1787 *, 2, 3, 5, 6

"*Lacerta*" inc. sed.
anatolica WERNER, 1900 4
andreanskyi WERNER, 1929 *, 7
cappadocica WERNER, 1902 *, 4, 5
danfordi (GÜNTHER, 1876) 4
graeca BEDRIAGA, 1886 1, 2, 3, 4, 5
laevis GRAY, 1838 4
oertzeni WERNER, 1904 4

***Latastia* BEDRIAGA, 1884**
longicaudata (REUSS, 1834) *

***Meroles* GRAY, 1838**
anchietae (BOCAGE, 1868) *
ctenodactylus (SMITH, 1838) *
cuneirostris (STRAUCH, 1867) *
reticulatus (BOGAGE, 1867) *
suborbitalis (PETERS, 1869) *

***Mesalina* GRAY, 1838**
rubropunctata (LICHTENSTEIN, 1823) *
guttulata (LICHTENSTEIN, 1823) *

***Ophisops* MÉNÉTRIÉS, 1832**
elegans MÉNÉTRIÉS, 1832 *

***Pedioplanis* FITZINGER,1843**
burchelli (DUMÉRIL & BIBRON, 1839) *
lineoocellata (DUMÉRIL & BIBRON, 1839) 7
undata (SMITH, 1838) *

***Podarcis* WAGNER, 1830**
erhardii (BEDR., 1876) *, 1, 2, 3, 4, 5, 6
filfolensis (BEDRIAGA, 1876) 1, 2, 9
hispanica (STEINDACHNER, 1870) 7
melisellensis (BRAUN, 1877) 2
muralis (LAURENTI, 1768) 2, 8, 9
peloponnesiaca (BIBRON & BORY, 1833) 2
sicula (RAFINESQUE-SCHM., 1810) 2, 8, 9
taurica (PALLAS, 1814) 1
tiliguerta (GMELIN, 1789) 2, 8
wagleriana (GISTEL, 1868) 2, 9

***Podarcis*: *Teira* GRAY, 1838**
dugesii (MILNE-EDWARDS, 1829) *, 4
perspicillata (DUMÉRIL & BIBR., 1839) *, 4

***Psammodromus* FITZINGER, 1826**
hispanicus FITZINGER, 1826 *, 3, 4
algirus (LINNAEUS, 1766) 3, 7

***Takydromus* DAUDIN, 1802**
sexlineatus DAUDIN, 1802 *