

## Untersuchungen zum modifikatorischen Einfluß der Eizeitigungstemperatur auf die Ausbildung von Schuppenmerkmalen bei der Zauneidechse (*Lacerta agilis* LINNAEUS, 1758)

ULF RAHMEL & SILKE RYKENA

Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen

### Abstract

*Influence of incubation temperature on the pholidosis of Lacerta agilis LINNAEUS, 1758.*

Pholidosis is a complex set of characters that can be used for interspecific as well as infraspecific subdivisions of reptiles. Eggs of field and laboratory populations of *Lacerta agilis agilis* and *L. a. grusinica* were incubated at different temperatures to test the influence of incubation temperature on three head scale characters (submaxillaries, sublabials, temporals) and three body scale characters (dorsals, subdigital lamellae, femoral pores). Field populations of *L. a. agilis* and *L. a. grusinica* differ in all characters but sublabials. Characters within populations of each subspecies developed differently following identical incubation temperatures. Only the number of submaxillaries and the number of femorals are sensitive to incubation temperature but only in one subspecies and not in the other one. It is hypothesized that these results reflect underlying genetic differences between subspecies. It is evident that the modifying influence of incubation temperature in climatically different regions will be important for the understanding of characters of systematic importance.

Key words: Reptilia: Sauria: Lacertidae: *Lacerta agilis agilis*, *L. a. grusinica*; incubation temperature; pholidosis; intraspecific differences.

### Zusammenfassung

Schuppenmerkmale stellen einen wesentlichen Merkmalskomplex zur inter- bzw. intra-spezifischen Gliederung bei Reptilien dar. Mit Hilfe vergleichender Untersuchungen an Freilandpopulationen und Nachzuchten von *Lacerta agilis agilis* und *L. a. grusinica* wurde anhand von je drei Merkmalen an Kopf (Submaxillaria, Sublabialia, Temporalia) und Körper (Dorsalia, Subdigitallamellen, Femoralporen) der Einfluß der Zeitigungstemperatur ermittelt. Es wurde dabei festgestellt, daß die Freilandpopulationen der Subspezies in fünf der sechs Merkmale (außer Sublabialia) unterschiedlich sind. Die Zeitigungsexperimente erbrachten, daß die Subspezies bei einzelnen Merkmalen unterschiedliche „Antworten“ auf das gleiche Ereignis (Temperaturänderung) gaben. Nur die Anzahl der Submaxillaria und die Anzahl der Femoralporen hängen von der Inkubationstemperatur ab, jedoch nur bei einer Unterart. Es liegt von daher nahe, für diese Befunde eine unterschiedliche genetische Grundlage der Subspezies zu vermuten. Zum anderen wird deutlich, daß dem modifikatorischen Einfluß der Zeitigungstemperatur in klimatisch verschiedenen Arealteilen bei der Abgrenzung von Arten oder Unterarten Bedeutung beizumessen ist.

Schlagwörter: Reptilia: Sauria: Lacertidae: *Lacerta agilis agilis*, *L. a. grusinica*; Inkubationstemperatur; Pholidose, innerartliche Differenzierung.

## 1 Einleitung

Schuppenmerkmale stellen bei den Reptilien den bedeutsamsten Merkmalskomplex für taxonomische und systematisch-zoogeographische Fragen dar, weil hier viele zahlenmäßig klar erfaßbare Strukturen vorliegen, die sich nach Abschluß der Embryonalentwicklung während des Wachstums nicht mehr verändern. Allerdings bewirkt die erhebliche Variabilität, daß zur Abgrenzung taxonomischer Einheiten meist variationsstatistische Verfahren eingesetzt werden müssen. Die Ursachen der Variabilität sind nur wenig untersucht (SOULÉ & KERFOOT 1972); insbesondere die modifizierende Rolle von Umwelteinflüssen wird nicht vollständig verstanden. Jedoch ist neuerdings von SOULÉ (1982), ZAKHAROV (1989) und RAHMEL & RUF (1994) auch die Asymmetrie von Merkmalen in Populationen als Ausdruck von Entwicklungsinstabilitäten und damit als Indikator für Umweltbelastungen postuliert worden.

In der vorliegenden Arbeit soll überprüft werden, ob die Subspezies *L. a. agilis* und *L. a. grusinica* der Zauneidechse ein geeignetes Untersuchungsobjekt sind, an dem gezeigt werden kann, daß sich unter dem Einfluß definierter Entwicklungsbedingungen (Eizeitigungstemperatur), Änderungen in der Ausbildung von Schuppenmerkmalen ergeben.

In diesem Zusammenhang ergeben sich die folgenden Fragestellungen:

1) Sind Freilandpopulationen der beiden Subspezies *L. a. agilis* und *L. a. grusinica* signifikant verschieden in der Ausbildung von Schuppenmerkmalen?

Da beide Subspezies unter sehr verschiedenen Umweltbedingungen leben (*L. a. agilis* im gemäßigten Klima West- und Mitteleuropas, *L. a. grusinica* in den feuchtwarmen Regionen der Kaukasus-Schwarzmeerküste), stellt sich die weitere Frage: Sind mögliche Unterschiede

2a) genetisch fixiert oder

2b) ein Resultat modifikatorisch wirkender Umwelteinflüsse?

Um diese Fragen beantworten zu können und ein besseres Verständnis der Zusammenhänge zu erlangen, wurde der modifikatorische Einfluß der Eizeitigungstemperatur auf die Ausbildung der Pholidose untersucht.

## 2 Material und Methode

Zur Frage der morphometrischen Unterschiedlichkeit der Subspezies wurden 101 *L. a. grusinica* (55 ♂♂, 46 ♀♀) aus Batumi, Kutais, Pizunda und Suchumi sowie 1.159 *L. a. agilis* (603 ♂♂, 556 ♀♀) aus ganz Deutschland untersucht, die in der vorliegenden Arbeit als Freilandpopulationen bezeichnet werden. Alle Tiere stammten aus Sammlungsmaterial der folgenden Museen:

MM	Museum für Naturkunde Magdeburg (Sammlung von <i>L. agilis</i> z.Z. im Bestand des MTKD),
MTKD	Staatliches Museum für Tierkunde Dresden,
RMNH	Natuurhistorisch Nationaal Museum Leiden (NL),
SMF	Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main,
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn,
ZMB	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin,
ZSM	Zoologische Staatssammlung München.

Zur Untersuchung des Einflusses des Umweltfaktors Zeitigungstemperatur wurden insgesamt 258 Nachzuchttiere der Subspezies *L. a. agilis* und *L. a. grusinica* untersucht. Bei den Nachzuchten von *L. a. agilis* handelt es sich um Tiere aus drei Regionen des Verbreitungsgebietes. Dies sind Bremen (n = 61), Jena (n = 53) und Wien (n = 28). Es wurden ausschließlich Nachzuchten von Freilandtieren untersucht. Die Weibchen wurden hochträchtig gefangen und bis zur Eiablage im Terrarium gehalten. Nach der Eiablage und einer anschließenden Fütterungsphase wurden die Weibchen zum jeweiligen Fangort zurückgebracht. Die grusinischen Zauneidechsen (n = 116) sind die Nachkommen von zwei Elternpaaren, die unter vergleichbaren klimatischen Bedingungen im Kaukasus (Suchumi, Sotschi) lebten.

Für die Inkubation wurden die Gelege geteilt und die Eier des jeweiligen Geleges bei verschiedenen Temperaturen gezeitigt (Beispiel: 12 Eier eines Geleges; 3 × 21 °C, 3 × 25 °C; 3 × 27 °C; 3 × 30 °C). Die während der Inkubation gewählten Temperaturen waren in der Regel einer tageszeitlich leichten Schwankung unterworfen (z.B.  $\bar{x}$  = 21 °C; Spannweite = 18-22 °C), wobei die in den Grafiken aufgeführte Temperatur einen Mittelwert für die entsprechende Temperaturgruppe darstellt. Eine differenzierte Beschreibung der Inkubationsbedingungen findet sich bei RYKINA (1988). Tabelle 1 zeigt die Verteilung der Eier auf die getesteten Inkubationstemperaturen.

	21 °C	25 °C	27 °C	30 °C
<i>L. a. agilis</i>	38	32	41	31
<i>L. a. grusinica</i>	27	31	42	16

Tabelle 1. Anzahl Eier, die bei verschiedenen Temperaturen inkubiert wurden.  
Number of eggs incubated at different temperatures.

Für die Bearbeitung wurden die folgenden Pholidosemerkmale ausgewählt (vgl. PETERS 1960, 1964, SCHMIDTLER 1986): Submaxillaria (Inframaxillaria, Infralabialia), Sublabialia, Temporalia, Dorsalia, Subdigitallamellen und Femoralporen. Bei allen genannten Merkmalen mit Ausnahme der Dorsalia wurden rechte und linke Körperseite getrennt gezählt. Alle sechs Merkmale wurden auf das Vorhandensein von Sexualdimorphismen überprüft, wobei sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern absichern ließen. Sämtliche Mittelwerte wurden mit Hilfe des t-Test auf dem 99%-Niveau auf Signifikanz geprüft. Diese hohe Signifikanzschranke ist notwendig, da aufgrund der großen Zahl von Einzeltests (n = 72) bei einer Signifikanzschranke von z.B. 95 %, bereits 4 Signifikanzen zufällig auftreten könnten.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Museumsmaterial

Die Merkmale Submaxillaria, Temporalia, Dorsalia, Subdigitallamellen und Femoralporen unterscheiden sich bei den Freilandpopulationen (Tab. 2). *L. a. grusinica* erreicht im Vergleich zu *L. a. agilis* grundsätzlich die höheren Werte, wobei die Unterschiede bei den Dorsalia und den Temporalia besonders groß sind. Als nicht unterschiedlich stellten sich die Mittelwerte der Sublabialia heraus.

Merkmal / Subspezies	Submaxillaria	Sublabialia	Temporalia	Dorsalia	Subdigital-lamellen	Femoralporen
<i>L. a. agilis</i> : n = 1.159						
$\bar{x}$	4,78	5,96	13,79	39,30	20,06	13,24
s	0,53	0,38	3,02	3,73	1,55	1,11
<i>L. a. grusinica</i> : n = 101						
$\bar{x}$	4,98	6,02	21,44	46,72	21,18	14,62
s	0,17	0,23	3,93	3,81	1,42	1,17
Signifikanz	ja	nein	ja	ja	ja	ja

Tabelle 2. Vergleich der Mittelwerte von Pholidosemerkmalen der Freilandpopulationen von *L. a. agilis* und *L. a. grusinica*.  $\bar{x}$  = Mittelwert; s = Standardabweichung.

Comparison of the pholidosis of field populations of *L. a. agilis* and *L. a. grusinica*.  $\bar{x}$  = average; s = standard deviation.

#### 3.2 Eizeitigungsexperimente mit Nachzuchten

Da die Nachzuchten beider Subspezies von verschiedenen Elternpaaren bzw. von unterschiedlichen Orten stammten, mußten die Teilpopulationen auf mögliche Verschiedenheit untersucht werden. Hierzu wurden die einzelnen Teilgruppen (verschiedene Population, gleiche Temperatur) miteinander verglichen. Zwischen diesen Stichproben bestanden keine signifikant absicherbaren Unterschiede. Die als *L. a. agilis* bzw. *L. a. grusinica* bezeichneten Nachzuchten können von daher jeweils als eine Grundgesamtheit im statistischen Sinne behandelt werden.

Um Rückschlüsse über den Einfluß der Zeitigungstemperatur auf die bilateral ausgewerteten Merkmale zu erhalten, wurde der prozentuale Anteil symmetrischer Ausprägungen errechnet. Bei beiden Unterarten bestehen keine wesentlichen Unterschiede in der Asymmetrierate zwischen den Nachzuchten und den Freilandpopulationen (Tab. 3). Temperatur, Unterartzugehörigkeit und Herkunft (Freiland/Labor) wirken sich je nach Schuppenmerkmal unterschiedlich aus.

Merkmal / Subspezies	Submaxillaria	Sublabialia	Temporalia	Femoralporen
<i>L. a. agilis</i>				
Freiland	80,6 %	72,0 %	62,0 %	90,5 %
Nachzucht	88,7 %	78,8 %	55,6 %	90,1 %
<i>L. a. grusinica</i>				
Freiland	94,0 %	78,8 %	47,0 %	93,1 %
Nachzucht	90,4 %	80,5 %	52,3 %	83,5 %

Tabelle 3. Symmetrieraten der bilateral untersuchten Merkmale bei Freilandpopulationen und Nachzuchten. Die Merkmale sind links gegen rechts in % berechnet. Für Temporalia und Femoralporen wurde eine Abweichung von  $\pm 1$  zwischen rechts und links als bilateral symmetrisch betrachtet.

Rate of symmetry of bilateral characters in field and laboratory populations. Percentages are for character expression on the left site relative to right site. A deviation of  $\pm 1$  is accepted as symmetrical in the case of temporals and femoral pores.

### 3.2.1 Submaxillaria (Abb. 1a)

Bei den Submaxillaria konnte ein deutlicher Zusammenhang zwischen Zeitigungstemperatur und der Zahl der Submaxillaria des untersuchten Merkmales für *L. a. agilis* gezeigt werden. Es findet bei Erhöhung der Temperatur eine kontinuierliche Zunahme der Mittelwerte bis 30 °C statt, wobei die Steigung der Kurve bereits bei 25 °C merklich abnimmt und bei 30 °C das Niveau von *L. a. grusinica* erreicht wird. Die Temperaturgruppen 27 und 30 °C sind gegen die Kontrolle (Freilandpopulation) signifikant verschieden.

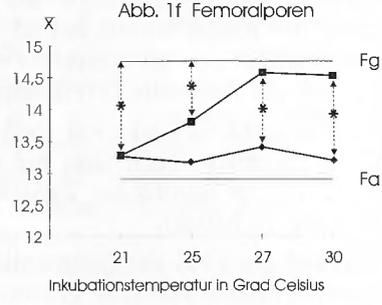
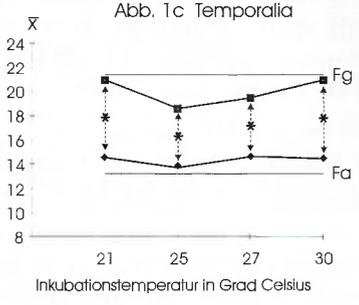
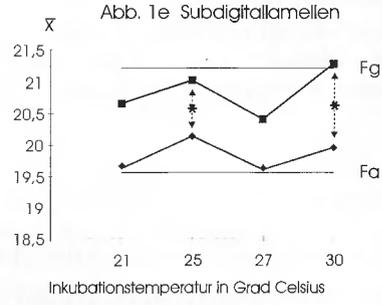
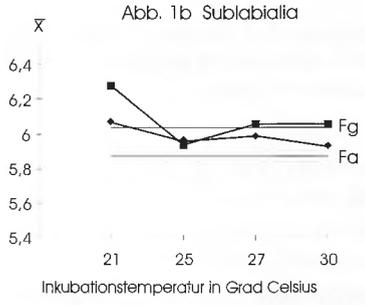
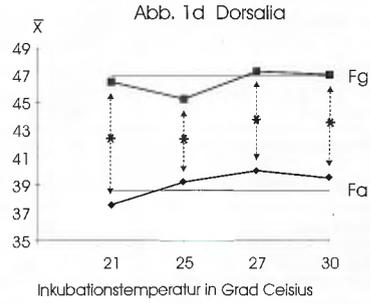
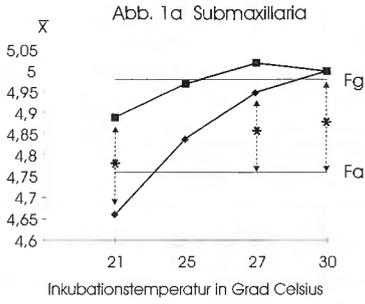
Bei *L. a. grusinica* ist zwar auch eine Zunahme des Mittelwertes von 21 - 27°C zu erkennen, doch sind die nachweisbaren Differenzen zur Freilandpopulation nicht signifikant. Zwischen den Subspezies ist nur bei 21 °C eine Signifikanz vorhanden.

Während die Zahl der Submaxillaria bei den Temperaturgruppen und der Freilandpopulation von *L. a. grusinica* als weitgehend stabil betrachtet werden kann, erweisen sich bei *L. a. agilis* die Mittelwerte als temperaturabhängig.

„Niedrige“ Temperaturen (21 °C, 25 °C bei *L. a. agilis*, 21 °C bei *L. a. grusinica*) führen dazu, daß nicht die „typische“ Zahl von fünf Submaxillaria angelegt wird. Dies gilt auch für die Freilandpopulation von *L. a. agilis*.

### 3.2.2 Sublabialia (Abb. 1b)

Signifikante Unterschiede zwischen den Temperaturgruppen beider Subspezies und/oder den Freilandpopulationen bestehen nicht. Beide Subspezies zeigen in diesem Merkmal keine Unterschiede und keine Reaktion auf Veränderung der Zeitigungstemperatur.



Legende:    ◄\*►    Signifikanz/Significance    α = 1%

— Fa = <i>L.a. agilis</i> Freiland	— Fa = <i>L.a. agilis</i> field	— ◆ — <i>L.a. agilis</i> Nachzuchten	— ◆ — <i>L.a. agilis</i> laboratory
— Fg = <i>L.a. grusnica</i> Freiland	— Fg = <i>L.a. grusnica</i> field	— ■ — <i>L.a. grusnica</i> Nachzuchten	— ■ — <i>L.a. grusnica</i> laboratory

Abb. 1. Einfluß der Inkubationstemperatur auf Schuppenmerkmale.  
Influence of incubation temperature on pholidosis.

### 3.2.3 Temporalia (Abb. 1 c)

Ohne wesentlichen Einfluß auf die Anzahl der Temporalia sind die unterschiedlichen Zeitigungstemperaturen bei *L. a. agilis*. Bei *L. a. grusinica* werden in den „extremen“ Temperaturbereichen im Mittel die höchsten Anzahlen erreicht, während die mittleren Temperaturen zu geringeren Mittelwerten führen. Deutlich wird, daß beide Subspezies unterschiedliche Mittelwerte aufweisen, die bei *L. a. grusinica* auf einem deutlich höheren Niveau liegen als bei *L. a. agilis* und alle signifikant sind. Der Vergleich mit den Kontrollgruppen macht deutlich, daß die bei den Nachzuchten ermittelten Daten den Freilandbefunden entsprechen.

### 3.2.4 Dorsalia (Abb. 1d)

Eine temperaturabhängige Reaktion konnte bei keiner der untersuchten Subspezies festgestellt werden. Die jeweils vier Mittelwerte sind nicht signifikant von denen der Freilandpopulation verschieden. Der Vergleich der Temperaturgruppen verdeutlicht, daß diese sich genau wie die Subspezies in der Zahl der Dorsalia signifikant unterscheiden, wobei *L. a. grusinica* deutlich höhere Werte erreicht.

### 3.2.5 Subdigitallamellen (Abb. 1e)

Die Ergebnisse zeigen, daß die Zahl der Subdigitallamellen nicht temperaturabhängig ist, obwohl die Amplitude der Temperaturgruppen beider Subspezies relativ hoch ist. Die Unterschiede der Freilandpopulationen sind signifikant, genau wie die der Temperaturgruppen 25 °C und 30 °C. Für die Anzahl der Subdigitallamellen in den Temperaturgruppen 21 °C und 27 °C konnte keine Signifikanz auf dem vorgegebenen Niveau von  $\alpha = 1\%$  nachgewiesen werden.

### 3.2.6 Femoralporen (Abb. 1f)

Die Untersuchung der Femoralporen ergab, daß bei *L. a. agilis* keine wesentliche temperaturinduzierte Veränderung feststellbar war, während die Mittelwerte von *L. a. grusinica* eine deutliche Temperaturabhängigkeit zeigen. Ausgehend von 21 °C erfolgt bei *L. a. grusinica* eine stetige Zunahme der mittleren Anzahl der Femoralporen, die sich bei 27 °C stabilisiert, so daß eine höhere Inkubationstemperatur zu keinem weiteren Anstieg führt, wobei die Werte in den Temperaturgruppen 21 °C und 25 °C signifikant unterschiedlich gegen die Freilandpopulation und bei 27 °C und 30 °C signifikant gegen die Werte in der jeweiligen Temperaturgruppe von *L. a. agilis* sind.

Mit Hilfe der Kontrollgruppen kann gezeigt werden, daß die ermittelten Werte für *L. a. agilis* geringfügig über den Werten der Freilandpopulationen liegen. Bei *L. a. grusinica* hingegen zeigt sich, daß die typischen Freilandwerte erst ab einer Inkubationstemperatur von 27 °C erreicht werden.

#### 4. Diskussion

Im Vordergrund dieser Arbeit stand die Frage, welchen Einfluß die Zeitigungstemperatur auf die Ausbildung von Schuppenmerkmalen hat. Die Mehrzahl der untersuchten Merkmale wurde bilateral bearbeitet, wobei sich eine Temperaturveränderung nicht grundsätzlich auf beiden Seiten des Organismus in der Veränderung des Merkmales manifestieren muß. Vielfach wurden beim Einzelindividuum nur Veränderungen auf einer Seite festgestellt (Asymmetrie), wobei keine Bevorzugung für eine der Körperhälften zu erkennen war. Es ist bekannt, daß Asymmetrie als Zeiger für embryogenetischen Streß angesehen werden kann (CLARKE 1992, GRAHAM et al. 1993), doch konnte RAHMEL (1993) für die Zauneidechse zeigen, daß hiermit keine Verringerung der Lebenserwartung verknüpft ist. Die Inkubation im Labor hat nicht zu einer erhöhten Asymmetrierate geführt.

Betrachtet man die Befunde, ergeben sich folgende Interpretationsmöglichkeiten. Wie gezeigt, sind die Mittelwerte der Submaxillaria bei den Freilandpopulationen unterschiedlich. Ein Mittelwert von fünf Submaxillaria entspricht nach unserer Einschätzung wahrscheinlich dem Grundtypus im Smaragdeidechsenkomplex. Die Freilandpopulation von *L. a. grusinica* entspricht mit einem Mittelwert von 4,98 der typischen Ausprägung der Zauneidechse in der Kaukasusregion (RAHMEL in Vorb.). Temperaturabhängige Veränderungen sind nicht nachweisbar. Andere Befunde treten bei *L. a. agilis* auf. Bei Zeitigungstemperaturen von 27 °C bzw. 30 °C werden Werte erreicht, die denen von *L. a. grusinica* entsprechen. Hingegen sind die Mittelwerte bei 21 °C und 25 °C bereits deutlich niedriger und signifikant verschieden gegen den Mittelwert der Freilandpopulation von *L. a. grusinica*. Gleiches gilt für den Mittelwert der Freilandpopulation von *L. a. agilis* (4,78). Wie ELBING (1993) zeigen konnte, betrug der Mittelwert der Eizeitigungstemperatur einer Population in Norddeutschland 1991 21-22 °C. Mit diesem Befund sind die dargestellten Werte für die Freilandpopulation von *L. a. agilis* sehr gut in Übereinstimmung zu bringen.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß *L. a. agilis* bei hohen Temperaturen (die im Verbreitungsgebiet der Subspezies nur in extremen Ausnahmesituationen erreicht werden können) eine „normale“ Anzahl von fünf Submaxillaria anlegt, unter typischen Witterungsbedingungen (21-22 °C Zeitigungstemperatur [ELBING 1993]) aber eine deutliche Reduktion der Anzahl der Submaxillaria zu erkennen ist. Aufgrund der großen Reaktionsbreite in diesem Merkmal besteht für *L. a. agilis* die Möglichkeit einer Adaptation an niedrige Zeitigungstemperaturen.

Die Sublabialia beider Subspezies differieren nicht signifikant. Auch sind keine temperaturabhängigen Veränderungen nachweisbar, so daß von einer genetischen Fixierung dieses Merkmales ausgegangen werden kann.

Beide Subspezies unterscheiden sich sowohl bei den Freilandpopulationen als auch den Nachzuchten sehr deutlich in den Mittelwerten der Temporalia. *L. a. grusinica* erreicht deutlich höhere Werte als *L. a. agilis*. Dies läßt sich auf Proportionsunterschiede der Temporalia zurückführen. Hierbei ist nicht die Gesamtgröße der Temporalregion von Bedeutung, die bei *L. a. grusinica* größer ist, sondern die Größe des Massetericum. Dies ist bei *L. a. agilis* in der Regel

sehr groß und von einem Kreis relativ großer Temporalia umgeben, während das Massetericum bei *L. a. grusinica* relativ kleiner ist und in der Regel von zwei Kreisen kleinerer Temporalia umgeben ist. Besonders deutlich wird der Unterschied der Proportionen, wenn die etwa gleich großen Köpfe einer subadulten *L. a. grusinica* und einer adulten *L. a. agilis* direkt verglichen werden. Da zudem keine Temperaturabhängigkeit zu erkennen ist, können die mittleren Anzahlen von Temporalia der beiden Subspezies als ein genetisch fixierter Unterschied gedeutet werden.

Es konnte gezeigt werden, daß die Zahl der Dorsalia zwischen den Subspezies verschieden ist und die Zeitigungstemperatur keinen nennenswerten Einfluß auf dieses Merkmal nimmt. Der deutlich erkennbare und signifikante Unterschied der Mittelwerte zwischen den Subspezies ist wohl auf den wesentlich größeren Körperumfang bei *L. a. grusinica* zurückzuführen. Die vorliegenden Befunde lassen den Schluß zu, daß es sich um einen genetisch fixierten Unterschied handeln dürfte.

Da eine Abhängigkeit der Mittelwerte der Subdigitallamellen von der Zeitigungstemperatur nicht nachgewiesen werden konnte, bleibt als Diskussionsgrundlage der signifikante Unterschied zwischen den Subspezies. Am ehesten lassen sich die Unterschiede als größenabhängig interpretieren, da – wie bei den Dorsalia – die Subspezies mit den größeren Körpermaßen (längere 4. Zehe) auch die höheren Zahlenwerte erreicht.

Bei den Femoralporen konnte gezeigt werden, daß nur *L. a. grusinica* auf die Veränderung der Zeitigungstemperatur in der Ausbildung des Merkmales reagiert, während die Mittelwerte bei *L. a. agilis* stabil sind und denen der Freilandpopulation entsprechen. Augenfällig sind die Unterschiede zwischen den Freilandpopulationen (signifikant), wobei *L. a. grusinica* die höheren Werte erreicht. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit der größeren Beinlänge dieser Subspezies. Desweiteren lassen die Befunde die Interpretation zu, daß bei *L. a. agilis* eine sehr enge genetische Fixierung vorliegt, da die in Westeuropa im Freiland nicht typischen Zeitigungstemperaturen von 27 °C und 30 °C keinerlei Reaktion hervorrufen. Bei *L. a. grusinica* hingegen läßt sich ablesen, daß die Zeitigung unter Freilandbedingungen wahrscheinlich zwischen 27 - 30 °C erfolgt. Es wäre denkbar, daß bei dieser Subspezies bei niedrigen Temperaturen von 21 - 25 °C nicht das gesamte „genetische Programm“ zur Anlage der Poren ablaufen kann.

Die Gesamtschau der sechs exemplarisch vorgestellten Schuppenmerkmale zeigt, daß generell drei Möglichkeiten bestehen, auf steigende Inkubationstemperatur (z.B. sich verändernde Umweltbedingungen im Freiland) mit zunehmenden, abnehmenden oder gleichbleibenden Schuppenanzahlen zu reagieren. Dabei wurde ein Merkmal gefunden, das weder temperatur- noch größenabhängig und bei den Subspezies gleich ist (Sublabialia); ein weiteres Merkmal, das weder temperatur- noch größenabhängig, aber bei den Subspezies verschieden ist (Temporalia); zwei Merkmale, die nicht temperatur-, sondern größenabhängig sind (Dorsalia, Subdigitallamellen) und zwei Merkmale, die jeweils bei einer Subspezies temperaturabhängig sind, während bei der anderen Subspezies eine genetische Fixierung zu vermuten ist (Submaxillaria, Femoralporen).

Hieraus geht hervor, daß die Mehrzahl der untersuchten Merkmale einer unabhängigen Betrachtung bedürfen. Darüberhinaus wird aus unseren Befunden deutlich, daß zwischen den Subspezies bereits Unterschiede der Gestalt vorhanden sind, daß zum Beispiel eine Subspezies einen genetisch eng fixierten Rahmen für die Ausbildung des Merkmales unabhängig von der Zeitigungstemperatur besitzen kann, während die andere Subspezies eine große Variationsbreite für dieses Merkmal zeigt, die von der Zeitigungstemperatur als physiologischem Einflußfaktor abhängig ist (Submaxillaria, Femoralporen). So kann am Beispiel der Femoralporen bei *L. a. grusinica* der eindeutige Trend gezeigt werden, daß bei höheren Inkubationstemperaturen deren Zahl ansteigt. Dies entspricht der Feststellung von PETERS (1964) und SCHMIDTLER (1975), die bei *L. trilineata* eine klimaparallele Variation dieses Merkmals im gleichen Sinne fanden und ebenso eine gerichtete Veränderung der Beinlänge, so daß eine klimaparallele Variation der Extremitätenlänge im Sinne der Allenschen Regel postuliert werden kann, die sich auch in den Schuppenzahlen dokumentiert.

ZAKHAROV (1989) fand an vier Populationen der östlichen *L. agilis* (wahrscheinlich *L. a. exigua*), daß sich die Zahl der Femoralporen bei steigender Inkubationstemperatur erhöht. Er konnte außerdem zeigen, daß diese Tendenz auch zwischen Populationen in Form eines Nord-Süd-Klins besteht.

RAHMEL (1989) hat bei seinem Vergleich von Zauneidechsen aus Nordwestdeutschland und dem Raum Wien eine tendenziell klinale Variation der Femoralporenzahl und der Hinterbeinlänge gezeigt. Dabei wird zwar der Zusammenhang zwischen beiden Meßgrößen ebenso deutlich wie bei PETERS (1964) oder SCHMIDTLER (1975), das heißt, Populationen mit kürzeren Beinen haben auch weniger Poren. Im Gegensatz zu den Befunden bei östlichen *L. agilis* (ZAKHAROV 1989) und *L. trilineata* (PETERS 1964, SCHMIDTLER 1975) verlaufen die Kline dem klimatischen Gefälle allerdings entgegengesetzt, indem die Tiere aus dem Wiener Becken weniger Femoralporen an den kürzeren Beinen aufweisen. Auch ZAKHAROV (1989) konnte zeigen, daß bei den Populationen der westlichen *L. agilis*-Gruppe (wahrscheinlich *L. a. agilis*), die Anzahl der Femoralporen von Nord nach Süd abnimmt, ganz im Gegensatz zu den Populationen der östlichen *L. agilis*-Gruppe. Beide Befunde verdeutlichen, daß innerhalb der Subspezies eigenständige „genetische“ Antworten auf Temperaturveränderungen gegeben werden.

Dieses Beispiel zeigt, wie auf der Basis der hier dargestellten Zusammenhänge zwischen Entwicklungstemperatur und Pholidosemerkmalen eine kausale Interpretation von klinalen Variationsreihen im natürlichen Areal möglich ist. Es ist zu erwarten, daß die Merkmale, die im Experiment Temperaturabhängigkeit zeigten, in der Natur entsprechende klimaparallele Merkmalsgradienten ausbilden. Falls aber keine oder gar entgegengesetzte Gradienten nachweisbar sind, kann auf die Existenz von genetisch unterschiedlichen Gruppen und zum Beispiel auf sekundäre Kontaktzonen geschlossen werden.

Am Beispiel der Femoralporen und Submaxillaria wird deutlich, daß zwischen den Subspezies *L. a. agilis* und *L. a. grusinica* prinzipielle Unterschiede im Genotyp bestehen müssen, da gleiche modifikatorische Einflüsse eine unterschiedliche Ausbildung der Phänotypen nach sich zieht. Unter Umständen

könnten diese Befunde exemplarisch für die Unterschiede zwischen der *L. agilis*-Westgruppe (*agilis*, *bosnica*, *chersonensis*) und der *L. agilis*-Ostgruppe (*brevicaudata*, *boemica*, *exigua*, *grusinica*, *ioriensis*) sein. DOBROWOLSKA (1985) zeigte, daß zwischen Ost- und Westgruppe des *Lacerta agilis*-Komplexes Unterschiede in der Embryonalentwicklung bestehen. Die Embryonen der Westgruppe sind zum Zeitpunkt der Eiablage 10 - 15 Tage weiter entwickelt, als die der Ostgruppe. Bereits SUCHOW (1948) nahm für diese beiden „Großgruppen“ Artstatus an. BISCHOFF (1984, 1988) folgt dieser Einschätzung nicht, da PETERS (1962) darauf hinweist, daß es im Kontaktgebiet zwischen Ost- und Westgruppe zu Mischpopulationen mit „Intergradesbildung“ kommt. Da uns von vielen anderen Arten Hybridisierungszonen bekannt sind (MOSSAKOWSKI 1990), die sich in gleicher Weise darstellen wie die Kontaktzone zwischen *L. a. chersonensis* und *L. a. exigua*, halten wir es zur Klärung dieser evolutionsbiologischen Gesichtspunkte für notwendig, daß innerhalb der wahrscheinlichen Kontaktzone zwischen *L. a. chersonensis* und *L. a. exigua* von St. Petersburg bis zum Schwarzen Meer eine Intensivierung der feld- und labororientierten Forschung vorgenommen wird.

Als Essenz der vorgestellten Daten bleibt zusammenfassend einerseits festzuhalten, daß der hier gewählte Ansatz von vergleichender Feld- und Laborforschung die Möglichkeit bietet, Phänomene, die uns bislang als Unterschiede zwischen Subspezies bekannt waren, zumindest in Ansätzen auch in ihrer Kausalität zu verstehen. Andererseits zeigen die Ergebnisse, daß sich der Einfluß der Zeitigungstemperatur bei zwei Subspezies in verschiedener Art und Weise auf das gleiche Pholidosemerkmal auswirken kann. Da die Schuppenzahlen häufig zur Artunterscheidung benutzt werden oder auch zur Unterartabgrenzung, wird durch diese Ergebnisse deutlich, daß zusammenfassende Rückschlüsse über mehrere Unterarten in klimatisch verschiedenen Habitaten unter Umständen zu fatalen Fehleinschätzungen führen können.

#### Danksagung

Frau K. KESTING (Bremen) danken wir für die Merkmalerhebung an Nachzuchten von *L. a. grusinica*. Familie NÖLLERT (Jena) war aktiv am Fang von *L. a. agilis* beteiligt und die Herren Dr. H.-K. NETTMANN und Prof. Dr. D. MOSSAKOWSKI (Bremen) übernahmen die Durchsicht des Manuskriptes. Die Überprüfung unserer englischen Übersetzung wurde freundlicherweise von Dr. G.M. CLARKE (Canberra, Australien) vorgenommen. Unser Dank gilt desweiteren allen Sammlungsleitern und deren technischen Mitarbeitern der oben angeführten Museen für die Bereitstellung des Materials.

#### Schriften

- BISCHOFF, W. (1984): *Lacerta agilis* LINNAEUS, 1758 – Zauneidechse. – S. 23-68, in BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 2/1 Echsen 2 (*Lacerta*). – Wiesbaden (Aula).
- (1988): Zur Verbreitung und Systematik der Zauneidechse *Lacerta agilis* LINNAEUS, 1758. – Mertensiella, Bonn, 1: 11-30.
- CLARKE, G.M. (1992): Fluctuating asymmetry: A technique for measuring developmental stress of genetic and environmental origin. – Acta Zool. Fennica, Helsinki, 191(1/2): 31-36.

- DOBROWOLSKA, H. (1985): Differences in morphogenesis of sand lizard (*Lacerta agilis*) as an expression of intraspecific differentiation. – S. 527-534, in MLIKOVSKY, J. & V.J.A. NOVÁK (eds.): Evolution and Morphogenesis. – Praha (Academia).
- ELBING, K. (1993): Freilanduntersuchungen zur Eizzeitigung bei *Lacerta agilis*. – Salamandra, Bonn, **29**(3/4): 173-183.
- GRAHAM, J.H., D.C. FREEMANN & J.M. EMLEN (1993): Developmental stability: A sensitive indicator of populations under stress. – S. 136-158, in LANDUS, W.G., J.S. HUGES & M.A. LEWIS (Hrsg.): Environmental Toxicology and Risk Assessment. – Philadelphia (American Society for Testing and Materials).
- MOSSAKOWSKI, D. (1990): Hybridzonen an Artgrenzen: Regelfall oder Ausnahme in der Zoologie? – S. 201-222, in STREIT, B. (Hrsg.): Evolutionsprozesse im Tierreich. – Basel (Birkhäuser).
- PETERS, G. (1960): Die Grusinische Zauneidechse *Lacerta agilis grusinica* nomen novum. – Zool. Anz., Jena, **165**: 279-289.
- (1962): Studien zur Taxionomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. I. *Lacerta trilineata*, *viridis* und *strigata* als selbständige Arten. – Mitt. Zool. Mus. Berlin **38**(1): 127-152.
- (1964): Studien zur Taxionomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. III. Die orientalische Population von *Lacerta trilineata*. – Mitt. Zool. Mus. Berlin **40**(2): 185-250.
- RAHMEL, U. (1989): Untersuchungen zur Unterartcharakterisierung von *Lacerta agilis agilis* (LINNAEUS, 1758) und *Lacerta agilis argus* (LAURENTI, 1768) (Sauria: Lacertidae). – Unveröff. Diplomarbeit Universität Bremen, 88 S.
- (1993): Haben Zauneidechsen (*Lacerta agilis* LINNAEUS, 1758) mit Asymmetrie bei Schuppenmerkmalen eine geringere Lebenserwartung? – Salamandra, Bonn, **29**(3/4): 261-264.
- RAHMEL, U. & A. RUF (1994): Eine Feldmethode zum Nachweis von anthropogenem Stress auf natürliche Populationen: „Fluctuating Asymmetry“. – Natur und Landschaft, Bonn, **69**(3): 104-107.
- RYKENA, S. (1988): Innerartliche Differenzen bei der Eizzeitigungsdauer von *Lacerta agilis*. – Mertensiella, Bonn, **1**: 41-53.
- SCHMIDTLER, J.F. (1975): Zur Taxonomie der Riesen-Smaragdeidechse (*Lacerta trilineata* BEDRIAGA) Süd-Anatoliens (Reptilia, Lacertidae). – Veröff. Zool. Staatssamml. München **18**: 45-68.
- (1986) : Orientalische Smaragdeidechsen: 3. Klimaparallele Pholidosevariation. – Salamandra, Bonn, **22**(4): 242-258.
- SOULÉ, M. (1982): Allometric variation. 1. The theory and some consequences. – Am. Nat., Chicago, **120**: 751-764.
- SOULÉ, M. & W.C. KERFOOT (1972): On the climatic determination of scale size in a lizard. – Syst. Zool., Washington, **21**: 97-105.
- SUCHOW, G.F. (1948): Überblick über die in der UdSSR vorkommenden Eidechsen der Untergattung *Lacerta*. – Tr. Zool. Inst. Akad. Wiss. UdSSR, Leningrad, **7**: 101-117. (russisch)
- ZAKHAROV, V.M. (1989): Future prospects for population phenogenetics. – Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol., Moscow, **4**: 1-79.

Eingangsdatum: 7. Dezember 1994

Verfasser: ULF RAHMEL, c/o Gutachterbüro Meyer & Rahmel, Hasberger Dorfstraße 50, D-27751 Delmenhorst; SILKE RYKENA, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, Abt. Evolutionsbiologie, Fachbereich 2, Universität Bremen, D-28 334 Bremen.