

Zur artlichen Trennung von *Lacerta bilineata* DAUDIN, 1802 und *L. viridis* (LAURENTI, 1768)

TONI AMANN, SILKE RYKENA, ULRICH JOGER,
HANS KONRAD NETTMANN & MICHAEL VEITH

Abstract

Specific separation of Lacerta bilineata DAUDIN, 1802 and L. viridis (LAURENTI, 1768).

Electrophoretic investigations of six populations of green lizards from Western, Central, and Southeastern Europe are consistent with results from hybridization experiments and confirm species status for the western green lizard, *Lacerta bilineata*. Nei distances of 0.16-0.19 found between *L. viridis* and *L. bilineata* are within the range found for other sister species of lacertids. Lizards from the Greek island of Euboea differ slightly from typical *viridis* morphologically and electrophoretically, which is again consistent with hybridization results. The proven practicability of experimental hybridization provides support for the biological species concept.

Key words: Lacertidae: *Lacerta viridis*, *Lacerta bilineata*, electrophoresis, allozymes, plasma proteins, hybridization, species concepts.

Zusammenfassung

Enzymelektrophoretische Untersuchungen an sechs Populationen mitteleuropäischer, französischer und balkanischer Smaragdeidechsen bestätigen den aufgrund von Bastardierungsdaten (RYKENA 1991) vorgeschlagenen Artstatus der westlichen Smaragdeidechse, *L. bilineata*. Die Nei-Distanzen zwischen *L. bilineata* und *L. viridis* liegen mit 0,16-0,19 im Rahmen, der auch für andere Schwesterarten bei den Lacertiden bislang gefunden wurde. Damit wird die Brauchbarkeit des biologischen Artbegriffs und die Anwendbarkeit des Bastardierungskriteriums erneut belegt.

Bei den morphologisch abweichenden Smaragdeidechsen von Euböa zeigen die Elektrophoresedaten und Bastardierungsexperimente eine genetische Differenzierung geringeren Ausmaßes. Auch damit wird die Plausibilität der genetischen Abstandsmaße für taxonomische Entscheidungen gestützt. Über die wirkliche Größe dieses Unterschiedes als auch desjenigen zwischen den französischen und den rheinischen Populationen läßt sich jedoch aufgrund der geringen Stichprobengrößen noch keine genaue Angabe machen.

Schlagwörter: Lacertidae: *Lacerta viridis*, *Lacerta bilineata*, Elektrophorese, Allozyme, Plasmaproteine, Bastardierung, Artkonzepte.

1 Einleitung

Die Smaragdeidechsen des *Lacerta viridis*-Komplexes kommen in Deutschland im Bereich des Rheintales und einiger Nebentäler, an der Donau bei Passau und in Brandenburg vor (NETTMANN & RYKENA 1984). Sowohl die rheinischen als auch die brandenburgischen Populationen sind vom jeweiligen Hauptareal isoliert, während die bayerischen Vorkommen praktisch lückenlos an das österreichische Verbreitungsgebiet im Donautal anschließen. Aus diesem Tal, nämlich aus der Umgebung von Wien, ist *Lacerta viridis* (LAURENTI, 1768) beschrieben worden.

Die taxonomische Gliederung von *L. viridis* war früh durch die Beschreibung zahlreicher Färbungs- und Zeichnungsvarianten belastet, gleichwohl blieben die so vergebenen Namen verfügbar, auch wenn sie zunächst keine historisch-evolutiven

Einheiten im Sinne moderner Evolutionsforschung bezeichneten. So hat 1802 DAUDIN aus der Umgebung von Paris eine *L. bilineata* beschrieben, die von späteren Autoren als Zeichnungsvariante der Smaragdeidechse angesehen und synonymisiert wurde.

Die brandenburgischen Populationen wurden von HECHT (1930) als eigene Unterart *L. v. brandenburgensis* beschrieben. Um die Berechtigung dieser Form zu prüfen, haben MERTENS & SCHNURRE (1949) erstmals größere Serien deutscher Smaragdeidechsen vergleichend morphologisch untersucht und gezeigt, daß relativ deutliche Unterschiede zwischen den rheinischen und den brandenburgischen Tieren bestehen, während letztere nicht hinreichend von bayerischen oder österreichischen Tieren zu unterscheiden sind. Sie verwerfen daher den Unterartstatus der *L. v. brandenburgensis*, können sich aber auch nicht zu einer Abtrennung der westlichen Tiere entschließen.

BÖHME (1978) hatte im Rahmen seines Konzeptes einer objektiveren Unterartdefinition auch die Smaragdeidechse als Beispiel angeführt und vermutet, daß in einem westlichen und einem östlichen eiszeitlichen Refugium eine ökologisch unterschiedliche Anpassung erfolgt sei, die, würde sie nachgewiesen, eine Unterarttrennung rechtfertigen würde. NETTMANN & RYKENA (1984) haben diese Abtrennung der westlichen Smaragdeidechsen als Unterart *L. viridis bilineata* durchgeführt, da sich aus der Literatur und aus eigenen Arbeiten Hinweise auf Unterschiede in der Eizeitigungsdauer ergaben, einem Merkmal, das innerhalb der gesamten Gattung *Lacerta* für die Ausbildung nördlicher Arealgrenzen bedeutsam ist (RYKENA 1987). BÖKER (1990) konnte zeigen, daß auch die allgemeinen Temperatursprüche rheinischer Smaragdeidechsen sich von denen der brandenburgischen Tiere, die PETERS (1970) eingehend untersucht hatte, unterscheiden.

RYKENA (1991) stellt im Rahmen umfangreicher Kreuzungsexperimente innerhalb der Gattung unter anderem eine Hybridisierungsschranke zwischen norditalienischen und ungarischen Tieren fest, die eine Abgrenzung als Semispezies im Rahmen einer Superspezies rechtfertigen. Die nomenklatorische Eigenständigkeit als *L. bilineata* und *L. viridis* wird damit begründet. RYKENA nennt auch das bislang einzige Feldkennzeichen, die Kehlfärbung der Schlüpflinge (Abb. 1) und begründet damit indirekt auch die Zugehörigkeit der Smaragdeidechsen Norditaliens zu *L. bilineata*.

Diese Arbeit ist weitgehend übersehen worden, die nomenklatorischen Konsequenzen schlagen sich daher bei späteren Autoren (z.B. GRUSCHWITZ 1992, ODIERNA et al. 1993) nicht nieder. Allerdings standen für die Kreuzungsexperimente weder französische *bilineata* noch österreichische *viridis* und auch keine deutschen Smaragdeidechsen zur Verfügung.

ODIERNA et al. (1993) unterscheiden bei Smaragdeidechsen anhand vorliegender Karyogramme drei geographische Formen von Geschlechtschromosomen: nicht unterscheidbare W- und Z-Chromosomen bei französischen „*L. viridis*“ (also *bilineata*), ein etwas kleineres W-Chromosom bei einem ♀ aus Italien, während bei griechischen *viridis* das W-Chromosom als Mikrochromosom vorliege.

Die vorliegende Arbeit verfolgt die Ziele

1. die taxonomische Identität der deutschen Reliktpopulationen durch elektrophoretischen Vergleich mit französischen *bilineata* und österreichischen *viridis* zu bestimmen,
2. die genetischen Unterschiede zwischen westeuropäischen und osteuropäischen Populationen zu quantifizieren und

- weitere Kreuzungsexperimente auszuwerten, um deren Aussagefähigkeit für eine Entscheidung über den Art- oder Unterartstatus von Eidechsen zu überprüfen.

2 Material und Methoden

2.1 ELEKTROPHORESEN

Für elektrophoretische Allelvergleiche wurden frische Blutproben von Smaragdeidechsen folgender Herkunft verwendet: Brandenburg (4 Exemplare vom Brandenburgischen Landesamt für Umweltschutz, Station Niederbarnim, 2 Exemplare aus einem Zuchtstamm von Prof. W. KIRMSE, Leipzig, aus zwei Populationen im Raum Guben); Mittelrheingebiet (13 Exemplare aus Kamp-Bornhofen, Rheinland-Pfalz, Blutentnahme im Freiland); Frankreich (2 Exemplare aus Chenonceaux, Touraine, Blutentnahme im Freiland); Niederösterreich (9 Exemplare aus Hainburg, aus der Sammlung der chemosystematischen Untersuchungsstelle des Naturhistorischen Museums Wien); Ungarn (3 Exemplare, Kiskumság Nationalpark, Blutentnahme im Freiland); Euböa, Griechenland (2 Exemplare, aus der Terrarienzucht von S. RYKENA).

Die Blutentnahme erfolgte aus der ventral an der Schwanzwirbelsäule verlaufenden Vena caudalis. Diese Methode stellt die schonendste Art der Gewinnung von Proben für genetische Untersuchungen am lebenden Tier dar (JÖGER & LENK 1997). Sofort nach der Entnahme wurden die zellulären Bestandteile durch Zentrifugation vom Plasma getrennt. Die Blutzellen wurden in flüssigem Stickstoff (ca. -190 °C), die Plasmaproben bei -20 °C aufbewahrt.

Zum Einsatz kamen zwei verschiedene Elektrophorese-Techniken:

- Plasmaproteine: vertikale, diskontinuierliche Polyacrylamid-Plattenelektrophorese (Einzelheiten s. JÖGER 1984).
- Allozyme: Horizontale, kontinuierliche Celluloseacetat-Elektrophorese (HEBERT & BEATON 1986).

Da mit Eidechsen-Allozymen aus Blutzellen noch keine Erfahrungen vorlagen, wurde zunächst ein sogenanntes „screening“ durchgeführt, in welchem alle relevanten Elektrophoreseparameter (Konzentration und Art der Probe, Homogenisationspuffer, Laufpuffer, Laufzeit, spezifische Färberezepturen und Inkubationszeiten) in verschiedenen Kombinationen getestet wurden. Von 37 untersuchten Enzymsystemen lieferten 17 sicher interpretierbare Ergebnisse: Aconitase (ACON, EC-Nr. 4.2.1.2), Adenylatkinase (AK, EC-Nr. 2.7.4.3), Creatinkinase (CK, EC-Nr. 2.7.3.2), Esterase (EST, EC-Nr. 3.1.1.-), Fumarathydratase (FUM, EC-Nr. 4.2.1.2), Glutamat-Oxalacetat-Transferase (GOT, 2.6.1.1), Isocitrat-Dehydrogenase (IDH, EC-Nr. 1.1.1.42), Lactat-Dehydrogenase (LDH, EC-Nr. 1.1.1.27), Mannosephosphat-Isomerase (MPI, EC-Nr. 5.3.1.8), vier Peptidasen (PEP-A, PEP-B, PEP-C, PEP-D, EC-Nr. 3.4.11.13), 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6PGD, EC-Nr. 1.1.1.44), Phosphoglucose-Isomerase (GPI, EC-Nr. 5.3.1.9), Phosphoglucose-Mutase (PGM, EC-Nr. 2.7.5.1) und Pyruvatkinase (PK, EC-Nr. 2.7.1.40).

Allelfrequenzen wurden mit Hilfe des Programms „G-STAT“, Version 3, errechnet; die Berechnung der genetischen Distanz (D) und Identität (I) nach NEI (1972) erfolgte mit dem Programm „NTSYS“ (ROHLF 1990). UPGMA-Clusteranalysen wurden ebenfalls mit „NTSYS“ durchgeführt, während additive Dendrogramme nach Fitch und Margoliash mit Hilfe des Programmpakets „PHYLIP“ (FELSENSTEIN 1993) konstruiert wurden.



Abb. 1. a) Juveniles Exemplar von *Lacerta viridis* aus Brandenburg.
b) Juveniles Exemplar von *Lacerta bilineata* aus Kamp-Bornhofen, Rheinland.
a) Juvenile specimen of *Lacerta viridis* from Brandenburg.
b) Juvenile specimen of *Lacerta bilineata* from Kamp-Bornhofen, Rhineland.

2.2 KREUZUNGSEXPERIMENTE

Es wurden Tiere aus Euböa (Nachzuchten eines Paares) sowie aus Ungarn in Kreuzungsansätzen verwendet. Die Tiere aus Ungarn entstammten dem Zuchtstamm, der bereits bei den Kreuzungsexperimenten mit *L. bilineata* (RYKENA 1991) sowie mit *L. strigata* und *L. schreiberi* (RYKENA 1996) verwendet wurde.

Die Smaragdeidechsen von Euböa unterscheiden sich vom üblichen Erscheinungsbild der Art durch bedeutende Größe (bis 14 cm KRL) und durch das völlige Fehlen einer Blaufärbung der Kehlgregion. Insbesondere große alte Männchen können so auf den ersten Blick mit *L. trilineata* verwechselt werden, zumal die Kopfzeichnung aus besonders kleinen Elementen besteht.

Die Einzelheiten der Methode und die Bedingungen, die bei der Durchführung solcher Zuchten zu berücksichtigen sind, werden bei RYKENA (1991) dargestellt.

3 Ergebnisse

3.1 ELEKTROPHORESEN

Unter den Plasmaproteinen erwies sich das Albumin als monomorph. Geringfügige Unterschiede im Laufverhalten konnten nicht als verschiedene Elektromorphen angesprochen werden. Bei den Postalbuminen und den Transferrinen waren nur schwach anfärbare Banden vorhanden, bei denen die Gefahr bestand, daß vorhandene Proteine übersehen werden könnten. Daher beschränkten wir die Auswertung auf die Globulinfraktion. Innerhalb dieser waren bei den westlichen Smaragdeidechsen vier konstante Banden, die aufgrund von Lage und Anfärbung mit vier entsprechenden Banden der östlichen Populationen homologisiert werden konnten. Bei letzteren trat zusätzlich noch ein fünftes Globulin auf. Wir interpretieren diese Banden als Produkte von fünf Genorten. Locus 2 ist monomorph. Die anderen vier Loci bilden je zwei Allele a und b, von denen jeweils eines ausschließlich und mit einer Frequenz von 100% bei beiden westlichen Populationen (Frankreich und Rheinland), das andere ebenso konstant bei den vier östlichen Populationen (Österreich, Euböa, Ungarn, Brandenburg) vorkommt. Ein Allozym, das ebenfalls innerhalb der westlichen und der östlichen Populationsgruppen jeweils nur ein fixiertes, aber von der anderen Gruppe verschiedenes Allel ausbildet, ist die Aconitase (Tab. 1).

Genort (n)	Rheintal (13)	Frankreich (2)	Österreich (9)	Euböa (2)	Ungarn (3)	Brandenburg (6)
6Pgd	a(1,00)	a(1,00)	a(0,89) b(0,11)	a(1,00)	a(1,00)	a(1,00)
Acon	b(1,00)	b(1,00)	a(1,00)	a(1,00)	a(1,00)	a(1,00)
GI-1	a(1,00)	a(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)
GI-3	a(1,00)	a(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)
GI-4	a(1,00)	a(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)
GI-5	b(1,00)	b(1,00)	a(1,00)	a(1,00)	a(1,00)	a(1,00)
Pep-A	a(0, 1 5) b(0,85)	a(0,25) b(0,75)	a(0,94) b(0,06)	a(1,00)	a(1,00)	a(1,00)
Pep-B	a(0,85) b(0,15)	c(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)	b(1,00)
Pep-C	a(1,00)	a(1,00)	a(0,89) b(0,11)	a(0,50) c(0,50)	a(1,00)	a(1,00)

Tab. 1. Allelfrequenzen an neun polymorphen Genorten. Unterschiedliche Allele eines Genorts sind mit a bzw. b oder c bezeichnet. GI = Plasmaglobuline; Abkürzungen der Enzyme wie in Abschnitt „Material und Methoden“.

Allele frequencies at nine polymorphic loci. Different alleles at a given locus are distinguished by letters a, b, or c. GI = plasma globulines; abbreviations of enzymes as in section „materials and methods“.

An den übrigen vier polymorphen Genorten gab es zwei Elektromorphen, die innerhalb der Populationen mit unterschiedlichen Frequenzen beobachtet wurden, bei Peptidase B und C auch ein drittes, das nur bei einer Population (Frankreich bzw. Euböa) auftrat. Deutliche Allelfrequenzunterschiede zwischen Ost- und Westgruppe sind bei der Peptidase A festzustellen.

Tabelle 2 zeigt die standardisierten genetischen Distanzen (NEI 1972) zwischen allen untersuchten Populationen. Da die Einbeziehung der Globuline unüblich ist, werden die Distanzen zur besseren Vergleichbarkeit sowohl mit als auch ohne Plasmaproteine (nur Allozyme) angegeben. Das Dendrogramm (Abb. 2) zeigt, daß nach beiden Berechnungsmethoden eine weitgehende genetische Übereinstimmung innerhalb der westlichen und innerhalb der östlichen Populationengruppe besteht, während zwischen beiden eine große genetische Distanz klafft.

3.2 KREUZUNGSEXPERIMENTE

Tabelle 3 zeigt die bislang vorliegenden Resultate der noch weiterlaufenden Kreuzungszucht. Obwohl die Tiere von Euböa habituell von den ungarischen Tieren verschieden sind, zeigt sich keinerlei Bastardsterilität sowie kein verminderter Schlupferfolg in der F1-Generation. Auch in den F2- bis F4- Generationen

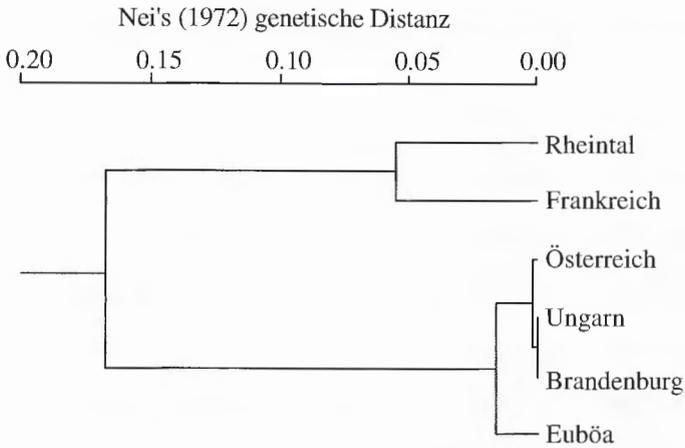


Abb. 2. UPGMA-Dendrogramm der genetischen Distanzen (Allozyme, 17 Loci) zwischen den untersuchten Populationen, auf der Grundlage der Daten von Tabelle 1.
 UPGMA dendrogram of genetic distances (allozymes, 17 loci) among the investigated populations, based on the data of Table 1.

	Rheintal	Frankreich	Österreich	Euböa	Ungarn	Brandenburg
Rheintal		0,055	0,155	0,178	0,158	0,158
Frankreich	0,040		0,164	0,186	0,165	0,165
Österreich	0,333	0,340		0,014	0,002	0,002
Euböa	0,353	0,359	0,010		0,015	0,015
Ungarn	0,333	0,339	0,001	0,011		0,000
Brandenburg	0,333	0,339	0,001	0,011	0,000	

Tab. 2. NEI's (1972) genetische Distanzen zwischen Populationen von Smaragdeidechsen; oberhalb der Diagonalen: ohne Plasmaprotein-Genorte; unterhalb der Diagonalen: mit Plasmaprotein-Genorten.

NEI's (1972) genetic distances between populations of green lizards; above diagonal: allozymes without plasma proteins; below diagonal: allozymes with plasma proteins.

ist nur ein leicht verminderter Fortpflanzungserfolg feststellbar. Mißbildungen traten nur in einem Einzelfall auf.

4 Diskussion

4.1 ZUR FRAGE DES ARTBEGRIFFS

Das biologische Artkonzept mit seinem im Prinzip beobachterunabhängigen, von den Organismen selbst gesetzten Kriterium der genetischen Isolation (MAYR 1975) ist neuerdings in Frage gestellt worden. Obwohl WILLMANN (1985), der das biologische Artkonzept mit einem zeitlichen Kriterium erweitert, die zentrale Bedeutung dieses Artkonzeptes gerade für die phylogenetische Systematik hervor-

Ansatz, Gelege	befr.	Eier		mißgebildet		Schlupf- erfolg %
		entw.	geschl.	tot	lebend	
F1 (1 ♂, 1 ♀), 3 Gelege	22	21	21	0	0	95,4
F2 (5 ♂♂, 7 ♀♀), 7 Gelege	55	44	42	1	0	76,0
F3 (5 ♂♂, 6 ♀♀), 3 Gelege	56	46	40	0	0	71,4
F4 (2 ♂♂, 2 ♀♀), 2 Gelege	14	13	11	0	0	78,6

Tab. 3. Schlupferfolg in den Bastardgenerationen der Kreuzung *Lacerta viridis* (Ungarn ♂ × Euböa ♀). Eier befr. = befruchtet; entw. = entwickelt; geschl. = geschlüpft; leb. = lebend; Schlupferfolg = Anzahl der Schlüpflinge × 100 / Anzahl der befruchteten Eier.

Hatching success in generations of inbred hybrids of *Lacerta viridis* (Hungary ♂ × Euboea/Greece ♀). Eier befr. = fertilized eggs; entw. = developed eggs; geschl. = hatched juveniles; leb. = living hatchlings; Schlupferfolg = number of hatchlings × 100 / number of fertilized eggs.

hebt, werden besonders aus dem Umkreis der amerikanischen „Cladisten“ als „evolutionär“ oder „phylogenetisch“ bezeichnete Artkonzepte vertreten, nach denen als Arten alle kleinsten monophyletischen Einheiten aufgefaßt werden sollen (vgl. z.B. COLLINS 1992, FROST et al. 1992, AVISE 1994). In der Praxis wäre damit wieder fast jede unterscheidbare Gruppe von Populationen als Art zu bezeichnen, wie es bereits nach den morphologischen Artkonzepten aus der Zeit vor KLEINSCHMIDT, RENSCH, STRESEMANN und MAYR (vgl. MAYR 1975) üblich war. Zwar wäre so das Unterartproblem gelöst, indem praktisch alle gut erkennbaren Unterarten zu Arten würden, der Erkenntnisfortschritt ist aber nicht ersichtlich.

Ein Grund für die Kritik am biologischen Artkonzept liegt darin, daß viele Autoren die Schwierigkeiten beim Nachweis genetischer Isolation als prinzipiell und nicht nur als arbeitstechnisch bedingt ansehen und deshalb dieses Kriterium verwerfen möchten. Gerade das Beispiel der Gattung *Lacerta* zeigt aber, daß das Kreuzungskriterium durchaus als Prüfkriterium verwendet werden kann, und daß die bei der Analyse anderer Merkmalsebenen begründet erscheinenden Artgrenzen auch der Prüfung standhalten (RYKENA 1991, 1996). Eine wichtige dieser Merkmalsebenen ist der elektrophoretische Vergleich von Proteinallelen, da sie quantifizierbar ist.

Im übrigen ist klar, daß ein streng konzipiertes „evolutionäres“ Artkonzept mit dem Nachweis der Monophylie ebenfalls praktische Schwierigkeiten bekommt. Es ist hier nicht der Ort, die Schwächen des „evolutionären“ Artkonzeptes zu erörtern. In der Praxis kommen auch seine Verfechter zu dem Punkt, als Arten das anzusehen, was auf möglichst vielen Merkmalsebenen, die genetische Unterschiede dokumentieren, hinreichend verschieden ist. AVISE & BALL (1990) nennen dies dann „Abgrenzung mit Hilfe von Konkordanz multipler unabhängiger genetischer Indikatoren“, was die Rückkehr zur Praxis des Taxonomen bedeutet, der auf der Basis des biologischen Artbegriffes arbeitet, auch wenn er nicht immer das Kreuzungskriterium prüft. Insofern sehen wir keinen Grund, den biologischen Artbegriff zu verwerfen, halten ihn stattdessen gerade am Beispiel der Gattung *Lacerta* für sinnvoll anwendbar.

Dies schließt die Nutzung der Möglichkeiten der Superspezies/Semispezies-Terminologie (MAYR 1975) ein. Damit können, ohne Verwirrung auf der Ebene der

Nomenklatur zu stiften, die stammesgeschichtlichen Differenzierungsprozesse noch etwas besser abgebildet werden, indem parapatriisch verbreitete Schwesterarten oder Arten, die Hybridzonen ausbilden, ohne daß nennenswerter Genfluß darüber stattfindet, als Semispezies einer Superspezies bezeichnet werden.

4.2 ZUR FRAGE DES ARTSTATUS VON *L. VIRIDIS* UND *L. BILINEATA*

Die weitgehende genetische (und damit taxonomische) Identität der rheinischen Smaragdeidechsen mit französischen *bilineata* und der brandenburgischen Smaragdeidechsen mit österreichischen und ungarischen *viridis* ist durch die proteinelektrophoretischen Daten erstmals belegbar. Die Unterschiede zwischen diesen Populationen liegen unterhalb der sinnvoll interpretierbaren Schwelle. Weiterhin zeigt sich ein klarer genetischer Unterschied zwischen den beiden westlichen und den vier östlichen Populationen dieser Untersuchung. Insofern werden durch die proteinelektrophoretischen Daten die morphologischen Befunde von MERTENS & SCHNURRE (1949) aus einer ganz anderen Merkmalsebene heraus gleichsinnig ergänzt und die Hypothesen über getrennte Einwanderungswege (BÖHME 1978) gewinnen auch aus dieser Sicht weiter an Überzeugungskraft. Auch die Unterschiede in den thermischen Ansprüchen (NETTMANN & RYKENA 1984, BÖKER 1990) lassen sich hier sinnvoll einbringen als Hinweise aus einer weiteren Merkmalsebene.

Bemerkenswert ist vor allem, daß die Resultate von Kreuzungsexperimenten und die genetischen Analysen so gleichsinnig sind. Auch wenn die Stichprobengrößen für die genetischen Analysen zu klein sind, um die Distanzen innerhalb der östlichen Formen genauer zu analysieren, so ist die Übereinstimmung in der Einordnung der Tiere von Euböa doch auffällig. Diese morphologisch verschieden wirkenden Tiere werden auf Grund der genetischen Distanz ebenso wie durch die Kreuzungsergebnisse klar zu den östlichen Smaragdeidechsen gestellt. Das Ergebnis des Kreuzungsversuchs *L. viridis* Ungarn × Euböa, d.h. die problemlose Aufzucht von mehreren Bastardgenerationen ohne Auftreten steriler Tiere und mit nur wenig vermindertem Schlupferfolg in der F2- bis F4-Generation, entspricht dem Resultat, welches RYKENA (1991) bei der Kreuzung von *L. viridis* (Ungarn) × *L. viridis* (Thassopoulo) erzielte. Doch ist gleichzeitig zu bemerken, daß die Schlupferfolge von 71-78% in der F2 bis F4 etwas schlechter sind als die zwischen Tieren aus Ungarn und Thassopoulo (83-96%). Im Vergleich mit früheren Resultaten (RYKENA 1991, 1996) handelt es sich um typische Kreuzungen im innerartlichen Bereich. Demgegenüber war die Kreuzung von Smaragdeidechsen aus Ungarn und Venetien, also über die (Semi-) Speziesgrenze hinweg, durch das Auftreten steriler Tiere nur schwer bis zur F2 zu bringen und hier mit einem Schlupferfolg von nur 27,6% belastet, eine F3 gelang nie und auch Rückkreuzungen wiesen noch deutlich verminderten Schlupferfolg auf (RYKENA 1991).

Dies gibt Anlaß zu der Annahme, daß auch die übrigen durch Kreuzungsdaten beleuchteten Beziehungen zwischen den Arten der Gattung *Lacerta* (RYKENA 1991, 1996) den elektrophoretisch meßbaren genetischen Distanzen entsprechen. Allerdings liegen entsprechende Daten noch nicht vor.

Diese Gleichsinnigkeit der Aussagen entschärft auch den möglichen Konflikt über die taxonomische Interpretation. Denn genetische Distanzen, zumal mit Allozymen ermittelte, sind natürlich keine absoluten Meßwerte für evolutive Divergenz. Sie variieren je nach Tiergruppe (AVISE & AQUADRO 1982) und den

Zur artlichen Trennung von *Lacerta bilineata* und *L. viridis*

Arten	Familie	n Loci	Nei's D	Referenz
<i>Thamnophis atratus</i> / <i>T. ordinoides</i>	Colubridae	31	0,017-0,091	LAWSON & DESSAUER 1979
<i>Crotalus catalinensis</i> / <i>C. ruber</i>	Viperidae	17	0,047	MURPHY & CRABTREE 1985
<i>Sphaerodactylus nicholsi</i> / <i>S. townsendi</i>	Gekkonidae	23	0,086	MURPHY et al. 1984
<i>Cordylus niger</i> / <i>C. oelofseni</i>	Cordylidae	27	0,091-0,145	BRODY et al. 1993
<i>Niveoscincus greeri</i> / <i>N. orocryptus</i>	Scincidae	28	0,12	HUTCHINSON & SCHWANER 1991
<i>Petrosaurus mearnsi</i> / <i>P. thalassinus</i>	Iguanidae	34	0,12-0,13	AGUILARS-S. et al. 1988
<i>Phrynocephalus guttatus</i> / <i>P. versicolor</i>	Agamidae	17	0,12-0,16	MEZHHERIN & GOLUBEV 1993
<i>Lacerta graeca</i> / <i>L. oxycephala</i>	Lacertidae	16	0,13	MAYER & TIEDEMANN 1982
<i>Lacerta lepida</i> / <i>L. pater</i>	Lacertidae	26 31-41	0,13 0,15	BUSACK 1987
<i>Lacerta valentini</i> / <i>L. rudis</i>	Lacertidae	37	0,13-0,16	MACCULLOCH et al. 1995
<i>Lacerta viridis</i> / <i>L. bilineata</i>	Lacertidae	17	0,16-0,19	diese Arbeit
		22*	0,34-0,36	
<i>Podarcis taurica</i> / <i>P. erhardii</i>	Lacertidae	18	0,19	MAYER & TIEDEMANN 1980
<i>Laudakia caucasica</i> / <i>L. lehmanni</i>	Agamidae	20	0,19	ANANJEVA & SOKOLOVA (unpubl.)
<i>Uma notata</i> / <i>U. parapygas</i>	Iguanidae	20	0,19-0,21	ADEST 1977
<i>Lepidophyma gaigeae</i> / <i>L. occulor</i>	Xantusiidae	22-32	0,20	BEZY & SITES 1987
<i>Xantusia vigilis</i> / <i>X. riversiana</i>	Xantusiidae	22-32	0,25-0,50	BEZY & SITES 1987
<i>Chalcides chalcides</i> / <i>C. mertensi</i>	Scincidae	35	0,45	BUSACK 1986

*) mit Plasmaproteinen

Tab. 4. Nei's genetische Distanz (Allozyme) zwischen Schwesterarten bei Squamaten.
Nei's genetic distance (allozymes) between sister species in squamates.

untersuchten Proteinsorten. Was eine Art ist, bestimmt sich nicht durch genetische oder morphologische Distanzen, sondern durch genetische Isolation, so lange man auf der Basis des biologischen Artkonzeptes (MAYR 1975) argumentiert. Zwar zeigt die bisherige Empirie, daß Arten im Sinne des biologischen Artbegriffes höhere Distanzen voneinander aufweisen als etwa Unterarten, doch kann die Überlappung der jeweiligen Streubreiten beträchtlich sein (PASTEUR & PASTEUR 1980). Im konkreten Fall wird deutlich (Tab. 4), daß innerhalb der Squamaten das Spektrum der Nei-Distanzen zwischen nächstverwandten Arten von 0,02-0,45 reicht. Läßt man die Schlangen beiseite, welche die beiden Beispiele mit den niedrigsten Distanzwerten in dieser Tabelle liefern, so beginnt die Skala bei etwa 0,09. Doch innerhalb dieses recht großen Bereiches erscheinen die Lacertiden bemerkenswert einheitlich. Bei ihnen sind Schwesterarten durch eine genetische Distanz zwischen 0,13-0,19 gekennzeichnet. Die Distanz zwischen *L. viridis* und *L. bilineata* liegt mit 0,16-0,19 damit an der oberen Grenze und ist größer als beispielsweise die Distanz zwischen den beiden Perleidechsenarten *L. lepida* und *L. pater*, die ja auch erst durch Kreuzungsexperimente von BISCHOFF (1982) als Arten erkannt worden waren. Würde man die Globulindaten mit in die Distanzberechnung aufnehmen, was streng genommen wegen der unterschiedlichen Evolutionsraten von Plasma-proteinen und Allozymen nicht zulässig ist, so reichte die Distanz zwischen *L. viridis* und *L. bilineata* sogar in eine Dimension, wie sie zwischen *L. agilis* und *L. viridis* beschrieben wurde (MAYER & TIEDEMANN 1982). Aber unabhängig davon, ob die genetische Distanz mit dieser oder jener Methode noch etwas höher oder niedriger berechnet wird, die artliche Trennung, die die Kreuzungsdaten signalisieren, ist auch auf Grund der genetischen Distanzen nicht in Zweifel zu ziehen, sondern bestätigt. Auch die Tatsache, daß bei den Plasma-Globulinen keine Gemeinsamkeiten zwischen beiden Arten gefunden wurden, spricht für das Vorliegen genetischer Isolation.

Der Artstatus beider Formen wird durch die Befunde aller anderen Merkmals-ebenen unterstützt. RYKENA (1991) hatte in Würdigung der Schwestergruppenbeziehung zwischen *L. bilineata* und *L. viridis* und der nur relativen Kreuzungsbarriere die Superspezies-Terminologie genutzt und die beiden Arten als Semispezies bezeichnet. Zweifellos kann damit die stammesgeschichtliche Aufspaltung innerhalb der Gattung dargestellt werden, zumal wenn man auch bei anderen Arten der Gattung so verfährt und beispielsweise die Schwesterartenbeziehung von *L. media* und *L. trilineata* entsprechend kennzeichnet.

Wesentlicher ist aber die Frage, wie sich die beiden Arten im Bereich des sympatrischen Vorkommens bzw. der Kontaktzone verhalten. Dazu liegen bislang keine Untersuchungen vor. Ein Zusammentreffen beider Arten ist in Slowenien und Kroatien zu erwarten, hier ergibt sich ein lohnendes Feld zukünftiger Arbeit. Ebenso ist die Frage der weiteren evolutiven Differenzierungen innerhalb beider Smaragdeidechsenarten von Interesse und wird Gegenstand künftiger Arbeiten sein.

4.3 ZUR TAXONOMISCHEN GLIEDERUNG

Die beiden Arten sind keineswegs in sich einheitlich. Wir wollen hier keine Revision der innerartlichen Gliederung vornehmen, weil dazu noch keine ausreichenden Daten vorliegen. Doch soll wenigstens die vorläufige Gliederung dargestellt werden, wie sie bei gegenwärtigem Kenntnisstand plausibel ist und teilweise bereits von NETTMANN (1995) und RYKENA et al. (1996 a,b) vorgestellt wurde.

Zu *Lacerta viridis* sind jetzt noch folgende Unterarten zu rechnen:

L. v. viridis LAURENTI, 1768 (Balkanhalbinsel, östliches Mitteleuropa)

L. v. meridionalis CYREN, 1933 (Nordwesttürkei, Nordgriechenland, Bulgarien, Rumänien),

L. v. infrapunctata SCHMIDTLER, 1986 (Nordostanatolien),

L. v. paphlagonica SCHMIDTLER, 1986 (Nordanatolien).

Eine taxonomische Bearbeitung griechischer Smaragdeidechsen ist überfällig (vgl. NETTMANN & RYKENA 1984). Sie wird möglicherweise die Abgrenzung weiterer Unterarten zulassen, darunter die Population von Euböa, die sich, gemeinsam mit den *L. viridis*-Populationen vom angrenzenden Festland, in Größe, Habitus und Färbung von der Nominatform und von den nordostgriechischen Smaragdeidechsen unterscheidet. Diese morphologischen Unterschiede werden zur Zeit mit weiteren Daten untermauert (RYKENA, in Vorbereitung). Die Resultate der Kreuzungsexperimente deuten ebenfalls eine intraspezifische Differenzierung der südgriechischen Smaragdeidechsen an; die spärlichen elektrophoretischen Daten widersprechen dem nicht.

Zu *Lacerta bilineata* sind alle Smaragdeidechsen am Rhein, in der Schweiz, in Frankreich und Spanien sowie in Nord- und Mittelitalien zu stellen. Unabhängig von der Revisionsbedürftigkeit der italienischen Smaragdeidechsen, die NETTMANN & RYKENA (1984) sowie RYKENA et al. (1996a) betonen, ist an der Zugehörigkeit der norditalienischen Tiere zu *L. bilineata* nach derzeitigem Wissensstand nicht zu zweifeln, wie auch die kennzeichnende Grünfärbung der Schlüpflinge belegt (NETTMANN 1995). Auch die süditalienischen Smaragdeidechsen sollten bis zum Vorliegen anderslautender Daten zu *L. bilineata* gestellt werden. So sind dann in *L. bilineata* gegenwärtig die Unterarten

L. b. bilineata DAUDIN, 1802

L. b. feyervaryi VASVARY, 1926

L. b. chloronota RAFINESQUE, 1810 enthalten.

JOGER (1995) hat mit Bezug auf Chromosomendaten von ODIERNA et al. (1993) die Zuordnung der italienischen Smaragdeidechsen zu *L. bilineata* in Zweifel gezogen. Doch sind die beschriebenen Unterschiede bei der heteromorphen Ausprägung der Geschlechtschromosomen in ihrer geographischen Verbreitung noch zu wenig geklärt, um taxonomisch verwertbar zu sein. Bei dem vergleichbaren Artenpaar *Lacerta (Timon) lepidal* *L. (T.) pater* bestätigten karyologische Unterschiede die Artverschiedenheit (ODIERNA et al. 1990). Die Bedeutung der Chromosomenmutationen für die Artbildung ist jedoch umstritten (SITES 1995). Auch sind Chromosomenunterschiede gerade bei Geschlechtschromosomen nicht unbedingt reproduktiv isolierend. Diese interessante Merkmalsebene kann daher gegenwärtig bei den Smaragdeidechsen noch nicht für die taxonomische Interpretation nutzbar gemacht werden, bedarf aber der intensiveren Bearbeitung.

4.4 PRAKTISCHE KONSEQUENZEN

Durch die Abgrenzung von *L. bilineata* verändert sich in den Artenlisten der Schweiz, Frankreichs, Großbritanniens, Spaniens und Italiens sowie Andorras, Monacos und San Marinos der wissenschaftliche Name der dort vorkommenden Smaragdeidechse. In Deutschland sind nunmehr zwei Smaragdeidechsenarten vorhanden, damit erhöht sich hier die Zahl der Reptilienarten auf 14, darunter sechs Lacertiden. In der kürzlich erschienenen Herpetofauna von Rheinland-Pfalz (NIEHUIS & SOUND 1996) und in der neuen Roten Liste von Hessen (JOGER 1996) ist

L. bilineata bereits als Semispezies genannt. Ebenfalls mit zwei Smaragdeidechsenarten ist in Slowenien und Kroatien zu rechnen. In den Reptilienlisten der übrigen Länder Europas treten keine Änderungen auf.

In Deutschland, wo die Smaragdeidechse bislang schon Gegenstand des Naturschutzes war, wird die artliche Trennung erneut verdeutlichen, daß ökologische Ansprüche, Schutzkonzepte und Maßnahmen differenziert betrachtet werden müssen. Insbesondere die Smaragdeidechsen in Brandenburg in ihrer besonderen ökologischen und arealgeschichtlichen Situation bedürfen verstärkter Forschungs- und Schutzanstrengungen, deren Finanzierung nicht mehr mit Hinweis auf Aktivitäten am Rhein umgangen werden kann.

Danksagung

Die Genehmigung für Blutabnahmen an freilebenden rheinischen Smaragdeidechsen erteilte die Bezirksregierung Koblenz. Herrn T. BÖKER sei besonders für die Unterstützung der Feldarbeit gedankt. Für die Hilfe bei der Beschaffung von Probenmaterial möchten wir Prof. W. KIRMSE, Leipzig, Dr. W. MAYER, Wien, und N. SCHNEWEISS, Niederbarnim, herzlich danken. Für die Bereitstellung von Laborkapazität und Hilfe bei den Allozymuntersuchungen danken wir Prof. A. SEITZ, Mainz und den Mitgliedern seiner Arbeitsgruppe.

Schriften

- ADEST, G.A. (1977): Genetic relationships in the genus *Uma* (Iguanidae). – *Copeia*, Lawrence, Kansas, **1977**(1): 47-52.
- AGUILARS-S., M.A., J.W. SITES & R.W. MURPHY (1988): Genetic variability and population structure in the lizard genus *Petrosaurus* (Iguanidae). – *J. Herpetol.*, Athens, Ohio, **22**: 135-145.
- AVISE, J.C. (1994): *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. – New York, London (Chapman & Hall), 511 pp.
- AVISE, J.C. & C.F. AQUADRO (1982): A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. – In: HECHT, M.K., B. WALLACE & G.T. PRANCE (eds.): *Evolutionary Biology*, New York, **15**: 151-185.
- AVISE, J.C. & R.M. BALL, JR. (1990): Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. – *Oxford Surv. Evol. Biol.*, Oxford, **7**: 45-67.
- BEZY, R.L. & J.W. SITES (1987): A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae. – *Herpetologica*, Austin, Texas, **43**: 280-292.
- BISCHOFF, W. (1982): Zur Frage der taxonomischen Stellung europäischer und nordwestafrikanischer Perleidechsen (Sauria, Lacertidae, *Lacerta lepida*-Gruppe). – *Amphibia-Reptilia*, Wiesbaden, **2**: 357-367.
- BÖHME, W. (1978): Das KÜHNELT'sche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. – *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.*, Hamburg, **16**: 256-266.
- BÖKER, T. (1990): Zur Ökologie der Smaragdeidechse *Lacerta viridis* (LAURENTI, 1768) am Mittelrhein. – *Salamandra*, Bonn, **26**: 19-44, 97-115.
- BRODY, P., F.N LE MOUTON & W.S. GRANT (1993): Electrophoretic analysis of the *Cordylus cordylus* species group in the southwestern Cape, South Africa. – *Amphibia-Reptilia*, Leiden, **14**: 19-34.
- BUSACK, S.D. (1986): Taxonomic implications of biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of three-toed Skinks, *Chalcides chalcides* (Lacertilia, Scincidae). – *Herpetologica*, Austin, Texas, **42**(2): 230-236.
- (1987): Morphological and biochemical differentiation in Spanish and Moroccan populations of the lizard, *Lacerta lepida*. – *J. Herpetol.*, Athens, Ohio, **21**(4): 277-284.

- COLLINS, J.T. (1992): The evolutionary species concept. – Herpetol. Rev., Hays, Kansas, **23**(2): 43-46.
- FELSENSTEIN, J. (1993): PHYLIP, Phylogenetic inference package, version 3.5c. – Seattle, Washington.
- FROST, D.R., A.G. KLUGE & D. HILLIS (1992): Species in contemporary herpetology. Comments on phylogenetic inference and taxonomy. – Herpetol. Rev., Hays, Kansas, **23**(2): 46-54.
- GRUSCHWITZ, M. (1992): Artenschutzprojekt Smaragdeidechse (*Lacerta viridis* LAURENTI, 1768). – In: BITZ, A. & M. VEITH: Herpetologie in Rheinland-Pfalz. Faunistik, Schutz und Forschung. – Fauna Flora Rheinld.-Pfalz, Nassau, Beih. **6**: 39-46.
- HÉBERT, P.D.N. & M.J. BEATON (1986): Methodologies for Allozyme Analysis using Cellulose Acetate Electrophoresis. A Practical Handbook. – Beaumont, Texas (Helena Laboratories), 30 pp.
- HECHT, G. (1930): Die märkische Smaragdeidechse, *Lacerta viridis* (LAUR.) subsp. *brandenburgensis* subsp. nov. – Das Aquarium, Berlin, **1930**: 62.
- HUTCHINSON, M.N. & T.D. SCHWANER (1991): Genetic relationships among the Tasmanian scincid lizards of the genus *Niveoscincus*. – J. Herpetol., Athens, Ohio, **25**(1): 49-58.
- JOGER, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Sauria: Gekkonidae). – Zool. Jb. Anat., Jena, **112**: 137-256.
- (1995): Herpetologie und Medien. – Elaphe (N.F.), Bonn, **3**(4): 67-69.
- (1996): Rote Liste der Kriechtiere (Reptilia) Hessens. – In: Rote Liste der Säugetiere, Reptilien und Amphibien Hessens. – Wiesbaden: 23-37.
- LAWSON, R. & H.C. DESSAUER (1979): Biochemical genetics and systematics of garter snakes of the *Thamnophis elegans-couchii-ordinoides* complex. – Occ. Pap. Mus. Zool., Louisiana State Univ., Baton Rouge, **56**: 1-24.
- U. JOGER & P. LENK (1997): Entnahme und Behandlung von Blutproben für molekular-genetische Untersuchungen in der Feldherpetologie. – Mertensiella, Rheinbach, **7**: 329-340.
- MACCULLOCH, R.D., J. FU, I.S. DAREVSKY, F.D. DANIELYAN & R.W. MURPHY (1995): Allozyme variation in three closely related species of Caucasian rock lizards (*Lacerta*). – Amphibia-Reptilia, Leiden, **16**(4): 331-340.
- MAYER, W. & F. TIEDEMANN (1980): Elektrophoretische Untersuchungen an europäischen Arten der Gattungen *Lacerta* und *Podarcis* I. Die *Podarcis*-Formen der griechischen Inseln Milos und Skiros. – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., Hamburg, **18**: 147-152.
- (1982): Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Lacertidae; Sauria) by means of protein electrophoresis. – Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **2**(4): 349-356.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – Hamburg (Parey), 379 S.
- MERTENS, R. & O. SCHNURRE (1949): Eidonomische und ökologische Studien an Smaragdeidechsen Deutschlands. – Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., Frankfurt/M., **481**: 1-28.
- MEZHHERIN, S. & M.L. GOLUBEV (1993): Allozyme variation and genetic relationships within the *Phrynocephalus guttatus* species group (Sauria: Agamidae) in the former USSR. – Asiatic Herpetol. Res., San Francisco, **5**: 59-64.
- MURPHY, R.W., F.C. MCCOLLUM, G.C. GORMAN & R. THOMAS (1984): Genetics of hybridizing populations of Puerto Rican *Sphaerodactylus*. – J. Herpetol., Athens, Ohio, **18**(2): 93-105.
- MURPHY, R.W. & B. CRABTREE (1985): Genetic relationships of the Santa Catalina rattlesless rattlesnake, *Crotalus catalinensis* (Serpentes: Viperidae). – Acta Zool. Mex. (n.s.), Mexico City, **9**: 1-16.

- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. – Am. Nat., Lancaster, **106**(949): 283-293.
- NETTMANN, H.K. (1995): Zur Geschichte einer vermeintlichen Neuentdeckung. – Elaphe (N.F.), Bonn, **3**(4): 63-66.
- NETTMANN, H.K. & S. RYKENA (1984): *Lacerta viridis* (LAURENTI, 1768) – Smaragdeidechse. – S. 129-180 in BÖHME, W.: Handbuch der Amphibien und Reptilien Europas, Bd. 2/1: Echsen II (*Lacerta*). – Wiesbaden (Aula).
- NIEHUIS, M. & P. SOUND (1996): Westliche Smaragdeidechse – *Lacerta (viridis) bilineata* (DAUDIN, 1802). – S. 357-376 in BITZ, A., K. FISCHER, L. SIMON, R. THIELE & M. VEITH: Die Amphibien und Reptilien in Rheinland-Pfalz, Bd. 2. – Landau (GNOR).
- ODIERNA, G., L.A. KUPRIYANOVA, T. CAPRIGLIONE & E. OLMO (1993): Further data on sex chromosomes of Lacertidae and a hypothesis on their evolutionary trend. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **14**(1): 1-12.
- ODIERNA, G., W. OLMO, T. CAPRIGLIONE & V. CAPUTO (1990): Karyological differences between *Lacerta lepida* and *Lacerta pater*. – J. Herpetol., Athens, Ohio, **24**(1): 97-99.
- PASTEUR, G. & N. PASTEUR (1980): Les critères biochimiques et l'espèce animale. – Mém. Soc. Zool. France, Paris, **40**: 99-150.
- PETERS, G. (1970): Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeichsen IV. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *L. v. viridis* (LAUR.) im mitteleuropäischen Flachland. – Veröff. Bez. Mus. Potsdam **21**: 49-119.
- ROHLF, F.J. (1990): NTSYS: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 1.60. – New York (Setauket).
- RYKENA, S. (1987): Egg incubation time and northern distribution boundary in green lizard species (*Lacerta s. str.*). – S. 339-342 in VAN GELDER, J.J., H. STRIJBOSCH & P.J.M. BERGERS: Proc. 4th Ord.Gen. Meet. SEH, Nijmegen 1987.
- (1991): Kreuzungsexperimente zur Prüfung der Artgrenzen im Genus *Lacerta* sensu stricto. – Mitt. Zool. Mus. Berlin **67**(1): 55-68.
- (1996): Experimental interspecific hybridization in the genus *Lacerta*. – Isr. J. Zool., Haifa **42**: 171-184.
- RYKENA, S., H.K. NETTMANN, & R. GÜNTHER (1996a): Westliche Smaragdeidechse, *Lacerta bilineata* DAUDIN, 1802. – S. 558-566 in GÜNTHER, R.: Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. – Jena (G. Fischer).
- (1996b): Smaragdeichse, *Lacerta viridis* LAURENTI, 1768. – S. 566-580 in GÜNTHER, R.: Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. – Jena (G. Fischer).
- SITES, J.W.(1995): Chromosomal speciation. – Evolution, Lawrence, Kansas, **49**(1): 218-222.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. – Hamburg (Parey). 207 S.

Eingangsdatum: 4. Juni 1996

Verfasser: Dipl.-Biol. TONI AMANN & Dr. ULRICH JOGER, Hessisches Landesmuseum, Friedensplatz 1, D-64283 Darmstadt; Dipl.-Biol. SILKE RYKENA & Dr. HANS-KONRAD NETTMANN, FB Biologie, Loebenstr. NW2, D-28334 Bremen; Dr. MICHAEL VEITH, Institut für Zoologie, Saarstr. 21, D-55122 Mainz.