

HERPETOZOA 1 (1/2): 23-29
Wien, 30. September 1988

Proteinelektrophoretische Untersuchungen zur Systematik der Gattungen *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis* und *Heliobolus* (Sauria: Lacertidae) aus Südwest-Afrika

Proteinelectrophoretic investigations on the systematics of the genera *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis*, and *Heliobolus* (Sauria: Lacertidae) from South-west Africa.

WERNER MAYER & HARTWIG BERGER-DELL'MOUR

KURZFASSUNG: 13 Arten der Gattungen *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis* und *Heliobolus* aus Namibia und zusätzlich *Pedioplanis burchelli* aus der Republik Südafrika wurden mittels Proteinelektrophorese hinsichtlich 14 genetischer Loci untersucht. *Pedioplanis* und *Meroles* erweisen sich als Schwesterngruppen, *Heliobolus* und *Aporosaura* stehen weiter abseits. Die beiden Subgenera von *Meroles* (*Meroles* s. str. und *Saurites*) lassen sich nicht voneinander abgrenzen. Die morphologischen Übereinstimmungen zwischen *Aporosaura* und *Saurites* werden als konvergente Anpassungen an ihren Lebensraum interpretiert.

ABSTRACT: 13 species of the genera *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis*, and *Heliobolus* from Namibia and additionally *Pedioplanis burchelli* from the Republic of South-Africa have been investigated proteinelectrophoretically concerning 14 genetic loci. *Pedioplanis* and *Meroles* turned out to be sister groups, *Heliobolus* and *Aporosaura* are standing further apart. The subgenera of *Meroles* (*Meroles* s. str. and *Saurites*) could not be parted distinctly. The morphological correspondence between *Aporosaura* and *Saurites* has been interpreted as convergent adaptations to their habitat.

KEYWORDS: Lacertidae, South-west Africa, systematics, electrophoretic comparisons of protein mobilities, genetic distances, *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis*, *Heliobolus*, *Saurites*

EINLEITUNG

Die Familie Lacertidae wird in Namibia von 19 anerkannten Arten repräsentiert: *Nucras* - 3 Arten (*N. intertexta*, *N. taeniolata*, *N. tessellata*), *Ichnotropis* - 3 Arten (*I. squamulosa*, *I. capensis*, *I. grandiceps*), *Aporosaura* - 1 Art (*A. anchietae*), *Meroles* - 6 Arten (*M. knoxii*, *M. suborbitalis*, *M. reticulatus*, *M. cuneirostris*, *M. micropholidonius*, *M. clenodactylus*), *Pedioplanis* - 5 Arten (*P. laticeps*, *P. undata*, *P. namaquensis*, *P. breviceps*, *P. lineoocellata*) und *Heliobolus* - 1 Art (*H. lugubris*). *P. undata* muß aber aufgrund neuester elektrophoretischer und morphologischer Ergebnisse als Komplex parapatrischer Arten und Unterarten

aufgefaßt werden (MAYER & BERGER-DELL'MOUR 1987). Die Form mit den bedeutendsten Unterschieden zu *P. undata* s. str. wird an anderer Stelle als Art beschrieben (BERGER-DELL'MOUR & MAYER 1988).

SCERBAK (1975) führte die drei letztgenannten Gattungen als *Meroles*, *Mesalina* bzw. *Lampreremias* und errichtete für sie die Unterfamilie Eremiinae. Eine kurze kritische Betrachtung dazu findet sich bei BÖHME (1981). Unter anderem weist BÖHME auf die enorme Ähnlichkeit von *Aporosaura* mit den drei Arten des Subgenus *Saurites* aus der Gattung *Meroles* hin, eine Gegebenheit, der das Konzept SCERBAKs nicht Rechnung trägt.

Es erscheint verfrüht, Spekulationen über die Berechtigung einer eigenen Unterfamilie Eremiinae anzustellen, dies vor allem hinsichtlich einer Abgrenzung gegenüber westpaläarktischen Arten des *Lacerta* s. l.-Komplexes. Werden die Betrachtungen jedoch auf Arten aus Namibia beschränkt, erscheint eine Zusammenfassung der Gattungen *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis* und *Heliobolus* gegenüber *Nucras* und *Ichnotropis* gut begründet. Wir haben uns daher in der vorliegenden Studie auf Arten aus diesen vier Genera beschränkt.

MATERIAL UND METHODEN

Für die Untersuchungen standen lebende Tiere aller namibischen Arten der Gattungen *Aporosaura*, *Meroles*, *Pedioplanis* und *Heliobolus* mit Ausnahme von *Pedioplanis laticeps* zur Verfügung. Statt dieser Art wurde eine kleine Serie der vermutlich nahe verwandten *P. burchelli* aus der Republik Südafrika in die Untersuchung einbezogen. Aus dem *P. undata* - Komplex wurde außer *P. undata* s. str. noch jene Form mit den bedeutendsten Unterschieden zu ihr unter dem vorläufigen Namen *P. "Mt. Husab"* in die vorliegende Untersuchung einbezogen (BERGER-DELL'MOUR & MAYER 1988). Die Fundorte der untersuchten Tiere sowie die Abkürzungen für die Arten sind in Tabelle 1 aufgelistet. Das Untersuchungsmaterial ist am Naturhistorischen Museum Wien bzw. am Staatsmuseum Windhoek acquirit.

Den Eidechsen wurden nach der Narkose mit Äther eine Skelettmuskelprobe, Herz, Leber und Blut entnommen. Die Proteinelektrophoresen wurden auf Stärkegel (Stärke 12 %, Brückenpuffer: Zitronensäure 0,052 Mol/l, Tris 0,137 Mol/l, pH = 7,0; Gelpuffer: 3 % Brückenpuffer) ausgeführt. Die Anfärbung der Nicht-Enzym-Proteine des Muskels erfolgte mit Amidoschwarz, die spezifi-

Proteinelektrophoretische Untersuchungen an Lacertiden

schen Anfärbungen der Enzymelektrophoresen wurden nach SHAW & PRA-SAD (1970) ausgeführt. Insgesamt wurden die Ergebnisse hinsichtlich 14 Proteinloci für alle untersuchten Individuen ausgewertet:

Lactatdehydrogenase-1 und -2 (LDH-1, -2), Malatdehydrogenase-1 (MDH-1), Glutamat-Oxalacetat-Transaminase (GOT), Kreatinphosphokinase (CPK), α -Glycerophosphat-dehydrogenase (α -GDH), Phosphoglucomutase-1 (PGM-1),

| Arten | Abkürzung | Fundort | Provinz/Staat |
|---------------------------|----------------|--|---|
| Genus <i>Pedioplanis</i> | | | |
| <i>P. burchelli</i> | <i>P. bur.</i> | Karoo-Park | Kap-Provinz/ R.S.A P. |
| <i>P. lineocellata</i> | <i>P. lin.</i> | Farm Saraus Maltahöhe | Bethanie/Namibia Maltahöhe/Namibia |
| <i>P. undata</i> s.str. | <i>P. und.</i> | Windhoek | Windhoek/Namibia |
| <i>P. "Mt. Husab"</i> | <i>P. hus.</i> | unterer Khanfluß | Swakopmund/Namibia |
| <i>P. namaquensis</i> | <i>P. nam.</i> | Khorixas Kalkrand | Damaraland/Namibia Rehoboth/Namibia |
| <i>P. breviceps</i> | <i>P. bre.</i> | Rössing Berge | Damaraland/Namibia |
| Genus <i>Heliobolus</i> | | | |
| <i>H. lugubris</i> | <i>H. lug.</i> | Windhoek Khorixas Gr. Waterberg | Windhoek/Namibia Damaraland/Namibia Otjiwarongo/Namibia |
| Genus <i>Meroles</i> | | | |
| <i>M. cuneirostris</i> | <i>M. cun.</i> | Koichab Oranjemund 25km N Lüderitz | Lüderitz/Namibia Lüderitz/Namibia Lüderitz/Namibia |
| <i>M. micropholidotus</i> | <i>M. mic.</i> | 25km N Lüderitz | Lüderitz/Namibia |
| <i>M. tienodactylus</i> | <i>M. tie.</i> | Oranjemund | Lüderitz/Namibia |
| <i>M. knoxii</i> | <i>M. kno.</i> | Lüderitz Oranjemund | Lüderitz/Namibia Lüderitz/Namibia |
| <i>M. suborbitalis</i> | <i>M. sub.</i> | Aus | Lüderitz/Namibia |
| <i>M. reticulatus</i> | <i>M. ret.</i> | Kunenemund Möwebay Swakopmund | Kaokoveld/Namibia Kaokoveld/Namibia Swakopmund/Namibia |
| Genus <i>Aporosaura</i> | | | |
| <i>A. anchietae</i> | <i>A. anc.</i> | Kunenemund Koichab | Kaokoveld/Namibia Lüderitz/Namibia |

Tab. 1: Fundorte der untersuchten Eidechsen und für die Artnamen verwendete Abkürzungen.

Table 1: Localities of the lizards investigated and abbreviations used for the species names.

Isozitrathydrogenase-1 und -2 (IDH-1, -2), Alkoholdehydrogenase (ADH), Glucosephosphatisomerase (GPI), Esterase-1 (EST-1), Hämoglobin (HG) und Muskelprotein-E (MP-E).

ERGEBNISSE

Genetische Polymorphismen an den einzelnen untersuchten Genloci haben zwar enorme Bedeutung bei der Untersuchung auf Artniveau oder bei Zwilingsarten, ihre Berücksichtigung bei interspezifischen und vor allem intergenerischen Betrachtungen hingegen ist nicht nur nutzlos, sondern kann sogar die tatsächlichen Gegebenheiten verschleiern, da die Genfrequenzen an einem Locus nicht für die Gesamtheit einer Art, sondern immer nur für eine Population angegeben werden können. Wir haben aus diesem Grunde bei vorgefundenen Polymorphismen nur die häufigste Elektromorphe angegeben und für die Berechnungen herangezogen. In Tabelle 2 sind diese Elektromorphen für die einzelnen Arten, geordnet nach abnehmender elektrophoretischer Mobilität,

| Spec. | <i>P. bur.</i> | <i>P. lin.</i> | <i>P. und.</i> | <i>P. hus.</i> | <i>P. nam.</i> | <i>P. bre.</i> | <i>H. lug.</i> | <i>M. cun.</i> | <i>M. mic.</i> | <i>M. cie.</i> | <i>M. kno.</i> | <i>M. sub.</i> | <i>M. ret.</i> | <i>A. anc.</i> |
|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Locus | | | | | | | | | | | | | | |
| LDH-1 | E | H | A | C | B | D | G | F | F | F | F | F | F | F |
| LDH-2 | A | A | A | A | A | A | A | B | B | C | B | B | B | B |
| MDH-1 | B | B | B | B | B | B | B | A | A | A | A | A | A | A |
| GOT | F | D | C | C | G | F | B | C | C | G | C | E | H | A |
| α -GDH | B | B | B | B | A | A | C | B | B | B | B | B | A | C |
| CPK | B | B | B | B | B | B | A | B | B | B | B | B | B | A |
| IDH-1 | A | D | D | D | F | D | F | E | E | E | E | E | C | B |
| IDH-2 | B | B | B | B | C | B | C | B | B | B | B | B | B | A |
| PGM-1 | B | B | B | B | B | B | A | B | B | C | C | C | B | B |
| ADH | B | D | C | C | A | B | C | A | A | A | D | A | A | E |
| HG | A | A | A | A | A | A | B | A | A | A | A | A | A | A |
| EST-1 | D | B | B | B | A | B | D | B | B | B | B | B | C | D |
| MP-E | A | B | B | B | B | B | C | C | C | C | C | B | C | D |
| GPI | B | B | B | B | B | B | C | B | B | B | B | B | B | A |

Tab. 2: Elektromorphen der untersuchten Proteine, geordnet nach abnehmender anodischer elektrophoretischer Mobilität. Abkürzungen siehe Tab. 1.

Table 2: Electromorphs of proteins investigated, listed according to their decreasing anodic electrophoretic mobility. For abbreviations see table 1.

Proteinelektrophoretische Untersuchungen an Lacertiden

aufgeführt. Tabelle 3 zeigt die genetischen Identitäten (n Loci von 14 Loci) und die daraus nach NEI (1971) errechneten genetischen Distanzen.

| Spec. | P. bur. | P. lin. | P. und. | P. hus. | P. nam. | P. bre. | H. lug. | M. cun. | M. mic. | M. cte. | M. kno. | M. sub. | M. ret. | A. anc. |
|-------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| anc. | 154 | 154 | 195 | 195 | 195 | 195 | 195 | 103 | 103 | 154 | 125 | 125 | 103 | |
| ret. | 103 | 103 | 103 | 103 | 85 | 85 | ! | 34 | 34 | 56 | 56 | 56 | | 5 |
| sub. | 103 | 69 | 69 | 69 | 103 | 85 | 264 | 24 | 24 | 24 | 24 | | 8 | 4 |
| kno. | 103 | 69 | 69 | 69 | 154 | 103 | ! | 15 | 15 | 24 | | 11 | 8 | 4 |
| cte. | 103 | 85 | 85 | 85 | 103 | 103 | ! | 24 | 24 | | 11 | 11 | 8 | 3 |
| mic. | 85 | 69 | 56 | 56 | 103 | 85 | ! | 0 | | 11 | 12 | 11 | 10 | 5 |
| cun. | 85 | 69 | 56 | 56 | 103 | 85 | ! | | 14 | 11 | 12 | 11 | 10 | 5 |
| lug. | 154 | 154 | 125 | 125 | 103 | 154 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 |
| bre. | 56 | 34 | 34 | 34 | 56 | | 3 | 6 | 6 | 5 | 5 | 6 | 6 | 2 |
| nam. | 85 | 69 | 69 | 69 | | 8 | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 | 5 | 6 | 2 |
| hus. | 56 | 24 | 7 | | 7 | 10 | 4 | 8 | 8 | 6 | 7 | 7 | 5 | 2 |
| und. | 56 | 24 | | 13 | 7 | 10 | 4 | 8 | 8 | 6 | 7 | 7 | 5 | 2 |
| lin. | 56 | | 11 | 11 | 7 | 10 | 3 | 7 | 7 | 6 | 7 | 7 | 5 | 3 |
| bur. | | 8 | 8 | 8 | 6 | 8 | 3 | 6 | 6 | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 |

Tab. 3: Genetische Distanzen (NEI 1971) multipliziert mit dem Faktor 100 (oberhalb der Diagonale) und Anzahl der elektrophoretisch identischen Proteine (unterhalb der Diagonale). ! = Genetische Distanz nicht ermittelbar (Identität = 0). Abkürzungen siehe Tabelle 1.

Table 3: Genetic distances (NEI 1971) multiplied by the factor 100 (above diagonal) and number of electrophoretically identic proteins (below diagonal). ! = Genetic distance not ascertainable (identity = 0). For abbreviations see table 1.

DISKUSSION

Die Gattung *Meroles* stellt nach den proteinelektrophoretischen Ergebnissen ein Bündel eng verwandter Arten dar; die beiden Untergattungen *Meroles* s. str. und *Saurites* lassen sich nach diesen Daten nicht voneinander abgrenzen. Vielmehr ist es *M. reticulatus*, der sich von den anderen Arten seiner Gattung etwas abhebt. *M. cuneirostris* und *M. micropholidotus* sind aufs engste miteinander verwandt, sie sind in keinem der 14 untersuchten Proteine elektrophoretisch unterscheidbar. Dieser Befund steht im Einklang mit der großen morphologischen Übereinstimmung der beiden Arten, die zudem offenbar sehr ähnliche ökologische Ansprüche stellen; am von uns besuchten Fundort von *M. micropholidotus* leben beide Arten aufs engste zusammen.

In der Gattung *Pedioplanis* sind es *P. burchelli* und *P. namaquensis*, die sich am stärksten von den restlichen Arten absetzen. Das nächstverwandte Artenpaar in dieser Gattung ist *P. undata* s. str. und *P. "Mt. Husab"* mit einem einzigen

Unterschied im Rahmen der 14 für diese Studie untersuchten Genloci. Diese Ähnlichkeit steht ebenfalls im Einklang mit dem hohen Grad an morphologischen und ökologischen Übereinstimmungen.

H. P. P. P. P. P. P. M. M. M. M. M. A.
lug. nam. hus. und. lyn. bre. bur. cun. cte. kno. sub. rel. anc.
 &mic.

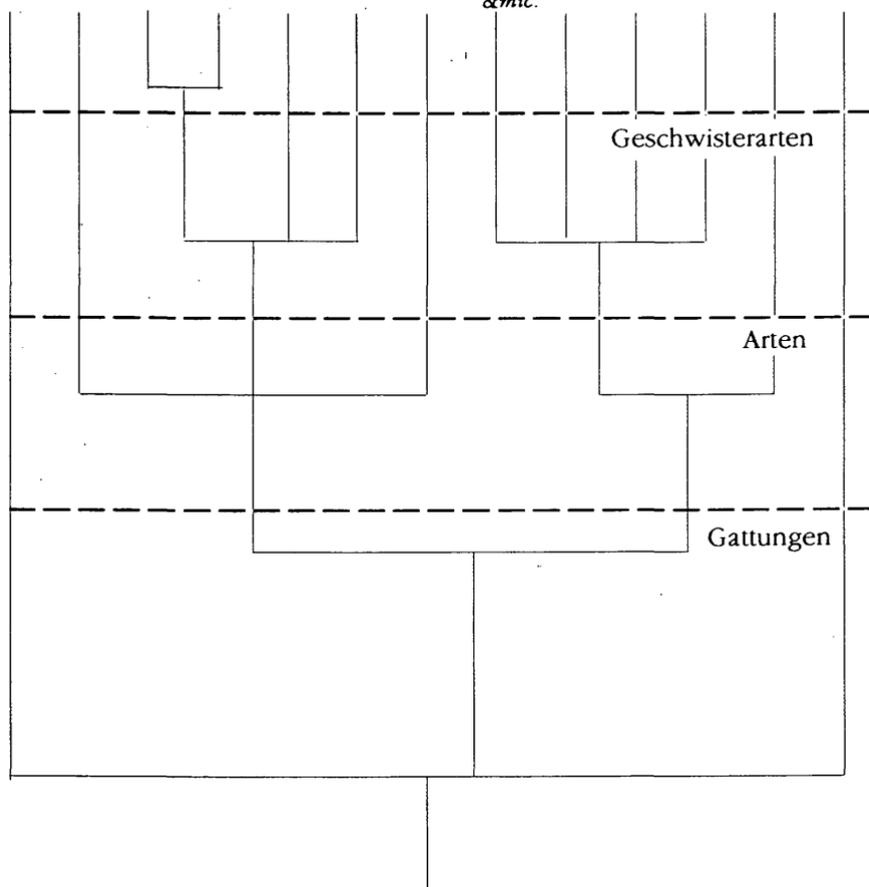


Abb. 1: Dendrogramm der untersuchten Arten entsprechend den elektrophoretischen Ergebnissen (schematisch).

Fig. 1: Dendrogram of the species investigated according to the electrophoretic results (schematic).

Die Proteinmerkmale bestätigen vollständig das gegebene Gattungskonzept. Jedoch erwiesen sich überraschenderweise *Meroles* und *Pedioplanis* als Schwesterngruppen; anhand der morphologischen Gegebenheiten wären eher *Meroles* und *Aporosaura* sowie *Pedioplanis* und *Heliobolus* als nächstverwandte Gattungen zu erwarten gewesen. Zwischen *Heliobolus* und *Pedioplanis* sowie zwischen *Aporosaura* und *Meroles* haben sich nur geringfügige Ähnlichkeiten (3 bis 5 Proteine = 20 bis 35 % elektrophoretisch identisch) ergeben. Aufgrund der wesentlich größeren Übereinstimmungen von *Pedioplanis* und *Meroles* müssen wir eine bedeutend frühere Abtrennung von *Heliobolus* und *Aporosaura* von der gemeinsam zu jenen Gattungen führenden Entwicklungslinie annehmen. Die morphologischen Gemeinsamkeiten von *Aporosaura* mit den Arten des Subgenus *Saurites* der Gattung *Meroles* stellen somit wohl voneinander unabhängige Anpassungen an den Lebensraum (lockerer Sand) dar.

Das Dendrogramm (Abb. 1) gibt phylogenetische Beziehungen wieder, wie sie sich aus den proteinelektrophoretischen Ergebnissen ableiten lassen.

DANKSAGUNG: Die Arbeit wurde vom Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekt-Nr. 6096, finanziell unterstützt.

LITERATUR

BERGER-DELL'MOUR, H. & MAYER, W. (1988): Parapatric existence of two species of the *Pedioplanis undata* group (Reptilia, Sauria, Lacertidae) in the Central Namib Desert (South West Africa) with description of the new species *Pedioplanis husabensis*. - Herpetozoa (im Druck).

BÖHME, W. (1981): *Eremias* - Wüstenrenner, In: BÖHME, W. (Ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas; Vol. 1, Echsen I.; Wiesbaden (Akad. Verl. Ges.).

MAYER, W. & BERGER-DELL'MOUR, H. (1987): The *Pedioplanis undata* complex (Sauria, Lacertidae) in Namibia. A system of parapatric species and subspecies. - Proc. fourth Ord. Meeting SEH, Nijmegen; pp. 275-278.

NEI, M. (1971): Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. - Amer. Naturalist; 105: 385-398.

SCERBAK, N. N. (1975): Katalog afrikanskij jascurok; Kiew (Akad. Nauka).

SHAW, C. & PRASAD, R. (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes - A compilation of recipes. - Biochem. Genet.; 4: 297-300.

EINGANGSDATUM: 2. Februar 1988

AUTOREN: Dr. Werner MAYER, Naturhistorisches Museum Wien, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich. Dr. Hartwig BERGER-DELL'MOUR, Staatsmuseum Windhoek, Namibia.