

**Beiträge zur taxonomischen Revision  
der Gattung *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae)  
Teil 1: *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon* und *Teira*  
als eigenständige Gattungen**

WERNER MAYER & WOLFGANG BISCHOFF

Mit 2 Abbildungen

Abstract

*Contributions to the taxonomic revision of the genus Lacerta (Reptilia: Lacertidae). Part 1: Zootoca, Omanosaura, Timon, and Teira as full genera.*

According to their phylogenetic relationships, the subgenera *Zootoca*, *Omanosaura*, and *Timon* are excluded from the genus *Lacerta*, and *Teira* is excluded from the genus *Podarcis*. On the basis of their morphological and karyological peculiarities, they are defined as full genera.

Key words: Lacertidae: Taxonomy; *Lacerta*, *Podarcis*, *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon*, *Teira*.

Zusammenfassung

Aus der Gattung *Lacerta* s.l. werden die Untergattungen *Zootoca*, *Omanosaura* und *Timon* sowie aus der Gattung *Podarcis* die Untergattung *Teira* aufgrund ihrer phylogenetischen Beziehungen ausgegliedert und anhand ihrer morphologischen und karyologischen Besonderheiten als eigenständige Gattungen definiert.

Schlagwörter: Lacertidae: Taxonomie; *Lacerta*, *Podarcis*, *Zootoca*, *Omanosaura*, *Timon*, *Teira*.

## Einleitung

Die Gattung *Lacerta* geht auf das von BOULENGER (1916 und 1920) entwickelte Gattungskonzept einer auf adaptiven Merkmalen begründeten Sammelgruppe zurück. Zwar wurden in jüngerer Zeit die Mauereidechsen (als Gattung *Podarcis*) und die Kanareneidechsen (als Gattung *Gallotia*) (ARNOLD 1973), die afrikanischen Arten *L. echinata* (zu *Gastropholis*), *L. jacksoni* (zu *Adolfus*), *L. australis* und *L. rupicola* (als Gattung *Australolacerta*) (ARNOLD 1989a, b) ausgegliedert sowie *L. dugesii* und *L. perspicillata* als Untergattung *Teira* zu *Podarcis* gestellt (RICHTER 1980), doch ist das verbleibende Resttaxon *Lacerta* offensichtlich nach wie vor keineswegs eine holophyletische Gruppe im Sinne ASHLOCKS (1971).

Ziel unserer Arbeit ist, in Würdigung dieser unbefriedigenden Situation, für einige klar abgrenzbare Taxa (z. Zt. Subgenera) die notwendigen Konsequenzen im Sinne einer taxonomischen Anhebung zu ziehen. Im folgenden Abschnitt werden die bislang publizierten Befunde im Lichte eigener, neuer molekular-genetischer Daten diskutiert.

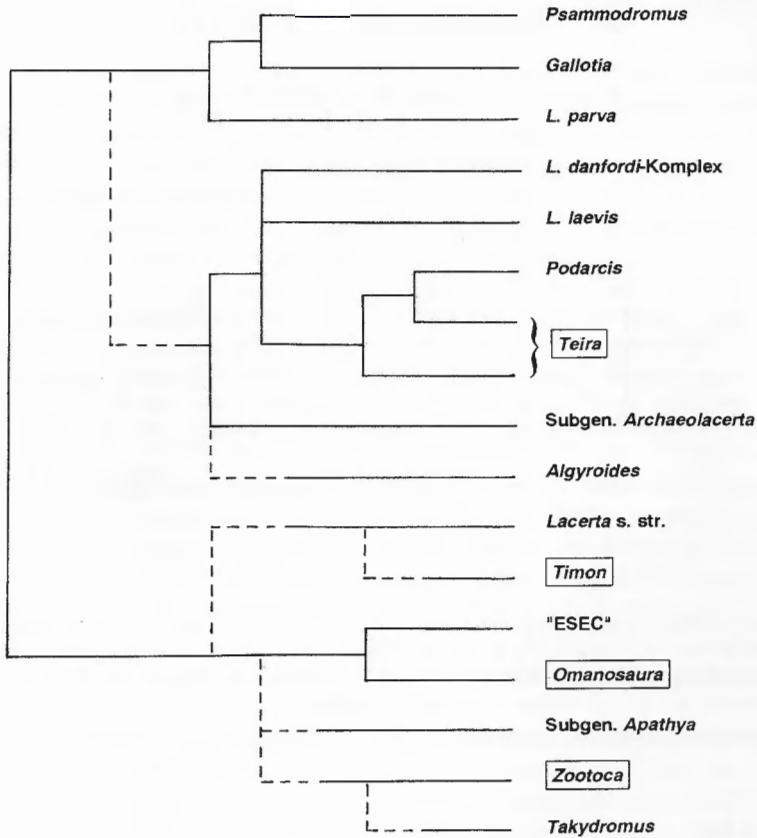


Abb. 1. Vermutliche Verwandtschaftsbeziehungen der Lacertidae aufgrund von hauptsächlich morphologischen Merkmalen (aus ARNOLD 1989b, verändert).

„ESEC“ „Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade“ sensu ARNOLD (1989b); beinhaltet die Gattungen der „Afrikanischen Linie“ sensu MAYER & BENYR (1994) sowie *Eremias*, *Mesalina* und *Ophisops*.

Putative relationships of the Lacertidae based mainly on morphological features (from ARNOLD 1989b, modified).

„ESEC“ „Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade“ sensu ARNOLD (1989b) including the genera of the „Afrikanische Linie“ sensu MAYER & BENYR (1994) as well as *Eremias*, *Mesalina*, and *Ophisops*.

## Ergebnisse und Diskussion

Erste allozym-elektrophoretische Untersuchungen (MAYER & TIEDEMANN 1982) wiesen schon darauf hin, daß viele Arten von *Lacerta* mit *Podarcis* näher verwandt sind als mit den Smaragdeidechsen des typischen Subgenus *Lacerta*

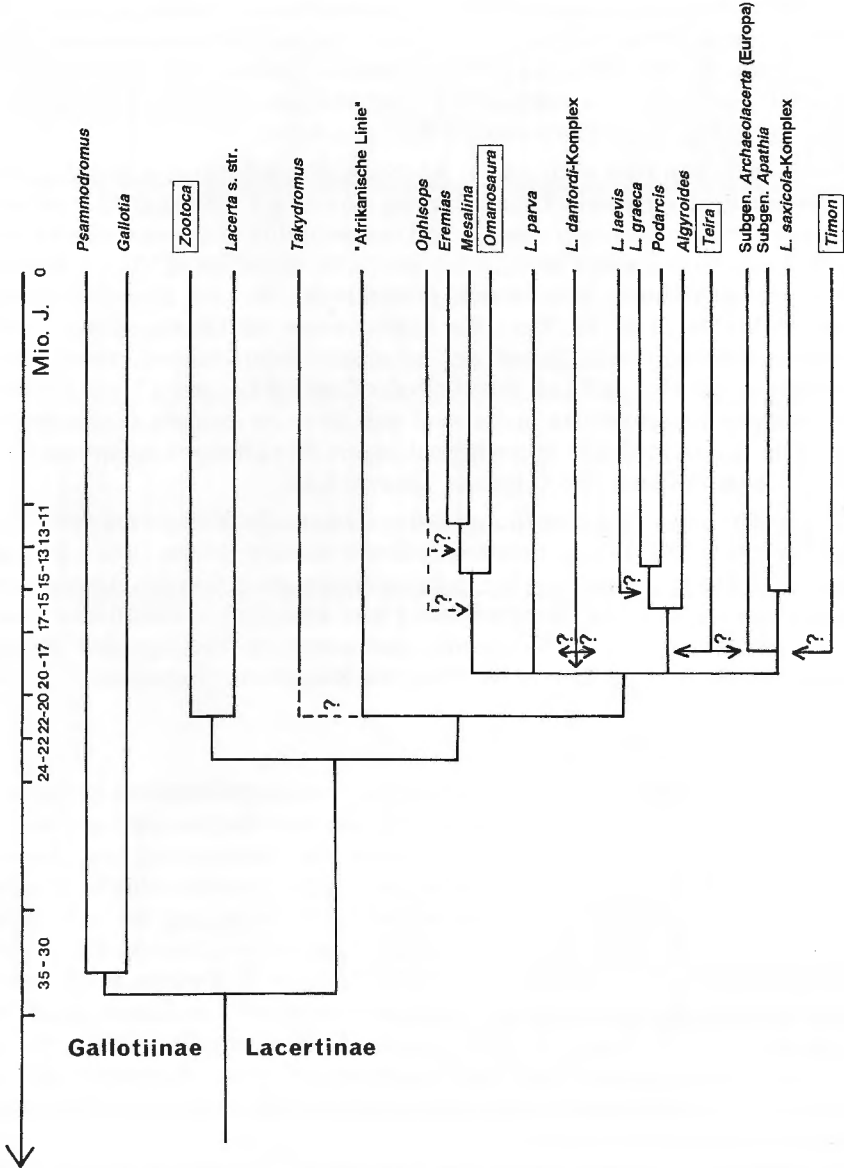


Abb. 2. Stammbaum der Lacertidae anhand der Verwandtschaft ihrer Serum-Albumine (aus MAYER & BENYR 1994, verändert).

Phylogenetic tree of the Lacertidae from the relationships of their serum albumins (from MAYER & BENYR 1994, modified).

s.str. Daher wollten MAYER & TIEDEMANN (l.c.) und LUTZ & MAYER (1985) *Podarcis* lieber weiterhin als Untergattung von *Lacerta* gewertet wissen. Im Gegensatz dazu empfahlen LANZA et al. (1977) sowie GUILLAUME & LANZA (1982) zusätzlich auch *Archaeolacerta* bzw. *Archaeolacerta* und *Zootoca* von *Lacerta* abzutrennen, jedoch leider, ohne deren Umfang zu definieren. BÖHME (1984) diskutiert diese kontroversen Auffassungen und kommt zu dem Schluß, man möge nicht vorschnell und anhand nur einzelner Merkmale taxonomische Veränderungen vollziehen. Er selbst behandelt *Podarcis* als eigene Gattung und stellt innerhalb von *Lacerta* die Untergattungen *Lacerta* s.str. und *Timon* einem hierarchisch undifferenzierten Rest gegenüber.

Nunmehr liegen zwei umfassende Analysen der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Familie Lacertidae vor: ARNOLD (1989b) stellt eine erste EDV-gestützte Analyse (parsimony- und compatibility-Analysen) von 84 überwiegend morphologischen Merkmalen vor (Abb. 1), während MAYER & BENYR (1994) einen Albumin-Stammbaum präsentieren, der auf immunologischen Analysen beruht (Abb. 2). Trotz der kontroversen Auffassungen hinsichtlich der Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Artengruppen, zeigen beide Untersuchungen klar, daß sich innerhalb der Gattung *Lacerta* s.l. gut definierte Artengruppen unterscheiden lassen und daß diese zu anderen Gattungen und zwar nicht nur zu *Podarcis* überwiegend engere Beziehungen aufweisen als zu den Smaragdeidechsen des Subgenus *Lacerta* s.str.

Wir sind zwar nicht der Meinung, daß systematische Kategorien ausschließlich über geschätzte Isolationszeiten definiert werden sollten (wie z.B. durch SIBLEY et al. 1988), doch liegen die Isolationszeiten zwischen den Artengruppen von *Lacerta* s.l. in einer Größenordnung von etwa 15 - 20 Millionen Jahren (MAYER & BENYR l.c.; Abb. 2) und sind somit im vorliegenden Fall ein zusätzliches Argument für eine Wertung im Range von Gattungen.

## Taxonomische Konsequenzen

Da manche Artengruppen von *Lacerta* s.l. derzeit systematisch überarbeitet werden beziehungsweise ihre Bearbeitung für die nächste Zeit geplant ist, wollen wir uns vorläufig auf die taxonomische Aufwertung von *Zootoca*, *Omanosaura* und *Timon* beschränken, die erstens holophyletische Gruppen repräsentieren, deren Umfang zweitens klar umrissen ist, und die sich drittens in mehreren Merkmalen von den übrigen Gruppen von *Lacerta* s.l. deutlich absetzen. Das hat zwar zur Folge, daß das vorläufig weiterbestehende Resttaxon *Lacerta* s.l. in phylogenetischer Hinsicht ebenso unbefriedigend bleibt wie bisher, doch soll im Sinne der Stabilität der Nomenklatur verhindert werden, daß einige Arten eventuell vorschnell einer neuen Gattung zugeordnet werden, dies aber im Lichte neuerer Erkenntnisse gegebenenfalls nach kurzer Zeit wieder revidiert werden müßte.

*Lacerta dugesii* und *L. perspicillata* wurden von RICHTER (1980) unter dem Namen *Teira* als Untergattung zu *Podarcis* gestellt. Die beiden Arten bilden gemeinsam mit *L. andreanskyi* nach heutigem Wissensstand eine holophyletische Gruppe. Ihre besondere Nähe zu den Mauereidechsen der Gattung *Podar-*

*cis* ist jedoch zweifelhaft (ARNOLD 1989b und MAYER & BENYR l.c.), weshalb ihre Stellung bei *Podarcis* auch nicht unwidersprochen geblieben ist (ARNOLD l.c. und OLMO et al. 1991). Als vorläufig viertes Taxon werten wir daher im folgenden auch *Teira* als Gattung.

Grundsätzlich bereitet es Schwierigkeiten, die hier zu Gattungen erhobenen Artengruppen, aber auch die vorerst weiterhin bei *Lacerta* verbleibenden Gruppierungen durch morphologisch-anatomisch nachvollziehbare Merkmale eindeutig diagnostisch voneinander abzugrenzen, worauf schon BÖHME (1984, 1986) hinwies. Vor allem deshalb hat sich die auf BOULENGER (1920) zurückgehende taxonomische Struktur von *Lacerta* s.l. weitgehend unverändert bis in unsere Tage erhalten. Tatsächlich auftretende gemeinsam abgeleitete Merkmale treten offensichtlich konvergent auch bei anderen Gruppen auf und sind somit für eine Diagnose wenig brauchbar. Erwähnt seien hier beispielhaft nur die Tendenz zur Ausbildung von Lidfenstern bei *Teira*, *Lacerta* (*Apathya*) *cappadocica* und bei *Ophisops* oder die Ausbildung des Kronenepithels am Hemipenis, zum Beispiel bei *Zootoca*, den meisten Gebirgseidechsen (Subgenus *Archaeolacerta*) und den kaukasischen Felseidechsen (*Apathya* s.l.). Nur durch eine kombinierte Darstellung verschiedener Merkmale ist deshalb in vielen Fällen eine eindeutige Gattungsdiagnose möglich. Auch anhand äußerlich nicht nachvollziehbarer beziehungsweise sichtbarer Merkmale lassen sich die Verwandtschaftsbeziehungen dagegen oft deutlich nachweisen.

### ***Zootoca* WAGLER, 1830 [Waldeidechsen]**

Species typica: *Lacerta vivipara* JACQUIN, 1787

Diagnose: Kleinwüchsig, ausnahmsweise bis 200 mm Gesamtlänge. Relativ kurzschwänzig und kurzbeinig. Schwanz kräftig, in seiner basalen Hälfte fast gleichdick bleibend. Hinterrand des Collare stark gesägt. Postorbitalia schon bei frischgeborenen/-geschlüpften Jungtieren mit den Postfrontalia verschmolzen. Zum Unterschied von den meisten bislang zu *Lacerta* s.l. gezählten Arten (ausgenommen *Omanosaura*) mit wohl entwickelter Hemipenis-Armatur und gefalteten Hemipenis-Loben (ARNOLD 1973).

Karyotyp: Besitzt im Unterschied zur überwiegenden Anzahl der Lacertidae nur 36 Chromosomenpaare (NF = 36) (OLMO et al. 1990). Unterscheidet sich mit Ausnahme der „*Lacerta*“-*bonnali*-Gruppe von allen bislang untersuchten Lacertidae durch eine außergewöhnliche Heterogametrie bei den Weibchen: Geschlechtschromosomensystem Z1Z2W (SALVIDIO et al. 1990; ODIERNA et al. 1995).

Verbreitung: Nördlichste Verbreitung aller Lacertidae, vielfach auch nördlich des Polarkreises. Von Kantabrien und Irland im Westen, bis zu den Inseln Sachalin und Hokkaido im Osten. Südwärts bis zur Po-Ebene, Albanien und Nord-China.

Nächstverwandte Taxa: Nach ARNOLD (1989b) die Gattung *Takydromus*, nach MAYER & BENYR (1994) die Smaragdeidechsen des Subgenus *Lacerta* s.str. Die karyologischen Ähnlichkeiten mit westmediterranen Gebirgseidechsen

insbesondere der „*Lacerta*“-*bonnali*-Gruppe (ODIERNA et al. 1995) sind mit aller Wahrscheinlichkeit das Ergebnis einer konvergenten Entwicklung, denn nichts deutet sonst auf engere Beziehungen zwischen beiden Gruppen hin (vgl. Abb. 1 und 2).

Arten: *Zootoca vivipara* (JACQUIN, 1787).

### ***Omanosaura* LUTZ, BISCHOFF & MAYER, 1986 [Omaneidechsen]**

Species typica: *Lacerta jayakari* BOULENGER, 1887

Diagnose: Kleinwüchsig bis groß, bis 600 mm Gesamtlänge. Im Unterschied zu allen anderen paläarktischen Lacertiden stoßen die dem ersten Supratemporale folgenden Schilder stets mit abgeschrägten Rändern aufeinander und befindet sich auf der Innenseite des Unterarms eine zusätzliche Reihe von vergrößerten Schildern. Temporalbeschuppung granulär, ohne Massetericum und mit sehr kleinem Tympanicum. Frontale an seiner Vorderseite zweifach eingebuchtet, die Supratemporalia liegen auf der Parietalplatte. Collare sehr schmal, mit glattem Hinterrand. Caudalia stark gekielt. Deutliche Hautfalten beiderseits des Halses. Hemipenis-Armatur stark entwickelt, Loben stark gefaltet.

Karyotyp:  $2n = 38$ ,  $NF = 38$  (FRITZ et al. 1991).

Verbreitung: Ausschließlich im Oman-Gebirge im Osten der Arabischen Halbinsel (Oman und Vereinigte Arabische Emirate).

Nächstverwandte Taxa: Nach ARNOLD (1989b) Schwestergruppe seines „Ethiopian and advanced Saharo-Eurasian clade“ (= *Eremias*, *Mesalina*, *Ophisops*, *Acanthodactylus* und alle rein afrikanischen Gattungen), nach MAYER & BENYR (1994) die übrigen Gattungen ihrer *Eremias*-Gruppe (= *Eremias*, *Mesalina* und *Ophisops*).

Arten: *Omanosaura jayakari* (BOULENGER, 1887) und *Omanosaura cyanura* (ARNOLD, 1972).

### ***Timon* TSCHUDI, 1836 [Perleidechsen]**

Species typica: *Lacerta lepida* DAUDIN, 1802

Diagnose: Große bis sehr große Eidechsen. Gesamtlänge maximal bis 800 mm. Occipitale groß bis sehr groß. Massetericum fast nie erkennbar. Collare breit mit gesägtem Hinterrand. Große blaue bis blaugraue Ozellen in einer oder mehreren Reihen an den Flanken. Pterygoidbezahnung immer deutlich. Temporalbeschuppen verknöchert.

Karyotyp: Als Synapomorphie der Gattung ein metazentrisches Chromosomenpaar;  $2n = 36$ ,  $NF = 38$  (RYKENA & NETTMANN 1986, OLMO et al. 1990).

Verbreitung: Disjunkte Verbreitung in Nordwest-Afrika und Südwest-Europa einerseits und in der Südost-Türkei und im Südwest-Iran andererseits.

Nächstverwandte Taxa: Nach ARNOLD (1989b) die Smaragdeidechsen (*Lacerta* s.str.), nach OLMO et al. (1991) die Smaragdeidechsen und die „*Archaeolacerta*“.

tae“, nach MAYER & BENYR (1994) unsicher, keineswegs jedoch die Smaragdeidechsen, engere Beziehungen zu den „Archaeolacertae“ werden vermutet.

Arten: *Timon lepidus* (DAUDIN, 1802) [der Name *Timon* ist männlich, weshalb sich in diesem Fall auch die Endung des Artnamens ändern muß], *Timon pater* (LATASTE, 1880) und *Timon princeps* (BLANFORD, 1874).

### ***Teira* GRAY, 1838 [Maghreb-Eidechsen]**

Species typica: *Lacerta dugesii* MILNE-EDWARDS, 1829

Diagnose: Kleinwüchsig bis mittelgroß, bis 235 mm Gesamtlänge. Temporalbeschildeung klein bis granulär, Massetericum meist fehlend. Collare schmal mit glattem Hinterrand. Das Parietale erreicht den Rand des Postorbital-Knochens. Deutliche Tendenz zur Vergrößerung der zentralen Schuppen im unteren Augenlid, bis hin zur Ausprägung von transparenten Fenstern. Seitenarme der Interclavicula nach hinten gerichtet.

Karyotyp:  $2n = 38$ ,  $NF = 38$  (OLMO et al. 1990, VOLOBOUEV et al. 1990).

Verbreitung: Mediterrane Gebiete Nordwest-Afrikas (einschließlich Hochgebirgsregionen im Hohen Atlas), Madeira-Archipel und Selvagens-Inseln (eingeschleppt: Azoren, Hafen von Lissabon und Menorca).

Nächstverwandte Taxa: Nach ARNOLD (1989b) die Gattung *Podarcis*, nach OLMO et al. (1991) eine Gruppe mit „*Lacerta*“ *graeca*, *Algyroides* und *Podarcis*, nach MAYER & BENYR (1994) aufgrund widersprüchlicher Befunde schwer einzustufen: entweder *Podarcis*, *Algyroides* und Verwandte oder die Gruppe der europäischen „Archaeolacertae“.

Arten: *Teira dugesii* (MILNE-EDWARDS, 1829), *Teira perspicillata* (DUMÉRIL & BIBRON, 1839) und *Teira andreanskyi* (WERNER, 1929).

#### Danksagung

Den Herren Prof. Dr. WOLFGANG BÖHME, Bonn und Dr. KLAUS HENLE, Leipzig danken wir für wertvolle Anregungen und Hinweise.

#### Schriften

ARNOLD, E.N. (1973): Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia, Lacertidae). – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), London, **25**(8): 289-366.

(1989a): Systematics and adaptive radiation of Equatorial African lizards assigned to the genera *Adolfus*, *Bedriagaia*, *Gastropholis*, *Holaspis* and *Lacerta* (Reptilia: Lacertidae). – J. Natur. Hist., London, **23**: 525-555.

(1989b): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), London, **55**(2): 209-257.

ASHLOCK, P.D. (1971): Monophyly and associated terms. – Syst. Zool., Baltimore, **20**: 63-69.

BÖHME, W. (1984): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 2/I, Echsen II (*Lacerta*). – Wiesbaden (Aula), 416 S.

- (1986): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 2/II, Echsen III (*Podarcis*). – Wiesbaden (Aula), 434 S.
- BOULENGER, G.A. (1916): On the lizards allied to *Lacerta muralis*, with an account of *Lacerta agilis* and *L. parva*. – Transact. Zool. Soc. London, **XXI**(1): 1-105.
- (1920): Monograph of Lacertidae. Vol 1. – London (Brit. Mus.), X + 352 pp.
- FRITZ, B., W. BISCHOFF & J.-P. FRITZ (1991): Karyologische Untersuchungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* BOULENGER, 1887. – Bonn. zool. Beitr., **42**(1): 67-73.
- GUILLAUME, C.-P. & B. LANZA (1982): Comparaison électrophorétique de quelques espèces de Lacertidés Méditerranéens, genera *Podarcis* et „*Archaeolacerta*“. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **3**: 361-375.
- LANZA, B., J.M. CEI & E.G. CRESPO (1977): Immunological investigations on the taxonomic status of some Mediterranean lizards (Reptilia, Lacertidae). – Monit. Zool. Ital., N.S., Firenze, **11**: 211-221.
- LUTZ, D. & W. MAYER (1985): Albumin evolution and its phylogenetic and taxonomic implications in several lacertid lizards. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **6**: 53-61.
- MAYER, W. & G. BENYR (1994): Albumin-Evolution und Phylognese in der Familie Lacertidae (Reptilia: Sauria). – Ann. Naturhist. Mus., Wien, **96B**: 621-648.
- MAYER, W. & F. TIEDEMANN (1982): Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Lacertidae, Sauria) by means of protein electrophoresis. – Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **2**: 349-355.
- ODIERNA, G., G. APREA, O. ARRIBAS, T. CAPRIGLIONE, V. CAPUTO & E. OLMO (i.Dr.): The karyology of the Iberian rock lizards. – Herpetologica, Johnson City.
- OLMO, E., G. ODIERNA, T. CAPRIGLIONE & V. CAPUTO (1991): A karyological approach to the systematics of Lacertidae (Reptilia, Sauria). – Rev. Esp. Herp., Salamanca, **6**: 81-90.
- OLMO, E., G. ODIERNA, T. CAPRIGLIONE & A. CARDONE (1990): DNA and chromosome evolution in lacertid lizards. – Pp. 181-204 in: OLMO, E. (ed.): Cytogenetics of Amphibians and Reptiles. – Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser).
- RICHTER, K. (1980): *Lacerta dugesii* MILNE-EDWARDS, 1829 und *Lacerta perspicillata* DUMÉRIL ET BIBRON, 1839 gehören zur Gattung *Podarcis* (Reptilia, Lacertidae). – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden, **6**: 1-9.
- RYKENA, S. & H.-K. NETTMANN (1986): The karyotype of *Lacerta princeps kurdistanica* and its meaning in phylogeny. – Pp. 193-196 in: ROČEK, Z. (ed.): Studies in Herpetology, Prague (Charles University).
- SALVIDIO, S., G. PASTEUR, B. HEULIN, W. BÖHME, L. KUPRIYANOVA & C. GUILLAUME (1990): Natural selection and geographical variation in a known sex-linked gene of the Common Lizard in Europe. Implications for chromosomal evolution. – Heredity, London, **64**: 131-138.
- SIBLEY, C., J. AHLQUIST & B. MONROE (1990): A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. – The Auk, Washington, **105**: 409-423.
- VOLOBOUEV, V., G. PASTEUR, J. BONIS, C.-P. GUILLAUME & B. DUTRILLAUX (1990): Sex-chromosome evolution in reptiles: divergence between two lizards long regarded as sister species, *Lacerta vivipara* and *Lacerta andreanskyi*. Genetica, Dordrecht, **83**: 85-91.

Eingangsdatum: 28. September 1995

Verfasser: Dr. WERNER MAYER, Naturhistorisches Museum Wien, 1. Zoologische Abteilung, Chemo-systematische Untersuchungsstelle, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich; WOLFGANG BISCHOFF, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.