

Artbildung auf Inseln: Theorie zur Evolution der Eidechsen der Gattung *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae) anhand albumin-immunologischer Analysen und geologischer Daten zur Entstehungsgeschichte des Kanarischen Archipels

Speciation on Islands: Theory about the Evolution of the Lizards of the Genus *Gallotia* (Reptilia: Lacertidae) on the Basis of Albumin-immunological Analyses and Geological Data about the Genesis of the Canary Archipelago

WERNER MAYER und WOLFGANG BISCHOFF

Mit 2 Abbildungen im Text

Abstract. All recent members of the genus *Gallotia* from the seven large isles of the Canary Archipelago have been investigated immunologically by means of micro-complement-fixation technique. Three species of genera living in NW-Africa were used as outgroup. From the evolutionary tree constructed from the results isolation times can be estimated and ways of colonization can be reconstructed. Various possibilities of insertion of the fossil species *G. goliath* in the evolutionary tree are discussed.

Key words: Speciation in islands; Lacertidae, *Gallotia*; Canary Archipelago; albumin-immunological analysis.

Einleitung

Auf den Kanarischen Inseln leben rezent Angehörige von 3 Reptilien-Familien: nämlich den Gekkonidae (Gattung *Tarentola*), Lacertidae (Gattung *Gallotia*) und Scincidae (Gattung *Chalcides*). Arten der Gattungen *Tarentola* und *Gallotia* besiedeln gegenwärtig alle 7 großen Inseln sowie einen Großteil der kleineren Eilande und Inselfelsen. Die bei der Besiedelung etwas weniger erfolgreiche Gattung *Chalcides* fehlt auf einigen Inseln.

In der ca. 150 Jahre zurückreichenden Erforschung der systematischen Beziehungen der kanarischen Echsen wurden überwiegend morphologische, in den letzten Jahren auch einige biologische Merkmale als Entscheidungskriterien herangezogen (vgl. z. B. STEINDACHNER 1889, 1891, LEHR'S 1914, BÖTTGER & MÜLLER 1914, PETERS 1961, SALVADOR 1975, BÖHME & BISCHOFF 1976, BISCHOFF 1982, 1985a, CASTROVIEJO et al. 1985 und PASTEUR et al. 1988). In jüngster Zeit kamen auch biochemische Untersuchungsmethoden zum Einsatz. JOGER (1984a, b u. c) untersuchte die Albumine der Geckos der Gattung *Tarentola* immunologisch mittels der Präzipitationsmethode und gibt annähernde Isolationsalter auch für die kanarischen Arten an. Erste albuminimmunologische Ergebnisse für die Eidechsen der Gattung *Gallotia* wurden von LUTZ et al. (1986) im Rahmen der Bearbeitung anderer Lacertiden-Arten erzielt. Danach ergibt sich eine Trennung vom Rest der Lacertidae vor über 30 Mio Jahren. Damit wird die durch ARNOLD (1973) vorgenommene Abtrennung der Kanareneidechsen von *Lacerta* in einer eigenen Gattung *Gallotia* bestätigt. Diese lange Isolation kann darüber hinaus sogar ein Argument für die Aufstellung einer Unterfamilie Gallotiinae sein und damit den aufgrund der karyologischen Sonderstellung von *Gallotia* ($2n = 40$) geäußerten Ansichten von CANO et al. (1984) entgegenkommen.

Ziel dieser Arbeit ist es, anhand der durch Micro-Komplement-Fixierungstests ge-

wonnenen immunologischen Daten, unter Berücksichtigung bisher publizierter geologischer Befunde zur Entstehung des kanarischen Archipels, eine Rekonstruktion der Evolutionsgeschichte der Gattung *Gallotia* vorzunehmen, wobei nach Möglichkeit auch die ausgestorbenen Arten mitdiskutiert werden.

Vorbemerkungen

Die Gattung *Gallotia* ist auf den Kanarischen Inseln endemisch. In der näheren Umgebung dieses Archipels, in NW-Afrika leben heute Arten der Gattungen *Lacerta* s. l., *Mesalina*, *Acanthodactylus*, *Podarcis* und *Psammodromus*. In der letztgenannten Gattung haben wir vermutlich die Schwestergruppe von *Gallotia* zu suchen (LUTZ et al. 1986, ARNOLD 1989), doch liegt nach immunologischen Befunden die Trennung zwischen ihnen auch etwa 30–35 Mio Jahre zurück. Auf den nördlich der Kanaren liegenden kleinen Ilhas Selvagens lebt rezent eine Unterart von *Podarcis dugesii*; ihre Besiedelung durch diese Art vermuten wir im Quartär (BISCHOFF et al. 1989).

Die rezente Verbreitung der *Gallotia*-Arten und ihrer Unterarten stellt sich nach BISCHOFF (1985 b, c u. d) wie folgt dar (Kleinstinselpopulationen, denen teilweise Unterart rang zugemessen wird, sind für unsere Überlegungen belanglos und werden daher im folgenden nicht berücksichtigt):

Gallotia galloti: W-Kanaren außer Gran Canaria

G. g. galloti: Zentral- und S-Tenerife

G. g. eisentrauti: N-Tenerife

G. g. palmae: La Palma

G. g. gomerae: La Gomera

G. g. caesaris: El Hierro

Gallotia stehlini: Gran Canaria

Gallotia atlantica: Ostinseln; eine eingeschleppte Population lebt bei Arinaga auf Gran Canaria

G. a. atlantica: Lanzarote und Isletas

G. a. mahoratae: Fuerteventura und Lobos

Gallotia simonyi: El Hierro. Diese vom äußeren Roque del Salmor bei Hierro beschriebene Art (STEINDACHNER 1889) ist heute dort ausgestorben. Vor wenigen Jahren wurde auf Hierro selbst eine Population entdeckt (BÖHME & BINGS 1975, 1977), die neuerdings von LÓPEZ-JURADO (1989) wegen angeblicher Unterschiede zur Typenserie als eigene Unterart beschrieben wurde.

Auf allen kanarischen W-Inseln konnten fossile Reste von Rieseneidechsen nachgewiesen werden. Diese gehören 2 heute ausgestorbenen Arten (*Gallotia goliath* und *G. maxima*), wie auch den rezenten *G. simonyi* und *G. stehlini* an. Wir sind jedoch keineswegs davon überzeugt, daß die auf Tenerife gefundenen Knochenfragmente von *G. maxima* tatsächlich eine von *G. goliath* verschiedene Entwicklungslinie repräsentieren. Jedenfalls verteilen sich die Nachweise folgendermaßen auf die einzelnen Inseln:

Tenerife: *G. simonyi* (HUTTERER 1985), *G. goliath* (MERTENS 1942), *G. maxima* (BRAVO 1953)

La Palma: *G. goliath* (BRAVO 1953)

La Gomera: *G. simonyi* (HUTTERER 1985), *G. goliath* (HUTTERER 1985)

El Hierro: *G. simonyi* (hier noch rezentes Vorkommen), *G. goliath* (IZQUIERDO et al. 1989)

Gran Canaria: sehr großwüchsige *G. cf. stehlini* (LÓPEZ-JURADO 1985)

Alle diese Fossilfunde sind relativ jung, stammen wohl durchweg aus dem Quartär und sind somit für eine Rekonstruktion der Evolutionsgeschichte der Gattung nur von geringem Nutzen. Zu einem großen Teil wurden sie gemeinsam mit Ziegen- und Hausmausresten gefunden, mit Arten also, die erst mit dem Menschen vor frühestens 5000 Jahren auf die Inseln kamen. Oft entstammen sie den Abfallhaufen (Concheros) der Ureinwohner. Somit ist sicher, daß die großen Eidechsen bis in die jüngste Zeit hinein noch auf den Inseln lebten.

Material und Methode

Zwölf Lacertiden-Arten und Unterarten wurden immunologisch untersucht (Tab. 1). Für fünf von ihnen, *Podarcis erhardii naxensis*, *Lacerta vivipara*, *Acanthodactylus schreiberi syriacus*, *Gallotia galloti eisentrauti* und *G. stehlini*, lagen uns spezifische Albumin-Antisera (Kaninchen) vor. Die MCF-Tests wurden nach den Arbeitsvorschriften von CHAMPION et al. (1974) und ZWILLING (1977) durchgeführt. Tabelle 2 zeigt die Matrix der ermittelten immunologischen Distanzen. Es handelt sich dabei durchweg um Ergebnisse aus Doppelbestimmungen bzw. deren Mittelwerte. Um die individuellen Unterschiede der einzelnen Antiseren abzugleichen, wurde eine Skalierung der Werte nach der Methode von UZZELL (1982) durchgeführt. Die Justierung der Skalierungsfaktoren wurde so festgelegt, daß ihr Mittelwert 1 ist. Die skalierten reziproken Werte wurden gemittelt, die daraus resultierende Matrix (Tab. 3) war die Grundlage zur Erstellung von Dendrogrammen nach der Methode von FITCH & MARGOLIASH (1967). Taxa, für die keine Antiseren vorlagen, wurden nach der Methode von BEVERLEY & WILSON (1982) nachträglich eingefügt. Für alle errechneten Dendogramme wurden zur Kontrolle solche zusätzlich auch aus der mit *G. atlantica* oder *G. simonyi* erweiterten Matrix berechnet.

Tabelle 1

Liste der immunologisch untersuchten Arten und Unterarten.
(Die Abkürzungen beziehen sich auf die nachfolgenden Tabellen.)

<i>Gallotia stehlini</i>	Gst	Gran Canaria
<i>G. galloti galloti</i>	Ggl	Süd-Tenerife
<i>G. g. eisentrauti</i>	Gge	Nord-Tenerife
<i>G. g. palmae</i>	Ggp	La Palma
<i>G. g. gomerae</i>	Ggg	La Gomera
<i>G. g. caesaris</i>	Ggc	El Hierro
<i>G. atlantica atlantica</i>	Gaa	Lanzarote
<i>G. a. mahoratae</i>	Gam	Fuerteventura
<i>G. simonyi</i>	Gsy	El Hierro
<i>Podarcis erhardii</i>	Per	Naxos (GR)
<i>Lacerta vivipara</i>	Lvi	Österreich
<i>Acanthodactylus schreiberi</i>	Ash	Israel

Ergebnisse und Diskussion

Unsere Vertreter von *Lacerta* s. l., *Podarcis* und *Acanthodactylus* erwiesen sich gegenüber *Gallotia* klar als Outgroup. Das in Abbildung 1 dargestellte Dendrogramm ist das einzige, das unserem Datensatz gerecht wird (das einzige ohne negative Astlängen). Sein Fehler nach PRAGER & WILSON (1976) ist 1,5%.

Tabelle 2

Gemessene immunologische Distanzen.

(Die Skalierungsfaktoren (Skf) wurden nach UZZELL [1982] berechnet, Abkürzungen siehe Tab. 1.)

AG	AS				
	Gst	Gge	Per	Lvi	Ash
Gst	—	14,5	49	48,5	52
Gge	20	—	51,5	54	65
Per	49	46	—	53,5	53,5
Lvi	47,5	51	44,5	—	39
Ash	54	45,5	47	41,5	—
Gaa	23	22	60	71	62
Gam	25	20	60	70,5	61
Ggl	18	1	54	54	63
Ggp	18,5	0	54,5	53,5	65
Ggg	17	0	53,5	52,5	60
Ggc	17	0	52	52,5	62
Gsy	22	13	54	54	69,5
Skf.	0,94	1,16	1,04	0,94	0,91

Tabelle 3

Nach UZZELL (1982) korrigierte Matrix. (Abkürzungen siehe Tab. 1.)

	Gst	Gge	Per	Lvi	Ash
Gge	17,8	—			
Per	48,5	53,4	—		
Lvi	45,2	55	48,2	—	
Ash	49,2	56,1	48,8	37,3	—
Gaa	21,7	25,5	62,2	66,8	56,7
Gam	23,5	23,2	62,2	66,3	55,8
Ggl	16,9	1,1	55,9	50,8	57,6
Ggp	17,4	0	56,5	50,3	59,4
Ggg	16	0	55,4	49,4	54,8
Ggc	16	0	53,9	49,4	56,7
Gsy	20,7	15,1	55,9	50,8	63,5

Nach den albuminimmunologischen Ergebnissen lassen sich die Isolationszeiten (MAXSON et al. 1975) wie folgt schätzen:

Alle Kanareneidechsen sind von den festländischen Vertretern der Lacertidae ca. 33 Mio Jahre isoliert. *Gallotia stehlini* ist von allen übrigen Arten des Genus ca. 14 Mio Jahre, *G. atlantica* von *G. galloti* und *G. simonyi* ca. 11 Mio Jahre und die beiden letzten Arten sind ca. 7 Mio Jahre isoliert. Die immunologischen Unterschiede zwischen den Unterarten von *G. galloti* liegen — soweit überhaupt feststellbar — im Bereich der Nachweisgrenze der Methode. Ihre Aufspaltung ist somit sehr jung und zweifellos erst im Quartär erfolgt.

Diese Ergebnisse lassen die Verwandtschaftsbeziehungen der Kanareneidechsen untereinander in einem völlig neuen Licht erscheinen. *G. stehlini* galt bis in die jüngste

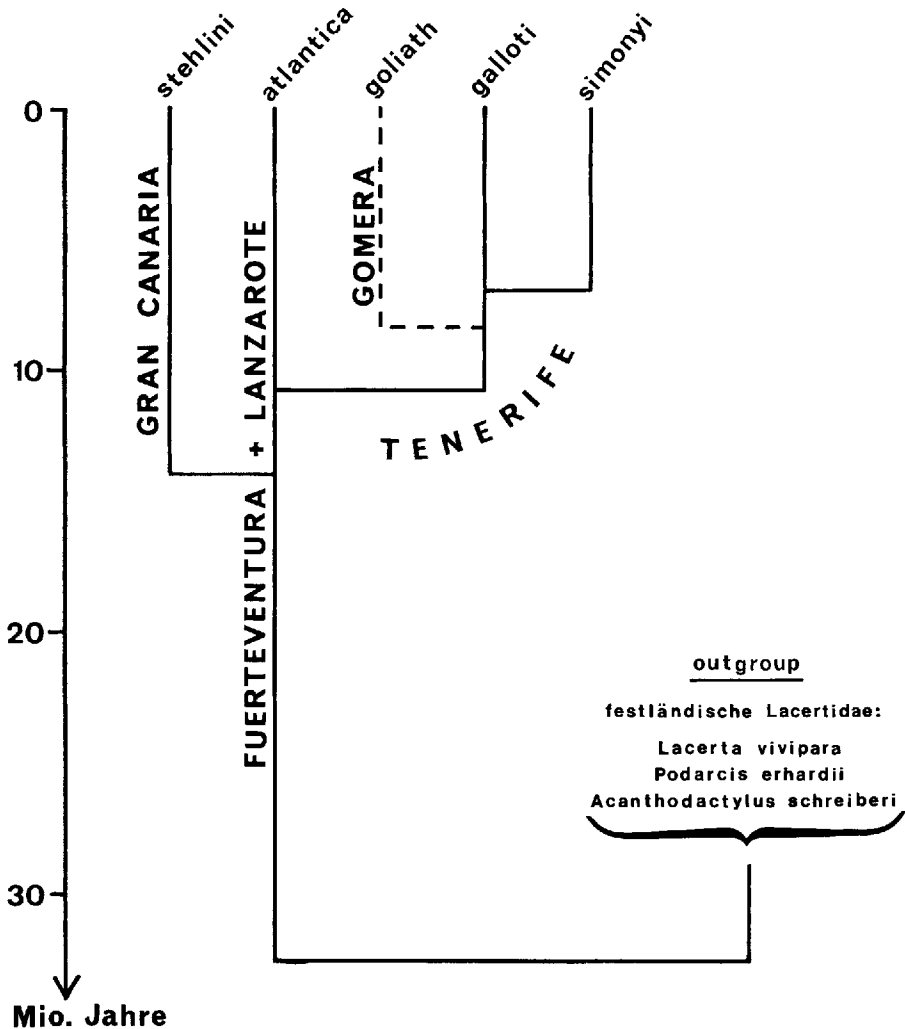


Abb. 1. Evolution der rezenten Vertreter der Eidechsengattung *Gallotia* anhand immunologischer Daten, unter Hinzufügung der möglichen Stellung der fossilen *G. goliath*. — Zeichn. U. BOTT, Bonn.

Zeit lediglich als Unterart von *G. simonyi* (vgl. z. B. MARTINEZ RICA 1982, BAEZ 1984). Erst seit SALVADOR (1971, 1974) setzte sich die Ansicht von BOULENGER (1920) langsam wieder durch, der sie als zwei Arten ansah. Und BISCHOFF (1985c) äußerte überhaupt erstmals die Vermutung, daß *G. simonyi* die Schwesterart von *G. galloti* sein könnte. Auch die Stellung von *G. atlantica* innerhalb der Gattung ist zu revidieren, galt doch bislang die Ansicht, daß sie zu allen übrigen Vertretern von *Gallotia* im Schwestergruppenverhältnis steht, und erst LUTZ et al. (1986) deuteten an, daß diese Stellung *G. stehlini* zukommen könnte.

SCHMINCKE (1976, 1982, in litt.), einer der kompetentesten Kenner der Geologie der

Kanarischen Inseln, ist — im Unterschied zu vor allem älteren Autoren — ganz entschieden der Ansicht, daß alle Inseln, auch die Ostinseln, ozeanischen Ursprungs sind, also nie Kontakt mit dem afrikanischen Festland hatten. Die Inseln müssen also von den Reptilien „übermeerisch“ besiedelt worden sein. Für das jeweilige Alter der übermeerischen Anteile der Kanarischen Inseln gibt es zwar im Detail recht unterschiedliche Angaben, doch scheint es sicher, daß wir die ältesten Teile des Archipels auf den Ostinseln zu suchen haben, wo sich auf Fuerteventura Gesteine auf mehr als 35 Mio Jahre zurückdatieren lassen (ABDEL-MONEM et al. 1971, 1972, MITCHELL THOMÉ 1976, SCHMINCKE 1976, 1982, ROTHE 1986). Die neuesten Altersangaben für die einzelnen Inseln veröffentlichte ROTHE (1986). Danach ist Gran Canaria 13,5 bis 14 Mio Jahre alt. Auf Tenerife gibt es mindestens zwei alte Teile; das Anaga-Gebirge im Osten ist ca. 16 Mio Jahre und das Teno-Gebirge im Westen ca. 5 bis 7 Mio Jahre alt. Die zentralen Teile um den Pico de Teide haben dagegen ein Alter von nur 0,6 bis 2 Mio Jahren; der Teide selbst ist wohl jünger als 200 000 Jahre. Es ist somit sehr wahrscheinlich, daß die heutige Insel Tenerife ursprünglich aus mindestens zwei getrennten Inseln, Anaga und Teno, bestand, die erst während des Quartär mit dem Entstehen der Cañadas-Region und letztendlich des Teide selber vereinigt wurden (FRITSCH & REISS 1867, SIMONY 1892, EVERS 1964, BISCHOFF 1982). La Gomera ist mindestens 15 Mio Jahre alt. Die jüngsten Inseln sind El Hierro (ca. 2 Mio Jahre) und La Palma (wahrscheinlich unter 2 Mio Jahre).

Der Vergleich der errechneten Isolationszeiten der Eidechsenarten mit dem jeweiligen Alter der von ihnen bewohnten Inseln läßt einige auffallende Übereinstimmungen erkennen: Das Alter der Gattung *Gallotia* (33 Mio Jahre) stimmt gut mit dem Alter der ältesten übermeerischen Anteile der Kanaren (> 35 Mio Jahre) überein, ebenso die Isolationszeit von *G. stehlini* (14 Mio Jahre) mit dem Alter der von ihr bewohnten Insel Gran Canaria (13,5–14 Mio Jahre). Ebenso gut korreliert ist die Aufspaltung *G. galloti* — *G. simonyi* (7 Mio Jahre) mit dem Alter des westlichen Teils des heutigen Tenerife, dem Teno-Gebirge (5–7 Mio Jahre).

Sowohl die Meeresströmung, der Kanarenstrom, als auch die Passatwinde in dieser Region sind von N bis NO nach S bis SW gerichtet. JOGER (1984b) nimmt ähnliche Strömungsverhältnisse bereits mindestens für das Miozän an. Wir halten es für sehr unwahrscheinlich, daß Besiedlungen (über weite Strecken) gegen die Richtung der Meeres- und Windströmungen erfolgen konnten. Unter Berücksichtigung dieser Gegebenheiten bietet sich für die Besiedlung der Kanarischen Inseln durch die Lacertiden folgende Theorie an (vgl. Abb. 2):

Die erste erfolgreiche Besiedlung erfolgte vor ca. 33 Mio Jahren, wahrscheinlich von SW-Europa ausgehend, auf den Ostinseln (Beginn der Isolation der Gattung *Gallotia*). Vor ca. 14 Mio Jahren wurde die „eben erst“ entstandene Insel Gran Canaria besiedelt (*prae-stehlini*), vor ca. 11 Mio Jahren — wieder von den Ostinseln aus — der zu diesem Zeitpunkt allerdings schon 5 Mio Jahre alte Ostteil Tenerifes, die Insel „Anaga“ (gemeinsamer Vorläufer von *G. galloti* und *G. simonyi*). Von hier aus erfolgte vor etwa 7 Mio Jahren die Besiedlung des neu entstandenen Westteils des heutigen Tenerife, der Insel „Teno“, und damit die Trennung der zu *G. galloti* und *G. simonyi* führenden Entwicklungslinien. Durch den Zusammenschluß der beiden alten Inseln zum heutigen Tenerife im Quartär hatten beide Arten Gelegenheit, sich über das gesamte Gebiet auszubreiten. Alle weiteren Ausbreitungen erfolgten offenbar erst im Quartär, erstaunlicherweise anscheinend auch erst jetzt auf die ca. 15 Mio Jahre alte Insel La Gomera.

Gewisse Probleme bietet die Einbindung der ausgestorbenen *G. goliath* in das oben entworfene Besiedlungsschema, wenn wir eine sympatrische Artbildung als sehr unwahrscheinlich nicht näher in Betracht ziehen wollen. Die Fossilfunde bieten überdies bislang wenig Anhaltspunkte zum effektiven taxonomischen Rang der einzelnen Inselpopulationen und deren Isolationsalter (dies gilt uneingeschränkt ebenso für *G. simonyi*). Wenn wir überhaupt davon ausgehen, daß es sich bei *G. maxima*, *G. goliath* und *G. simonyi* oder doch zumindest bei den beiden letzteren um unterschiedliche Arten handelt (kaum erkennbare osteologische Unterschiede und Fossilfunde im *goliath*-Ausmaß von *G. stehlini* auf Gran Canaria lassen Zweifel aufkommen), dann bieten sich vier Denkmodelle für die Entstehung von *G. goliath* an:

- (1) *G. goliath* ist die Schwesterart zu *G. stehlini* (siehe HUTTERER 1985), hat also von Gran Canaria aus ihr Verbreitungsareal erreicht. Diese Annahme ist jedoch eher unwahrscheinlich, da *G. stehlini* im Unterschied zu allen anderen *Gallotia*-Arten (auch zu *G. goliath*), die tricuspidale Zähne besitzen, als offenbar autapomorphes Merkmal 4- bis 6-höckrige Zähne aufweist.
- (2) *G. goliath* ist das Produkt einer Besiedlung, die vor 11 bis 16 Mio Jahren (vor der Besiedlung durch „*prae-galloti-simonyi*“) von den Ostinseln aus die Insel „Anaga“ oder auch La Gomera erreicht hat. Die Art ist also das Adelphotaxon aller anderen *Gallotia*-Arten, außer (vielleicht) *G. stehlini*.
- (3) *G. goliath* ist das Adelphotaxon von *G. galloti* und *G. simonyi* und ist durch eine mehr als 7 Mio Jahre zurückliegende Besiedlung Gomeras von Anaga aus isoliert worden.
- (4) *G. goliath* ist die Schwesterart von *G. galloti* oder *G. simonyi*. Sie ist das Ergebnis einer Besiedlung Gomeras von W-Tenerife (Teno) aus. (Die gute Übereinstimmung des Alters von Teno mit der immunologisch ermittelten Isolationszeit von *G. galloti* und *G. simonyi* ist zwar ein ausgezeichnetes Indiz dafür, daß die Besiedlung dieser Insel der Anlaß für die Differenzierung der beiden Arten ist, doch haben wir nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür, welche Art sich auf welcher Insel entwickelt hat.)

Der ausgezeichneten Übereinstimmung des Alters der Ostkanaren mit dem Alter der Gattung *Gallotia*, des Alters von Gran Canaria mit dem Alter von *G. stehlini* und des Teno-Gebirges mit dem Alter des letzten gemeinsamen Vorfahren von *G. galloti* und *G. simonyi* steht die Tatsache gegenüber, daß Ost-Tenerife anscheinend erst ca. 5 Mio Jahre nach seiner Entstehung, die über 15 Mio Jahre alte Insel La Gomera gar erst im Quartär mit Vorläufern der rezenten Arten besiedelt wurden. Eine Interpretation der Entstehungsgeschichte von *G. goliath*, wie unter (2) angeführt, würde diese Besiedlungslücke auch nur für eine der beiden Inseln schließen.

Die großen Eidechsen der westlichen Kanaren haben auf allen Inseln noch mit dem Menschen zusammengelebt, sind dann allerdings in kurzer Zeit — mit Ausnahme von *G. stehlini* auf Gran Canaria — offenbar durch den Einfluß des Menschen (Umweltveränderungen, Jagd, Hunde, Ratten usw.) vollständig oder nahezu (*G. simonyi* auf Hierro) ausgerottet worden. Zweifellos können auch vor Jahrtausenden ganze Inselpopulationen speziell durch Vulkanausbrüche vernichtet worden sein; die Insel konnte dann nach Regeneration der Umwelt neu besiedelt werden. Möglicherweise — dies rein hypothetisch — ereigneten sich in den Bereichen Anaga/Gomera solche Katastrophen vor etwa 11 Mio Jahren. Danach könnten Anaga und bald darauf Gomera (wieder?) besiedelt worden sein. Diese Hypothese entspricht dem Punkt (3) der für *G. goliath* aufgezeigten Entstehungsmöglichkeiten (diese Variante ist im Dendrogramm der Abb. 1

gestrichelt eingezeichnet). Sie könnte auch gewisse Probleme bei der Interpretation der von JOGER (1984b) ermittelten Immundistanzen der kanarischen Gekkos lösen. Doch soll diese Problematik erst nach Fertigstellung derzeit in Arbeit befindlicher immunologischer Analysen der Skinke der Kanarischen Inseln ausführlich diskutiert werden.

Danksagung

Herr JUÁN CARLOS CARRACEDO GÓMEZ, Director General del Medio Ambiente y Conservación de la Naturaleza del Gobierno de Canarias, Sta. Cruz de Tenerife und Herr CARLOS E. NAESLUND, La Laguna, Tenerife ermöglichten uns, der äußerst seltenen und streng geschützten *Gallotia simonyi* auf El Hierro etwas Blut für unsere Untersuchungen zu entnehmen. Frau BRIGITTE BANNERT, Berlin, stellte uns eine Serie von *G. galloti eisentrauti* zur Verfügung. Frau URSULA BOTT, Bonn, fertigte die Zeichnungen an. Herr Dr. KLAUS BUSSE, Bonn, übersetzte die spanische Zusammenfassung. Die experimentellen Untersuchungen wurden vom Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Pr. Nr. 7071 B) finanziert. Allen Genannten sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Alle rezenten Vertreter der Eidechsen-Gattung *Gallotia* von den sieben großen Inseln des Kanarischen Archipels wurden mittels der Methode der Mikro-Komplement-Fixierung albumin-immunologisch untersucht. Als Vergleichstaxa dienten drei Arten auch in NW-Afrika beheimateter Gattungen. Aus dem danach ermittelten Stammbaum lassen sich Isolationszeiten abschätzen und Besiedlungswege rekonstruieren. Möglichkeiten einer Einfügung der fossilen Art *G. goliath* in den Stammbaum werden diskutiert.

Resumen

Las albúminas sanguíneas de todos los representantes recientes de lagartos del género *Gallotia* de las siete islas del archipiélago Canario fueron examinadas inmunológicamente por el método de fijación de microcomplemento. Como taxones de referencia sirvieron tres especies de géneros que habitan también el nor-oeste de África. De los dendrogramas deducidos de estas relaciones es posible estimar tiempos de aislamiento y reconstruir las vías de colonización. Se discute además la posición que ocuparía la especie fósil *G. goliath*.

Literatur

- ABDEL-MONEM, A., N. D. WATKINS & P. W. GAST (1971): Potassium-argon ages, volcanic stratigraphy, and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, and La Gomera. — *Am. J. Sci.* **271**, 490—521.
- (1972): Potassium-argon ages, volcanic stratigraphy and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Tenerife, La Palma, and Hierro. — *Am. J. Sci.* **272**, 805—825.
- ARNOLD, E. N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotromus* (Reptilia: Lacertidae). — *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, London, **25** (8), 291—366.
- (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. — *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, London, **25** (2), 209—257.
- BAEZ, M. (1984): Anfíbios y Reptiles. — In: BACALLADO, J. J.: Fauna marina y terrestre del archipiélago Canario. — Las Palmas de Gran Canaria (Cedirca), S. 259—273.

- BEVERLEY, S. M. & A. V. WILSON (1982): Molecular evolution in *Drosophila* and higher Diptera I. Micro-Complement-fixation studies of a larval hemolymph protein. — J. Mol. Evol. **18**, 251–264.
- BISCHOFF, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (DUMÉRIL & BIBRON 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. **33** (2–4), 363–382.
- (1985a): Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (PETERS & DORIA, 1882) (Lacertidae). — Bonn. zool. Beitr. **36** (3/4), 489–506.
- (1985b): Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln IV. Die Atlantische Eidechse, *Gallotia atlantica* (PETERS & DORIA, 1882). — herpetofauna, Weinstadt, **7** (37), 15–24.
- (1985c): Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln V. Die Rieseneidechsen der Gattung *Gallotia*. — herpetofauna, Weinstadt, **7** (38), 11–21.
- (1985d): Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln VI. Die Kanareneidechse, *Gallotia galloti* (OUDART, 1839). — herpetofauna, Weinstadt, **7** (39), 11–24.
- , K. OSENEGG & W. MAYER (1989): Untersuchungen zur subspezifischen Gliederung der Madeira-Mauereidechse, *Podarcis dugesii* (MILNE-EDWARDS, 1829). — Salamandra, Bonn, **25** (3/4), 237–259.
- BÖHME, W. & W. BINGS (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* STEINDACHNER (Sauria: Lacertidae). — Salamandra, Frankfurt/M., **11** (1), 39–46.
- (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia: Sauria: Lacertidae). — Salamandra, Frankfurt/M., **13** (2), 105–111.
- & W. BISCHOFF (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria: Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra, Frankfurt/M., **12** (3), 109 bis 119.
- BOETTGER, C. R. & L. MÜLLER (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist., London, (8) **14**, 67–78.
- BOULENGER, G. A. (1920): Monograph of the Lacertidae, vol. 1. — London.
- BRAVO, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en el Pleistoceno de las Islas Canarias. — Est. geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada **9**, 7–34.
- CANO, J., M. BAEZ, L. F. LOPEZ-JURADO & G. ORTEGA (1984): Karyotype and Chromosome Structure in the Lizard *Gallotia galloti* in the Canary Islands. — J. Herpetol. **18** (3), 344–346.
- CASTROVIEJO, J., J. A. MATEO & E. COLLADO (1985): Sobre la sistematica de *Gallotia atlantica* (PETERS y DORIA, 1882). — Doñana acta Vertebr. Publ. Ocas., Sevilla, 1985, 1–85.
- CHAMPION, A. B., E. M. PRAGER, D. WACHTER & A. C. WILSON (1974): Micro-complement fixation. — pp. 397–416. — In: WRIGHT, C. A. (ed.): Biochemical and immunological taxonomy of animals. — Acad. Press, London.
- EVERS, A. M. J. (1964): Das Entstehungsproblem der makaronesischen Inseln und dessen Bedeutung für die Artentstehung. — Entomol. Bl. **60** (2), 81–87.
- FITCH, M. W. & E. MARGOLISH (1967): Construction of phylogenetic trees. — Science **155**, 279–284.
- FRITSCH, K. v. & W. REISS (1867): Geologische Beschreibung der Insel Tenerife. — Winterthur.
- HUTTERER, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. **36** (3/4), 365–394.
- IZQUIERDO, I., A. L. MEDINA & J. J. HERNÁNDEZ (1989): Bones of giant lacertids from a new site on El Hierro (Canary Islands). — Amphibia-Reptilia, Leiden, **10** (1), 63–69.
- JÖGER, U. (1984a): Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Bonn. zool. Beitr. **35** (1–3), 129–174.
- (1984b): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat., Jena, **112**, 137–256.
- (1984c): Die Radiation der Gattung *Tarentola* in Makaronesien (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Cour. Forschungsinst. Senck., Frankfurt/M., **71**, 91–111.
- LEHR, P. (1914): Description of a new lizard from the Canary Islands. — Proc. zool. Soc. London, 1914, 681–684.

- LÓPEZ-JURADO, L. F. (1985): Los reptiles fósiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias). — Bonn. zool. Beitr. **36** (3/4), 355–364.
- (1989): A new Canarian lizard subspecies from Hierro Island (Canarian archipelago). — Bonn. zool. Beitr. **40** (3/4), 265–272.
- LUTZ, D., W. BISCHOFF & W. MAYER (1986): Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria; Lacertidae). — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., Hamburg, **24** (2), 144–157.
- MARTINEZ RICA, J. P. (1982): Primeros datos sobre la población de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* STEIND.) de la Isla de Hierro. — Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **2**, 369–380.
- MAXSON, L., V. SARICH & A. C. WILSON (1975): Continental Drift and the Use of Albumin as Evolutionary Clock. — Nature **255**, 397–400.
- MERTENS, R. (1942): *Lacerta goliath* n. sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana, Frankfurt/M., **25**, 330–339.
- MITCHELL-THOMÉ, R. C. (1976): Geology of the middle atlantic islands. — Beitr. reg. Geol. Erde **12**, 1–382.
- PASTEUR, G., P. F. KEYMAR & J. L. PERRET (1988): Canarian Skink Systematics contrasting insular diversifications within a species subgroup — an introduction. — Mem. Trav. Inst. Montpellier **18**, 1–42.
- PETERS, G. (1961): Die Perleidechse (*Lacerta lepida* DAUDIN) gehört zum Subgenus *Gallotia* BOULENGER. — Mitt. Zool. Mus. Berl. **37** (2), 272–285.
- PRAGER, E. M. & A. C. WILSON (1976): Congruency of phylogenies derived from different proteins: A molecular analysis of the phylogenetic position of Cracid birds. — J. Mol. Evol. **9**, 45–57.
- ROTHE, P. (1986): Kanarische Inseln. — Sammlung geologischer Führer. — 226 S. Berlin, Stuttgart (Gebr. Borntraeger).
- SALVADOR, A. (1971): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi*. — Bol. R. soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.), Madrid, **69**, 317–320.
- (1974): Guía de los Anfibios y Reptiles Españoles. — 282 S. Madrid (ICONA).
- (1975): Los Esclizones de la Isla de Gomera. — Bol. Est. centr. Ecol., Madrid, IV (8), 83–85.
- SCHMINCKE, H.-U. (1976): The geology of the Canary Islands. — In: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 67–184. — Den Haag (Junk).
- (1982): Volcanic and Chemical Evolution of the Canary Islands. — In: Geology of the Northwest African Continental Margin, 273–306. — Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- SIMONY, O. (1892): Die Canarischen Inseln, insbesondere Lanzarote und die Isletas. — Schr. Ver. Verbr. naturw. Kennt. Wien **32**, 325–398.
- STEINDACHNER, F. (1889): (Über eine von Prof. O. SIMONY auf den Roques del Zalmor bei Hierro, Canarische Inseln, entdeckte neue Eidechsenart ...). — Anz. Akad. Wiss. Wien, 1889, 259–263.
- (1891): Über Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. k. k. Hofmus. Wien **6**, 287–306.
- UZZELL, T. (1982): Immunological relationships of western palearctic water frogs (Salientia: Ranidae). — Amphibia-Reptilia, Wiesbaden, **3**, 135–143.
- ZWILLING, R. (1977): Immunologisches Praktikum. — Stuttgart, New York (G. Fischer).

Anschriften der Verfasser: Dr. WERNER MAYER, Naturhistorisches Museum Wien, Herpetologische Sammlung, Burggring 7, A-1014 Wien, Österreich, und WOLFGANG BISCHOFF, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, W-5300 Bonn 1