

Phylogenetische Probleme in dem *Vipera ursinii*-
Formenkreis (Serpentes, Viperidae)

Von

O. Gy. DELY und G. STOHL

(Eingegangen am 30. Januar, 1987)

"Phylogenetical relationships between the forms of the *Vipera ursinii*-group (Serpentes, Viperidae)" - Dely, O.Gy. - Stohl, G. - *Vertebr. hung.*, 23: 9-20. 1989.

Abstract: Analysed were the correlations between the variation of the morphological traits and the geographical distribution of the different subspecies of *V. ursinii*. It could be shown that the highest level of specialization has been reached by the form inhabiting up to date the ancestral range of the species. All the more primitive forms are distributed far from the ancestral range.

Obwohl die historische Entwicklung der Gattung *Vipera* Laurenti, 1768 mit kaum einigen fossilen Funden belegt werden kann (wie z. B. *Vipera gedulyi* Bolkay) (BOLKAY 1913), scheint eine tiefgreifende und vielseitige vergleichende Analyse der morphologischen Merkmale sowie der geographischen Verbreitung darauf hinzudeuten, dass die Urheimat der altertümlichen, primitiven Vipern in der nördlich der zentralasiatischen Gebirgsketten liegenden Steppenzone zu suchen ist (REUSS 1935, SCHWARZ 1936). Dieser Auffassung hat sich die Mehrzahl der Autoren angeschlossen (u. a. SAINT GIRONS 1952, 1980, STUGREN 1957, GASC 1968, STUGREN und KOHL 1980, VANCEA et al. 1985). KRAMER (1961) äusserte sich darüber folgenderweise: "Die Lokalisierung des Zoocentrums ins Gebiet zwischen Kaukasus und Altai . . . gewinnt damit an Wahrscheinlichkeit, da die sechs Arten: *ursinii*, *berus*, *kaznakovi*, *ammodytes*, *raddei* und *lebetina* auf relativ kleinem Raum zum Teil sympatrisch vorkommen . . ." (loc. cit. p. 709). In diesem Gebiet soll sich nun im Laufe der Erdgeschichte eine Differenzierung der hier beheimateten altertümlichen Vipern in eine Anzahl von neuen Formen vollzogen haben. Eben deshalb wurde dieser zentralasiatische Raum als Entwicklungszentrum für die jüngeren *Vipera*-Arten angesehen. Wann sich diese Zersplitterung in neue Arten, bzw. Artengruppen ereignete, darüber gehen die Meinungen der Forscher schon auseinander. SCHWARZ (1936) war noch der Meinung, dass die Herausbildung von neuen Arten schon im Miozän begonnen hat; heute wird jedoch dafür eine wesentlich spätere Periode der Erdgeschichte angenommen.

Die Herausformung von neuen Arten war mit einer geographischen Ausbreitung der Gattung innigst verbunden. Aufgrund einer vergleichenden Analyse der derzeitigen sympatrischen und allopatrischen Verbreitung verschiedener Arten wurden mehrere, in der Zeit aufeinanderfolgende Ausbreitungswellen postuliert. Obwohl über die - in geologischer Hinsicht - näheren Zeitpunkte dieser Ausbreitungen die Meinungen auseinandergehen, sind sich die Autoren im allgemeinen darüber einig, dass sich diese Ausbreitungen im Quartär ereignet haben (SAINT GIRONS 1980, STUGREN und KOHL 1980, VANCEA et al. 1985).

Die sich parallel mit der geographischen Ausbreitung weiter differenzierenden Arten haben voneinander abweichende, verschiedene Evolutionshöhen erreicht. SCHWARZ hat schon im Jahre 1936 darauf hingewiesen, dass innerhalb der Gattung die sog. *berus*-Gruppe mit den

Arten *V. ursinii*, *V. berus*, *V. ammodytes* und *V. lebetina* eine niedrigere Stufe der Evolution verkörpert als z. B. die durch eine einzige Art vertretene *V. ammodytes*-Gruppe. Er hat seine Behauptung vor allem damit begründet, dass die für die *Colubroidea* - d.h. also jene Schlangen, aus welchen auch die Vipern hervorgegangen sind - bezeichnenden, grossen Kopfschilder nur die Arten der *berus*-Gruppe bewahrt hatten. Wie bekannt, hat WERNER (1899) schon um die Jahrhundertwende aufgrund eines überaus grossen Vergleichsmaterials bewiesen, dass eine Aufteilung der grossen Kopfschilder in kleinere eine evolutive Progression bedeutet. Ähnlicherweise betrachtete auch MEHELY (1911b) die Aufteilung der Syncipital-schilder als einen evolutiven Fortschritt. Nach SCHWARZ gelten ausserdem auch die kiellosten Schuppen des Kopfes sowie die niedrige Zahl (19-21) der Schuppenreihen (bei KRAMER [1961] *Squamae costales* genannt) als Zeichen eines primitiven evolutiven Zustandes. Die von der *ammodytes*-Gruppe im Laufe der Evolution errungene höhere Stufe wird durch eine grössere Zahl (23-25) der Schuppenreihen, die kräftig gekielten Schuppen auf dem ganzen Körper sowie den hornartigen Zapfen auf der Schnauzenspitze bewiesen.

Eine evolutive Progression macht sich aber nicht nur hinsichtlich der morphologischen Merkmale bemerkbar, sondern auch auf der zytologischen Ebene. Der diploide Chromosomensatz beträgt in der *berus*-Gruppe $2n = 36$. Demgegenüber besitzen die höherstehenden Formen, wie z.B. *V. aspis*, einen diploiden Chromosomensatz $2n = 42$ (SAINT GIRONS 1980).

Wird nun die derzeitige geographische Verbreitung der auf verschiedenen Evolutionshöhen stehenden Arten miteinander verglichen, so ergibt sich ein merkwürdiges Bild: das theoretisch wohlbegründet postulierte zentralasiatische Entwicklungszentrum wird zur Zeit nur von einer einzigen Art, und zwar *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) bewohnt, von jener Art also, die die primitivsten Merkmale in sich vereinigt die niedrigste Stufe der Evolution in der ganzen Gattung verkörpert. Selbst die Art, *V. ursinii* wird im erwähnten Gebiet durch die Unterart *renardi* Christoph, 1861 vertreten. Die sympatrischen Arten der Gattung überdecken das Areal von *V. ursinii* im asiatischen (und europäischen) Raum nur in seinen Grenzgebieten. So kommen z. B. *V. lebetina*, *kaznakovi*, *ammodytes* und *xanthina*, letztere auch mit ihrer Unterart *raddei* im Südwest-asiatischen (kaukasischen) Areal der Art *V. ursinii* vor (BANNIKOV et al. 1977). Im zentralasiatischen Raum, im Tadshikistan teilt *V. ursinii* ihr Verbreitungsgebiet mit *V. lebetina* (CHERNOV 1959). In den nördlichen Teilen der südrussischen Steppen sowie in Bessarabien und in fast ganz Mittel-, Süd- und Westeuropa überdeckt sich das Areal von *V. ursinii* mit dem von *V. berus*; letztergenannte Art besitzt auf dem eurasiatischen Kontinent das am meisten ausgebreitete Areal (BANNIKOV et al. 1977).

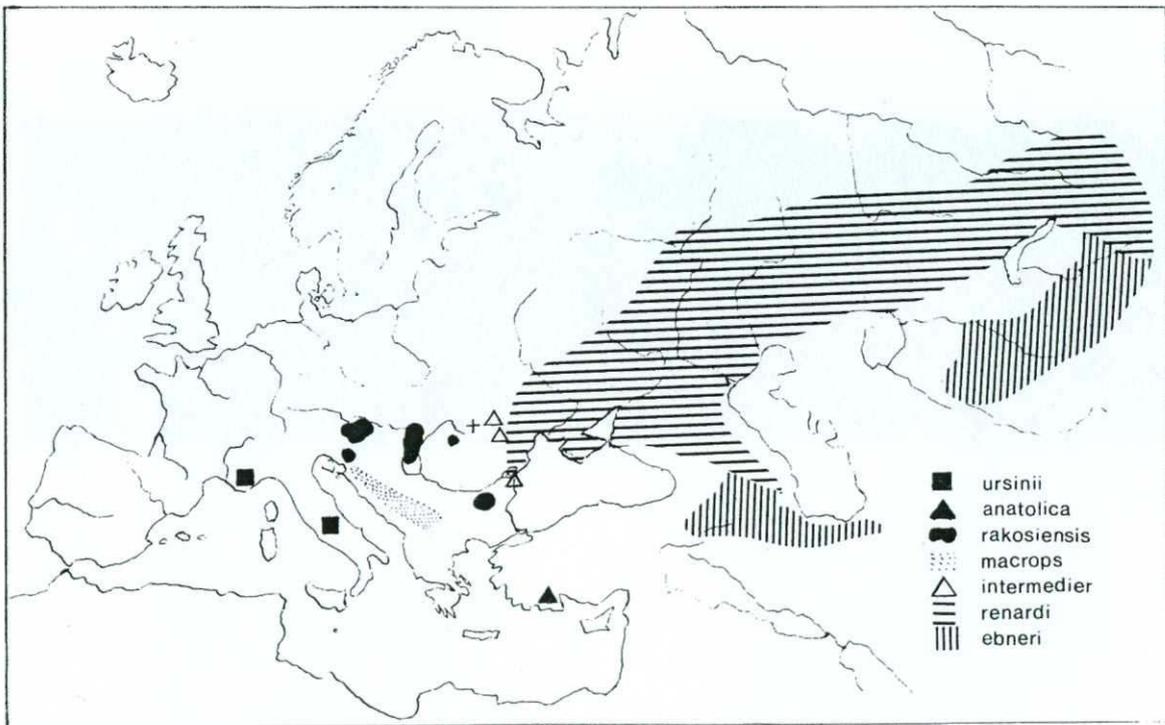
GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG

Auch jene Art, und zwar *Vipera ursinii*, die mit einer ihrer Unterarten noch heutzutage das zentralasiatische Entwicklungszentrum bewohnt, war in der geologischen Vergangenheit in weitentfernte Gebiete eingedrungen. Wie heute allgemein angenommen wird, erfolgte diese Ausbreitung des Formenkreises im Quartär. Mit dieser Ausbreitung wird die in vieler Hinsicht wenigstens zur Zeit schwer erklärbare rezente geographische Verbreitung der Art in Zusammenhang gebracht.

Von den Ostkarpaten an bewohnt die Art ein zusammenhängendes Areal, das ostwärts bis zu dem Altai- und Ala-Tau Gebirge reicht. Nach dem Norden wird dieses kontinuierliche Areal durch die Südgrenze der Sibirischen Tiefebene, die südlichen Ausläufer des Ural-Gebirges sowie die Nordgrenze des südrussischen Steppengebietes begrenzt (KRAMER 1961, BRUNO 1967a, b, GASC 1968, BANNIKOV et al. 1977, SAINT GIRONS 1978, 1980, VANCEA et al. 1985).

Südlich und westlich vom Gebirgszug der Ostkarpaten, der die europäische Grenze des zusammenhängenden Areals des Formenkreises bildet, bewohnt sie Europa nur in isolierten Beständen. Ihre Verbreitung umfasst in Südfrankreich die Basses Alpes, in Italien die Abruzzen, auf der Balkan-Halbinsel grössere Gebiete in deren westlicher Hälfte, die Donau-Tiefebene in Niederösterreich, einige Stellen in Transdanubien, das Donau-Theiss-Zwischenstromland, in Transsylvanien Cluj; Finatele (= Kolozsvár; Szénafüvek), Dobrudscha und einige Punkte von Bulgarien. Vieles spricht dafür, dass die tiefgreifenden anthropogenen Einwirkungen unserer Zeiten auf die natürlichen Biotopen der Art das Weiterleben dieser Vipern

Verbreitungsgebiet der Spitzkopffotter (*Vibera ursinii*)



Karte 1: Areale der verschiedenen Unterarten. Mit + bezeichnet der Fundort eines einzigen Exemplars (möglicherweise *V. u. ursinii*): Mt. Rarau zwischen 950-1667 m

an vielen Stellen unmöglich machten. So ist u.a. die Art von der österreichischen Seite des Neusiedlersees und von Cluj: Finatele f- Kolozsvár: Szénafüvek) wahrscheinlich restlos verschwunden.

Weniger klar ist jedoch die Südgrenze des zusammenhängenden asiatischen Areals. Das Vorkommen der Art südlich des Kaspischen Meeres im Elburs-Gebirge sowie weiter ostwärts in den zentralasiatischen Gebirgsgegenden lässt sich mit einer nicht allzu frühen Ausbreitung in die Gebirge erklären. In diesen Gebieten scheint die Südgrenze der Art ununterbrochen zu sein. Über den Verlauf der Südgrenze in Kleinasien (und zwar in der Südwest-Türkei) bestehen noch offene Fragen. Ob zwischen den in nordöstlichen Gebieten der Türkei (bei Erzurum, Sarikamis usw.) vorkommenden Beständen und der im südwestlichen Teil des Landes (bei Elmali) unlängst nachgewiesenen Population (EISELT und BARAN 1970, BILLING 1985) auch andere Bestände vorkommen oder nicht, kann zur Zeit noch nicht endgültig beantwortet werden. Am wahrscheinlichsten ist, dass der kleine Bestand bei Elmali nur ein Isolatium darstellt.

MERKMALS-VARIATION

Wie in den meisten ähnlichen Fällen sind auch bei diesem Formenkreis die zahlenmässig erfassbaren Merkmale diejenigen, die am überzeugendsten das Bestehen einer geographisch gerichteten Merkmalsvariation beweisen. Schon die beiden ersten Autoren, die sich mit diesem Formenkreis beschäftigten, BOULENGER (1893a, b) und MEHELY (1911a), widmeten diesem Problem eine besondere Aufmerksamkeit.

Im folgenden wird ein Überblick über diese zahlenmässig erfassbaren Merkmale vor allem nach der Arbeit von SAINT GIRONS (1978) gegeben. Genannter Autor war nämlich in der Lage, das grösste Material zu überprüfen. Selbstverständlich wurden neben SAINT GIRONS' Angaben auch die zahlreicher anderen Autoren (STUGREN 1955, EISELT und BARAN 1970, KRAMER 1961, VANCEA et al. 1985) sowie eigene Befunde berücksichtigt.

Ein kurzer Überblick über die beiden Tabellen (Tabelle 1 und 2) beweist, dass einige Merkmale nur im beschränktem Masse, andere innerhalb von viel weiteren Grenzen variieren.

Tabelle 1. Einige zahlenmässig erfassbaren Merkmale des *Vipera ursinii*-Formenkreises

Unterart	Gesamt-länge	Schuppen-reihen	Zahl der Ventralia		Zahl der Subcaudalia	
			♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
anatolica	315	19	116	116-118		18-23
ursinii	480	19	1 15-133 (126,13)	116-136 (128,38)	26-35 (31, 44)	19-30 (24, 28)
macrops	453	19	126-131 (129,00)	127-134 (132,33)	31-35 (32,50)	24-26 (25, 50)
rakosiensis	550	19	125-138 (131,36)	127-142 (134,03)	28-37 (32, 28)	19,29 (24, 57)
renardi	620	21	139-149 (143,80)	142-151 (145,53)	30-39 (35, 00)	25-29 (26, 73)
ebneri	550	21	129-142 (135,24)	130-142 (137,10)	32-3 (33, 36)	22-30 (26, 00)

Tabelle 2. Zahlenmässig erfassbare Eigentümlichkeiten der Kopfbeschilderung des *Vipera ursinii*-Formenkreises

Unterart	Zahl der						Segmen-tierung der Parietalia %
	Intercanth. + Intersupra-ocularia	Lorealia	Peri-ocularia	Supra-labialia	Sub-labialia	Schuppen-reihen unter dem Auge	
anatolica	?	?	9- 10	8	10- 12	9	0
ursinii	8-15	3	8-9	8	9	1	0
macrops	9	9	6-10	8	9-10	1	67
rakosiensis	7-16	2-3	8-9	8	9	1	0
renardi	6- 16	4	9	9	10	1	23
ebneri	6-16	4	9- 10	9	10	1 1/2 (29 %)	36

GEOGRAPHISCH GERICHTETE MERKMALS-VARIATION UND UNTERART-DIFFERENZIERUNG

Wenn auch ziemlich schwer zu deutende Ausnahmen wiederholt auftreten, scheint im grossen und ganzen ein enger Zusammenhang zwischen Merkmalskomplex und geographischer Lage des Areals der den erwähnten Merkmalskomplex tragenden Beständen zu bestehen.

Ein gut definierbarer Komplex von zahlenmässig erfassbaren, aber auch qualitativ geprägten Merkmalen (wie u.a. die mehr rundliche Kopfform) bezeichnet jene Bestände (Abb.1), die die höher liegenden alpinen, bzw. subalpinen Rasen der französischen Basses Alpes und der italienischen Abruzzos bewohnen. Diese Bergform (KRAMER 1961) stellt die Nominatform, Vipera ursinii ursinii dar.

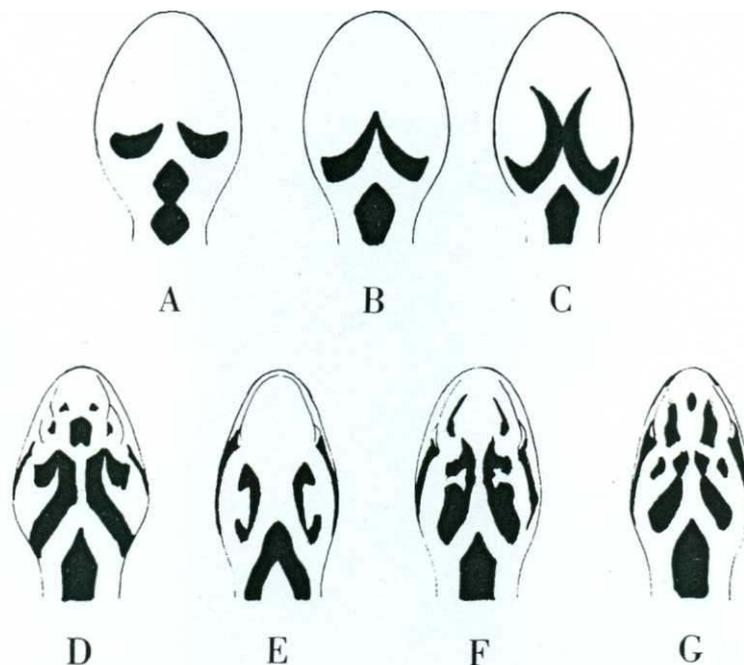


Abb. 1 Kopfform und Keulenfleck von Vipera ursinii

A: V. u. ursinii aus Südostfrankreich - B: V. u. ursinii aus Mittelitalien - C: V. u. rakosiensis aus Niederösterreich -
D: V. u. macrops von Crna Gora - E und F: V. u. ebneri ♂ bzw. ♀ aus dem Bezirk Alma-Ata - G: V. u. renardi aus der
Sowjetunion. (A-C nach KRAMER 1961, Fig. 4; D-F original; G nach BANNIKOV et al. 1977, Fig. 103). Kopfform und
Keulenfleck von V. u. anatolica siehe bei EISELT und BARAN 1970, Tafel 1

Von dieser westlichen Bergform unterscheiden sich jene Bestände, die tieferliegende Regionen in Niederösterreich und das Burgenland sowie Westungarn und das Donau-Theiss Zwischenstromland, weiterhin einige Stellen in Transsylvanien und in Bulgarien (BURESCH und ZONKOW 1934, BESCHKOV 1973) bewohnen. Diese Tieflandform (KRAMER 1961), die von MEHELY im Jahre 1893 als Varietät rakosiensis (eigentlich zu der Art V. berus gehörend) beschrieben wurde, weicht nicht nur in Hinsicht ihrer morphologischen Merkmale (Ta-

belle 1 und 2), sondern auch ihren Habitatsansprüchen nach (sie lebt unter einer Höhe von 400 m) von der westeuropäischen Bergform ab. Auch der Kopf ist bei dieser Unterart eher länglich.

Da einerseits die Areale beider erwähnter europäischer Unterarten weit voneinander getrennt sind und in den dazwischen liegenden Gebieten keine von ihnen vorkommt, andererseits aber auch ihre Habitatsansprüche grundverschieden sind, gibt es keine Übergangsformen zwischen ihnen. Die beiden Unterarten ursinii und rakosiensis scheinen daher scharf voneinander getrennt zu sein.

Nach dem Osten geht die sog. Tieflandform, d.h. die Unterart rakosiensis - obwohl ihr Areal zur Zeit in eng umgrenzte Teilgebiete aufgeteilt ist, mehr oder weniger allmählich in die östliche Unterart, renardi über. Die in Moldavien und Dobrudscha pontische Steppen bewohnenden Populationen werden nach mehreren Autoren (VANCEA und IONESCU 1954, VANCEA et al. 1985) durch intermediäre Charakterzüge gekennzeichnet. So z.B. während die Zahl der Schuppenreihen bei renardi 21 beträgt und die Häufigkeit solcher Exemplare bei der Unterart rakosiensis 14,6% ist, findet man die erwähnte Zahl (21) in der Population von Moldavien bei 22,5%, in jener von Dobrudscha schon bei 77,8% aller Exemplare (VANCEA et al. 1985).

Im Gegensatz zu der in West- und Mitteleuropa so deutlich hervortretenden geographisch gerichteten Merkmalsvariation scheint eine solche innerhalb des weitausgedehnten südkrainisch-zentralasiatischen Areals der Unterart renardi nicht vorhanden zu sein. Dies bedeutet jedoch bei weitem nicht, dass für renardi eine absolute Einförmigkeit der Merkmale bezeichnend wäre. Im Gegenteil, wie schon MEHELY (1911a) darauf hingewiesen hat, variiert die Augengrösse und die Schnauzenform auch bei renardi, jedoch lässt sich eine Trennung der gross- und kleinäugigen Form aufgrund der Höhenlage ihrer Fundorte nicht durchführen. Obwohl BOULENGER's Befund (1893b, p. 759), wonach Exemplare mit einer Schuppenreihen-Zahl von 19 auch bei renardi vorkommen, bis heute alleinstehend in der Literatur ist, gilt seine Feststellung doch als ein Beweis für die Variation dieses wichtigen Merkmals im Rahmen dieser Unterart.

Für eine durch die Höhenlage des Habitats bestimmte Merkmalsvariation scheinen die sowohl das transkaukasische Gebiet (bis zu einer Höhe von 2700 m im Elburs-Gebirge) als auch die höher liegenden Regionen des zentralasiatischen Raumes bewohnenden Bestände charakteristisch zu sein. Die Unterart ebneri, die auch als "asiatische Bergform" bezeichnet werden kann, lässt sich vor allem durch eine niedrigere Zahl der Ventralia und Subcaudalia von renardi unterscheiden. (Es muss jedoch hinzugefügt werden, dass die Unterart ebneri von KNOEPFFLER und SOCHUREK [1955] nur aufgrund der Farbe und Bezeichnung von den übrigen abgetrennt wurde.) Die Herausformung des Merkmalskomplexes, der die Unterart ebneri kennzeichnet, müsste danach in zwei weitentfernten Gebirgsgegenden vor sich gegangen sein.

Schwieriger sind die für zwei weitere Unterarten bezeichnenden Merkmalskomplexe zu deuten. Die die westliche Hälfte der Balkan-Halbinsel - also ein selbständiges Areal - bewohnende grossäugige Form, die von MEHELY im Jahre 1911 als eine selbständige Art, macrops, abgetrennt wurde, hat einige wichtige Merkmale der an ihr Areal angrenzenden Unterart rakosiensis, wie z.B. die Zahl der Schuppenreihen (19). Neben diesen gemeinsamen Merkmalen besitzt aber macrops eine Reihe nur auf sie charakteristische Eigentümlichkeiten: grosse Augen, abweichender Schädelbau und Auflösung der Syncipitalschilder. Obwohl auf der Balkan-Halbinsel macrops Gebirgsgegenden bewohnt, kann sie jedoch nicht als eine reine Bergform betrachtet werden. Auf der Adria-Insel Krk (vormals Veglia) wurde sie weit unter einer Höhengrenze von 400 m gesammelt (nach KRAMER 1961, p. 643),

Völlig anderer Natur sind jene Eigentümlichkeiten, die die in der Südwest-Türkei (bei Elmali) beheimatete Unterart anatolica charakterisieren. Es soll vor allem darauf hingewiesen werden, dass Ventralia und Subcaudalia in niedrigster Zahl bei dieser Unterart vorhanden sind. Ausserdem ist anatolica die einzige Unterart, die in ihrem Kopfschild ein Interparietale besitzt. Sie bewohnt Schutt- und Geröllhänge mit Karstvegetation in einer Höhe von 1650 bis 1750 m. Anatolica, die als selbständige Unterart nicht allgemein anerkannt wurde, gilt ebenfalls für eine typische Bergform des ursinii-Formenkreises.

MERKMALSPROGRESSION

Werden nun sämtliche Merkmale, die innerhalb des riesigen Areal des Formenkreises V. ursinii einer engeren oder weiteren Variation unterworfen sind, auf ihre Progressivität untersucht, so lässt sich folgendes feststellen.

Zahl der Schuppenreihen (zwischen dem 30. und 40. Ventrals): Es unterliegt keinem Zweifel, dass jene Arten der Gattung, die spezialisierte Merkmale aufweisen - wie z.B. einen hornartigen Fortsatz auf der Schnauzenspitze - eine höhere Zahl von Schuppenreihen besitzen, als jene, die keine solchen spezialisierten Merkmale haben.

Zahl der Ventrals und Subcaudalia: Nach SAINT GIRONS (1978) muss die Zunahme der Zahl beider Schilder sowie die der Körpergrösse als eine evolutive Progression bewertet werden. "L'augmentation du nombre des plaques ventrales est liée à l'augmentation de la taille et, dans l'ensemble, celle-ci croît des espèces "primitives" aux espèces "évoluées". Toutefois, dans certains cas, la tendance à l'augmentation de la taille peut s'inverser sous l'effet d'une forte pression de sélection. Cette diminution secondaire de la taille entraîne une diminution du nombre des rangées d'écaillés dorsales, mais non du nombre des plaques ventrales" (loc. cit. p. 593).

Aufgrund einer tiefgreifenden Analyse eines umfangreichen Schlangenmaterials gelang es WERNER (1899) mit aller Klarheit festzulegen, dass die Zunahme der Zahl bestimmter Kopfschilder sowie die Aufteilung von einheitlichen Schildern in mehrere, bzw. die Abspaltung von kleinen akzessorischen Schildchen, als ein evolutiver Fortschritt bedeutet werden muss. WERNER's Auffassung wurde auch von MÉHELY (1911b) unterstützt. Auch er betonte: ". . . es ist einleuchtend, dass auch in diesem Falle das Zerfallen der Kopfschilder, ihre Auflösung in kleinere Schilder und Schuppen den Weg einer evolutiven Progression bedeutet" (loc. cit. p. 221 - ungarisch).

Ein einheitliches Frontale oder zwei einheitliche Parietalia sind daher als Zeichen eines primitiven Zustandes zu deuten. Die Zunahme der Zahl der Lorealia, Supralabialia, Sublabialia sowie die der Schuppenreihen unter dem Auge sind alle Zeichen einer Progression.

Augengrösse: Die sich mit der Vergrößerung der Augen parallel vollzogenen Umwandlungen in verschiedene Eigentümlichkeiten der Unterart macrops beweisen eindeutig, dass die Vergrößerung der Augen unter allen Umständen einen evolutiven Fortschritt bedeutet.

Schädelbau: Es gibt zwei Typen des Schädelbaues innerhalb des Formenkreises (vgl. MÉHELY 1911a). Bei der mitteleuropäischen Unterart rakosiensis sowie der südrussischen renardi und - nach eigenen orientierenden Untersuchungen auch bei der zentralasiatischen ebneri* - ist die Hirnkapsel hinter den Postfrontalia von gleicher Breite und in der Parietalgegend abgeflacht. Demgegenüber ist die Hirnkapsel bei der grossäugigen macrops hinter den Postfrontalia nach hinten zu verengt, in der Parietalgegend gewölbt. Es kann daran nicht gezweifelt werden, dass letzterwähnter Typ als progressiv gilt. Nebenbei soll darauf hingewiesen werden, dass die primitiveren Typen (Archaeolocerta) auch unter den Eidechsen einen abgeflachten, während die höherentwickelten Formen (Neolacerta) einen mehr gewölbten Schädel besitzen (MÉHELY 1907).

Turbinale: Bei sämtlichen Unterarten, die durch einen primitiveren Typ des Schädelbaues ausgezeichnet sind, trägt das Turbinale an seinem Vorderrand zwischen dem vorderen und lateralen Fortsatz zwei scharfe Spitzen, sein vorderer Fortsatz ist lang und scharf zugespitzt. Bei macrops ist das Turbinale anders gebaut: sein Vorderrand trägt nur eine mittlere, stumpfe Hervorragung, sein vorderer Fortsatz ist kurz, lanzettförmig. Dieser letzte Typ muss aller Wahrscheinlichkeit nach als progressiver bewertet werden.

Ökologie: Stenözie ist im Vergleich zur Euryözie als ein evolutiver Fortschritt zu deuten, eben dann, wenn die Einschränkung der ökologischen Plastizität einen Nachteil für den betreffenden Organismus bedeutet. Stenöke Formen sind in höherem Grade spezialisiert als solche, die euryök sind (KÜHNELT 1965, BÖHME 1978).

* Das Exemplar, das im Jahre 1957 bei Dzhambul (Kasachstan) gesammelt wurde und die Inv.No. 149-1957 des Zoologischen Instituts und Museums der Akademie der Wissenschaften der Sowjetunion (Leningrad) hat, gelangte als Geschenk genannten Institutes durch die Vermittlung von Prof. S.A. CHERNOV in unsere Sammlung.

PHYLOGENETISCHE RANGORDNUNG DER EINZELNEN GLIEDER DES FORMENKREISES

Werden die einzelnen Taxa des ursinii-Formenkreises auf ihre phylogenetische Entwicklungsstufe geprüft, und zwar aufgrund der sie bezeichnenden Merkmale, so ergibt sich folgende Reihe:

Am primitivsten, d.h. auf der niedrigsten Stufe der Evolution des Formenkreises stehend scheint die Unterart anatolica zu sein, wenigstens in Hinsicht auf ihre numerischen Merkmale. Die niedrigste Zahl der Ventralia und Subcaudalia ist für sie bezeichnend. Ausserdem hat sie auch die urtümliche Schuppenzahl von 19 unverändert bewahrt, während alle asiatischen Angehörigen der Art ursinii durch 21 Schuppenreihen ausgezeichnet sind. Das Auftreten eines Interparietale in der Kopfbeschilderung bedeutet jedoch eine Progression, ebenso wie der in Gebirgegegenden liegende Habitat,

Obwohl sämtliche morphologische Merkmale der Unterart ursinii als primitiv bewertet werden müssen, bedeutet die Ökologische Stenözie der Unterart eine hochgradige physiologische Spezialisierung.

Obwohl im Grunde genommen auch für die Unterart rakosiensis ebenfalls als primitiv bewertende morphologische Merkmale charakteristisch sind, treten bei dieser schon Merkmale mit mehr oder weniger grösserer Häufigkeit auf und deuten schon einen phylogenetischen Fortschritt. Die Zahl der Schuppenreihen beträgt im allgemeinen 19, 14% der Individuen besitzt aber schon 21 Reihen. Die Zahl der Ventralia und Subcaudalia ist sichtlich höher als bei ursinii. Frontale und Parietalia sind einheitlich, Schädelbau und Turbinale dem Grundtypus ähnlich. Wenn auch nicht euryök, Stenözie weniger stark ausgeprägt als bei ursinii.

Zahlreiche progressiv zu deutende Merkmale lassen sich im Merkmalskomplex der Unterart renardi finden. Zahl der Schuppenreihen 21 - praktisch ausnahmslos. Zahl der Ventralia und Subcaudalia sowie jene anderer Schilder (Lorealia, Supra- und Sublabialia) die grössten innerhalb des Formenkreises. Auch die Aufteilung der Parietalschilder ist bei dieser Unterart fortgeschritten, nach SAINT GIRON (1978) bei 23% der Individuen vorhanden. Trotz der hinsichtlich fast aller morphologischer Merkmale vollzogenen Progression hat der Schädelbau und die Gestalt der Turbinalia den urtümlichen Typus beibehalten. In ökologischer Hinsicht gilt diese Unterart - wenigstens in seiner Gesamtheit - als weitgehend euryök (ALEKPEROV 1982).

Während die oben aufgezählten vier Unterarten aufgrund der Progressivität ihrer morphologischen Merkmale in eine "orthogenetische" Reihe gestellt werden können, lassen sich folgende Unterarten sowohl durch primäre, urtümliche als auch progressive Merkmale charakterisieren.

Die als Bergform geltende Unterart ebneri scheint hinsichtlich der Zahl der Ventralia und Subcaudalia auf einer niedrigeren Stufe der Evolution zu stehen, als die Unterart renardi, in einigen anderen Merkmalen, wie die Aufteilung der Parietalia (nach SAINT GIRON [1978] bei 36% der Individuen vorhanden) sowie die Zahl der Subocularia (bei 29 % der Individuen in anderthalb Reihen stehend), hat aber sie eine höhere Stufe der Evolution erreicht.

Das Nebeneinander-Auftreten von primitiven und progressiven Merkmalen im Merkmalskomplex einer Unterart (sog. Heteropistase) hat seinen höchsten Grad bei macrops erreicht, wie darauf schon von MEHELY (1911a) hingewiesen wurde. Die Vergrößerung der Augen, die jedoch in den verschiedenen Beständen nicht denselben Grad erreicht, der allein stehende Typ des Schädelblaus sowie der Turbinalia und die weitgehende Auflösung der Syncipitalschilder sind zweifellos alle als progressive Merkmale zu deuten. Neben all diesen progressiven Merkmalen hat die Unterart macrops auch mehrere primitive Charakterzüge bewahrt, wie die niedrige Zahl der Schuppenreihen (19) sowie die der Ventralia und Subcaudalia.

MÖGLICHE WEGE DER EVOLUTION INNERHALB DES FORMENKREISES

Wird nun die erreichte Evolutionshöhe im Zusammenhang mit der geographischen Lage und Ausbreitung des Areals der betreffenden Unterart bewertet, so ergibt sich ein scheinbarer Widerspruch zwischen den beiden. Jene Unterart nämlich, die zahlreiche progressive Merkmale in ihrem Merkmalskomplex enthält, renardi, bewohnt das ursprüngliche Verbrei-

tungsgebiet, das wohl begründet postulierte Entwicklungszentrum der ganzen Gattung. Andererseits, die aufgrund einer ganzen Reihe von primitiven Merkmalen als urtümlich zu bezeichnende Unterart, ursinii, bewohnt Gebiete, die am weitesten entfernt vom Entwicklungszentrum liegen. Die Unterart rakosiensis, die aufgrund ihrer Merkmale schon einige Zeichen des evolutiven Fortschrittes zeigt, besitzt ein, dem Entwicklungszentrum näher liegendes Areal.

Im grossen und ganzen scheint eine von dem Westen nach dem Osten gerichtete orthogenetische Evolution von der viele primitive Züge der Gattung bewahrten Form (ursinii) bis zu der am weitesten fortgeschrittenen Unterart (renardi) zu führen.

Aber nicht nur die erwähnte Unterart, ursinii, bewohnt ein vom Entwicklungszentrum weitentferntes Areal, sondern auch die ebenfalls durch primitive Merkmale charakterisierte Unterart anatolica (Elmalı in der Südwest-Türkei). Daran ändert nichts, dass anatolica den asiatischen Kontinent nicht verlassen hat.

Die beiden bisher nicht erwähnten Unterarten, die asiatische ebneri und die europäische macrops enthalten in ihrem Merkmalskomplex neben primitiven, bzw. nicht weit fortgeschrittenen Merkmalen auch solche, die innerhalb der Gattung als die am meisten progressiv gelten (wie die Auflösung der Syncipital-, bzw. Parietalschilder. Von diesen beiden heteropistatisch zu betrachtenden Unterarten ist die eine - ebneri - eine ausgesprochene Bergform, während sich die andere - macrops - in dem Zustande befindet sich zu einer Bergform zu entwickeln.

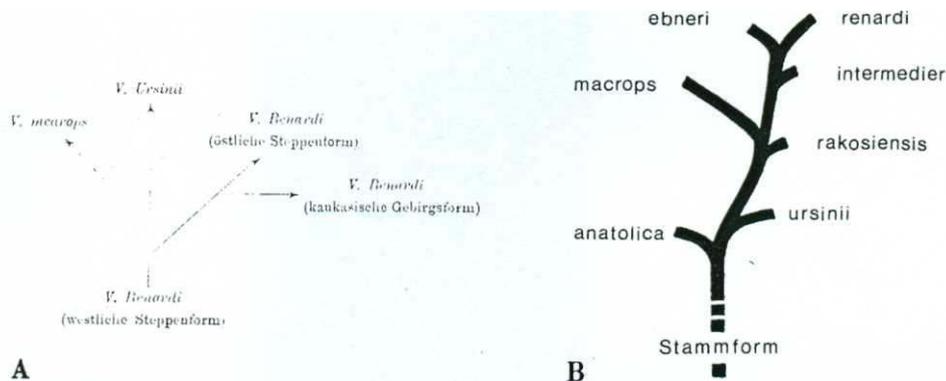


Abb. 2. Versuch einer hypotetischen Darstellung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb des V. ursinii-Formenkreises

A: nach MEHELY 1911a, p. 234; B: nach Verfassern

Wie ist nun der scheinbare Widerspruch zwischen der im Laufe der Evolution erreichten Entwicklungsstufe und dem Verharren im Entwicklungszentrum, bzw. Verlassen desselben, zu deuten. Es kann kaum daran gezweifelt werden, dass als irgendwann im Quartär eine Ausbreitung nach dem Westen begonnen hat, Vipera ursinii auch im Entwicklungszentrum (d.h. im jetzigen Areal von renardi) ausschliesslich primitive Merkmale besass. Die am weitesten nach dem Westen, bzw. dem Südwesten vorgedrungenen Bestände, die im späteren Verlauf des Quartärs - wohl möglich infolge der inzwischen aufgetretenen Vereisungen - isoliert wurden, bewahrten ihren primitiven Merkmalskomplex bis zum heutigen Tage. Es kann angenommen werden, dass unter dem Einfluss der durch die veränderten ökologischen Faktoren hervorgerufenen Stenözie sowie infolge der Unterbrechung einer Panmixie mit den anderen Beständen der Art, die Unterarten anatolica und ursinii ihre Fähigkeit zu einer Weiterentwicklung eingebüsst haben.

Dasselbe betrifft, wenn auch in etwas beschränkterem Masse, auch die Unterart rakosiensis, die sich von den westlichen und östlichen Beständen isolierend den Lebensbedingungen des Tieflandes angepasst und zu einer Tieflandform entwickelt hat.

Im Gegensatz zu diesen beiden Unterarten, die auf einer niedrigeren Stufe der Evolution stehengeblieben sind, ging die evolutive Progression im weitausgedehnten, zusammenhängenden Areal der Unterart renardi - das dem Entwicklungszentrum entspricht - unbehindert voran.

Die Unterschiede, die in der erreichten Evolutionshöhe zum Ausdruck gekommen sind (Abb. 2), wären also folgenderweise zu deuten (SCHWARZ 1936, STUGREN 1957, GASC 1968, STUGREN und KOHL 1980, VANCEA et al. 1985). In der Zeitspanne als die erste nach dem Westen gerichtete Ausbreitungswelle in Bewegung kam, standen die Bestände, die das vom Südosteuropa bis Zentralasien reichende Entwicklungszentrum bewohnten, auf einer niedrigen Stufe der Evolution. Wie sich WETTSTEIN (1929) zutreffend ausdrückte, war V. renardi damals eine "flüssige" Art (loc. cit. p. 420).

Als dann in einer der nächstfolgenden Interglacial-Perioden die zweite Ausbreitungswelle begann, war die erreichte Evolutionshöhe jene, die die rezente Unterart rakosiensis charakterisiert. Und schliesslich, als die dritte - und letzte - nach dem Westen gerichtete Ausbreitungswelle Moldavien und Dobrudscha erreichte, stiss sie dort auf rakosiensis-Populationen, und es erfolgte eine Intergradation zwischen den beiden Formen;

In Asien soll sowohl im Kaukasus-Gebiet als auch im Altai-Gebirge je ein nach dem Süden, aber sogleich in die Gebirgsgegenden führendes Vordringen der sich von den damaligen Populationen der Unterart renardi lösenden ebneri-Bestände erfolgt sein. Nach der Trennung der asiatischen Bergform ebneri hat sich renardi noch ein wenig weiterentwickelt (u. a. die Zahl der Ventralia und Subcaudalia hat sich weiter erhöht).

Es besteht aber auch eine andere Deutungsmöglichkeit für die innerartliche Evolution. Es lässt sich annehmen, dass am Anfange des Quartärs, als die klimatischen und anderen Bedingungen für die, noch auf einer niedrigeren Stufe der Evolution stehende V. ursinii zusagend geworden sind, sich die Art in allen ihr zusagenden Gebieten ausbreitete - bis zu den französischen Basses Alpes und den italienischen Abruzzos sowie bis zur Südwest-Türkei (REUSS 1935). Als dann die aufeinanderfolgenden Vereisungen eingetroffen waren, konnte sich die Art nur in einigen isolierten, aber für sie noch immer zusagenden Gebieten aufrechterhalten, während sie aus allen ihr nicht entsprechenden Gebieten verschwand. So fanden die eigentlichen Steppenbewohner Südost-Europas und Zentralasiens auf den subalpinen Rassen der Basses Alpes und Abruzzos sowie in der Südwest-Türkei eine Zuflucht, weiterentwickeln konnten sie sich aber nicht.

Die in dem niederösterreichischen Donau-Gebiet und im Karpatenbecken ansässig gewordenen bedeutend grösseren Populationen entwickelten sich aber bis zur Stufe der Unterart rakosiensis. Die in einer der letzten Kälteperioden eintretenden Klimaverschlechterungen hatten weitere Isolationen auch im Areal dieser Unterart zur Folge.

Es ist anzunehmen, dass ähnlicherweise wie sich ebneri von der tieferliegenden Gebiete bewohnenden renardi abgetrennt, sich auch macrops von der Tieflandform rakosiensis allmählich abgelöst hat.

Der Unterschied zwischen den beiden Deutungsmöglichkeiten der innerartlichen Evolution von V. ursinii besteht grundsätzlich darin, dass während die erste eine evolutive Progression nur innerhalb des Areals von renardi für möglich hält, betrachtet die zweite eine Weiterentwicklung auch im Laufe des Quartärs besiedelten - "neu eroberten" - Gebiete nicht für ausgeschlossen.

LITERATUR

ALEKPEROV, A. M. (1982): The present State of rare and threatened species and subspecies of herpetofauna Azerbaidzhán. - Vertebr. hung., 21: 19-24.

BANNIKOV, A.H., DAREVSKII, I. S., ISHCENKO, V. G. RUSTAMOV, A. K. et SHCHERBAK, N.N. (1977): Opredelitel' zemnovodnykh i presmykayushchikhsya fauny SSSR. - Izdatel' stvo "Prosveshchenie" Moskva: 414 pp.

BARAN, I. (1977): Türkiye yılanlarının taksonomik revizyonu ve cografi dagilisleri. - Türk. Bilims. Arast. Kr., Ankara: DC + 177 pp.

- BESCHKOV, Wl. (1973): Über die subgenerische Zugehörigkeit der bulgarischen *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) (Serpentes). - *Izv. zool. Inst. Sof.*, 37: 103-112 (bulgarisch, mit russischer und deutscher Zusammenfassung).
- BILLING, H. (1985): Beschreibung eines weiteren Exemplares von *Vipera ursinii anatolica* Eiselt et Baran, 1970 (Serpentes: Viperidae). - *Salamandra*, 21 (1): 95-97.
- BOLKAY, St. J. (1913): Additions to the Fossil Herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial Periode. - *Mlitt. Jahrb. Kgl. Ung. Geolog. Reichsanst.*, 21: 217-230.
- BOULENGER, G.A. (1893a): On a little-known European Viper, *Vipera ursinii*, Bonap. - *Proc. zool. Soc. Lond.* : 596-599.
- BOULENGER, G.A. (1893b): On *Vipera renardi*, Christoph. - *Proc. zool. Soc. Lond.* : 757-760.
- 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.*, 16: 256-266.
- BRUNO, S. (1967a): La *Vipera ursinii* (Bonaparte 1835) in Italia (Quinto contributo alla conoscenza degli Ofidi italiani). - *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, 15: 105-125.
- BRUNO, S. (1967b): I serpenti europei della collezione Edoardo de Betta conservata nel civi-co Museo di storia naturale di Verona. Considerazioni sui serpenti d' Italia (IV contributo alla conoscenza degli Ofidi italiani). - *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, 15: 173-211.
- BRUNO, S. et MAUGERI, S. (1977): Rettiii d'Italia. Serpenti. - "Martello-Giunti", Firenze: 207 pp.
- BURESCH, Iw. et ZÖNKOW, J. (1934): Untersuchungen über die Verbreitung der Reptilien und Amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. II. Schlangen. - *Izv. tsarsk. prirodonauch. Inst. Sof.*, 7: 106- 188 (bulgarisch, mit deutscher Zusammenfassung).
- CHERNOV, S.A. (1959): "Fauna Tadzhikskoi SSR". Vol. 28: Presmykayushchiesya. - *Trudy Inst. Zool. Parazit.*, Dushanbe: 203 pp.
- DELY, O. Gy. et STOHL, G. (1984): Weitere Beiträge zur Kenntnis des *Vipera ursinii*-Formenkreises (Viperidae). - *Vertebr. hung.*, 22: 15-46.
- EISELT, J. (1976): Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei Bemerkenswerte Funde von Reptilien, II. - *Annl. naturh. Mus. Wien*, 80: 803-814.
- EISELT, J. et BARAN, J. (1970): Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei: Viperidae. - *Annl. naturh. Mus. Wien*, 74: 357-369.
- ENTZ, G. (1888): Beiträge zur Herpetologie Siebenbürgens. - *Orvos-Term. tud. Ért.*, 10 (1): 124-135.
- GASC, J. P. (1968): Morphologie des hémipénis chez *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte) et discussion biogéographique sur la répartition des espèces du genre *Vipera* en Europe occidentale. - *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 40 (1): 95-101.
- KNOEPFFLER, Ph. et SOCHUREK, E. (1955): Neues über die Rassen der Wiesenotter (*Vipera ursinii* Bonap.). - *Burgenl. Heimatbl. Eisenstadt*, 17_(4): 185-188.
- KRAMER, E. (1961): Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxionomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909. - *Revue suisse Zool.*, 68(41): 627- 725.
- KÜHNELT, W. (1965): Grundriss der Ökologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. - VEB G. Fischer Verlag, Jena: 402 pp.
- MÉHELY, L. (1907): Archaeo- und Neolacerten (Erwiederung an die Herren G. A. Boulenger, F.R.S. und Dr. F. Werner). - *Annl. hist.-nat. Mus. natn. hung.*, 5:469-493.
- MÉHELY, L. (1911a): Systematisch-phylogenetische Studien an Viperiden. - *Annl. hist.-nat. Mus. natn. hung.*, 9: 186-243.
- MÉHELY, L. (1911b): Szervezeti rendellenességek, mint a származástan utmutatói (Organische Unregelmässigkeiten, als Wegweiser der Abstammungslehre). - *Mat. természet-tud. Ért.*, 29: 214-228 (ungarisch).
- REUSS, F.A.T. (1935): Europäische Giftschlangen. - *Deutsche Almanach Aquar.-Terrar. Freude*: 145-166.
- SAINT GIRONS, H. (1952): Etude biogéographique des Serpents paléarctiques. - *C. r. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 250: 50-67 (nicht im Original gesehen).
- SAINT GIRONS, H. (1978): Morphologie externe comparée et systématique des Vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). - *Revue suisse Zool.*, 85: 565-595.
- SAINT GIRONS, H. (1980): Biogéographie et évolution des Vipères européennes. - *Cr. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 496: 146-172.

- SCHWARZ, E. (1936): Untersuchungen über Systematik und Verbreitung der europäischen und mediterranen Ottern. - In: Die europäischen und mediterranen Ottern und ihre Gifte. - (Behringwerk.-Mitt.) Selbstverlag d. Behringwerke, Marburg-Lahn, 7: 159-362.
- STUGREN, B. (1955): La vipère de steppe, *Vipera ursinii* (Bonap.) de Finatele Clujului. -Studii Cerc. stiint. Cluj, Ser. II. 6: 59-77 (rumänisch, mit russischer und französischer Zusammenfassung).
- STUGREN, B. (1957): Considérations sur les temps glaciaires et l'origine de la faune herpétologique de la République Populaire Roumaine. - Bul. st. Acad. sect. biol. st. agr. (zool.), 9 (1): 35-47 (rumänisch, mit russischer und französischer Zusammenfassung).
- STUGREN, B. et KOHL, St. (1980): Synökologische Gliederung und Ausbreitungsgeschichte der Amphibien und Reptilien Südosteuropas. - Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. R., 29 (1): 179-186.
- VANCEA, St. et IONESCU, V. (1954): Contributions à l'étude de la vipère de steppe. - Revta Univ. Al. I. Cuza Inst, politeh. Iasi, 1 (1-2): 241-248 (rumänisch, mit russischer und französischer Zusammenfassung).
- VANCEA, St., SAINT GIRONS, H., FUHN, I.E. et STUGREN, B. (1985): Systématique et répartition de *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) (Reptilia, Viperidae), en Roumanie. -Bijdragen tot de Dierkunde, 55 (2): 233-241.
- WERNER, Fr. (1899): Phylogenetische Studien über die Homologien und Veränderungen der Kopfschilder bei den Schlangen. - Arbeiten a. d. zool. Institut zu Wien, 11 (2): 117-162.
- WETTSTEIN, O. (1929): Stammesgeschichtlich interessante Schlangen-Aberrationen. - Biol. generalis, Wien, 5 (3): 411-426.

Anschrift der Verfasser: Dr. O. Gy. DELY
und
Dr. G. STOHL
Zoologische Abteilung
Ungarisches Naturwissenschaftliches
Museum H- 1088 Budapest
VIII. Baross u. 13.
Ungarn