

Chorologie und Differenzierungsgeschwindigkeit brasilianischer *Liolaemus*-Arten (*Sauria*, *Iguiguidae*)

Paul Müller und H. Steiniger

The some 50 species of the South American ground lizards of the genus *Liolaemus* occur from the Andean Puna-Highlands to the moist *Nothofagus*-forests of Chile and cold steppes of Patagonia and even in the subtropical and tropical Restinga and coastal dune regions of East Brazil.

Two allopatrically distributed species, *L. lutzae* (Restinga of Rio de Janeiro and Guanabara) and *L. occipitalis* (coastal dunes of Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul and Uruguay) were thought to be "closest relatives" and in an ingenious study, by means of dating the postglacial phases of dune formations, VANZOLINI and AB'SABER (1968) tried to determine when the geographical separation of *L. occipitalis/lutzae* had taken place and thus *L. lutzae*'s rate of evolution. "Geomorphic data permit dating the spread of the ancestral population and the isolation of peripheral populations at some time between 3700 and 2500 B.P.". Although the existence of quaternary and post-glacial "coastal migration routes" is documented by many palaeontological, climatological and biogeographical findings, several facts contradict this attempt to date the spread of the original populations of *L. lutzae*.

There are really three species in Brazil, which constitute a superspecies-complex with the allopatric semispecies *lutzae*, *occipitalis* and *wiegmannii*. They are not only morphologically and chorologically different, but also prefer different biotopes and show different electrophoretic patterns in their proteins and esterases.

While the phylogenetic separation between *L. lutzae* and *wiegmannii* can be understood first of all as the disjunction of originally uniform populations, for *L. occipitalis* the immigration of preadapted ancestors into a habitat with special selective conditions has to be assumed. This means, however, that we can only roughly determine the point in time of this immigration and hence the rate of evolution of this species.

1. Einleitung und Problemstellung

Die südamerikanischen Erdleguane der Gattung *Liolaemus* kommen mit etwa 50 Arten vom andinen Puna-Hochland über die feuchten *Nothofagus*-Wälder Chiles und die Kältesteppen Patagoniens bis in die subtropischen und tropischen Restinga- und Küstendünen-Gebiete Ostbrasilien vor (MÜLLER 1976a, b). Neben euryöken Arten treten stenöke mit oftmals stark disjunctierten Arealen auf. Gerade diese Gruppe wurde in letzter Zeit intensiv untersucht, um über die Aufklärung ihrer Phylogenie, ökologischen Habitatbindung und Arealgeschichte einen Beitrag zur Entwicklungsgeschichte südamerikanischer Landschaften zu erhalten (vgl. Ausbreitungszentrenkonzept; MÜLLER 1969, 1973, 1977a, b). Das gilt auch für brasilianische Populationen dieser Gattung, die als "Restinga- oder Küstendünen-Arten" beschrieben wurden (DANSEREAU 1947, GLIESCH 192, JAKOBI 1977, MERTENS 1938, 1957, MÜLLER 1976b, VANZOLINI u. AB'SABER 1968).

Zwei allopatrisch verbreitete Arten, *L. lutzae* (Restinga von Rio de Janeiro und Guanabara) und *L. occipitalis* (Küstendünen von Parana, Santa Catarina, Rio Grande do Sul und Uruguay) galten dabei als "nächstverwandt", und VANZOLINI und AB'SABER (1968) hatten in einer ideenreichen Studie über eine Datierung der postglazialen Dünenbildungsphasen versucht, den Zeitpunkt der räumlichen Trennung von *L. occipitalis/lutzae* zu bestimmen. "Geomorphic data permit dating the spread of the ancestral population and the isolation of peripheral populations at some time between 3700 and 2500 B.P.". Obwohl die Existenz von quartären und postglazialen "Küstenwanderstraßen" durch eine Fülle von palaeontologischen, geomorphologischen, klimatologischen und biogeographischen Untersuchungsergebnissen belegt ist, spechen gegen die zeitliche Festlegung der Wanderung der Ausgangspopulationen von *L. lutzae* mehrere Tatsachen:

- a) Die Inselfaunen im Staat von São Paulo sind reine "Waldfaunen" (MÜLLER 1968, 1969).
- b) In den postglazialen Restinga- und Küstendünen-Landschaften von São Paulo fehlen offensichtlich isolierte Restpopulationen von *Liolaemus*.
- c) Eine Verbreiterung der Restinga im späten Postglazial war bei gering schwankenden Meeresspiegelständen (BIGARELLA 1965a, 1971, STEVENSON u. CHENG 1969) im Bereich der Granit- und Gneisblöcke der Serra do Mar vielerorts nicht möglich.
- d) Ältere (Würmglazial) Restinga-Expansionen überlagern die postglazialen (DELANEY 1963, 1966).
- e) Die Verwandtschaftsbeziehungen von *L. lutzae* und *L. occipitalis* zu anderen *Liolaemus*-Arten wurden bisher nicht genügend berücksichtigt.

In Wirklichkeit existieren in Brasilien drei Arten, die nach unserer Auffassung einen Superspezies-Complex bilden mit den allopatrischen Semispezies *L. lutzae*, *occipitalis* und *wiegmannii*. Sie unterscheiden sich nicht nur morphologisch und chorologisch, sondern auch in ihren Biotop-Präferenzen und dem elektrophoretischen Muster ihrer Proteine und Esterasen. Im Verlauf von mehreren Brasilienreisen (1969, 1974, 1976, 1977) konnte der erstgenannte Autor die brasilianische Verbreitung und Ökologie der *Liolaemus*-Arten näher untersuchen und zahlreiche Exemplare lebend nach Deutschland bringen, wo sie im Labor u.a. auch karyologisch und elektrophoretisch untersucht wurden.

2. Material und Methoden

Die Verbreitung der Arten wurde durch gezieltes Absammeln der Restinga- und Küstendünen-Landschaften vom südlichsten Rio Grande do Sul bis nach Rio de Janeiro weitgehend gesichert. Dennoch bleiben bei der Größe des Untersuchungsraumes einige chorologische Fragen über die exakten Nord- und Südgrenzen der drei Arten diskutierbar. Im September 1977 wurden nochmals alle (!) potentiellen Biotope von São Sebastiao (Staat São Paulo) bis Angra dos Reis (südl. Rio de Janeiro) abgesehen, ohne daß *Liolaemus*-Arten festgestellt wurden. Gleiches gilt für die Küste von Paraná (Oktober 1976); doch wurde die Art aus den Dünen bei Paranagua von JAKOBI (1977; vgl. MÜLLER 1976b) gemeldet. Belegstücke fehlen bisher aus den Staaten von Paraná und São Paulo. Dagegen sind alle von uns besprochenen Fundorte durch Belegstücke repräsentiert. Aut- und synökologische Studien wurden an der Terra typica von *L. lutzae* (Recreio dos Bandeirantes, Rio de Janeiro), an Fundplätzen von *L. occipitalis* (Tramandai, Jardim do Eden; Rio Grande do Sul; Florianopolis, Lagoa da Conceição, Santa Catarina) und von *L. wiegmannii* (Tapes, Rio Grande do Sul) in den Monaten September/Oktober 1974, 1976 und September 1977 durchgeführt. Für die elektrophoretische Auftrennung der Serumproteine wurden *Liolaemus*-Exemplare von folgenden Fundorten untersucht: Torres (4 Ex.), Rio Grande (4 Ex.), Tramandai (2 Ex.), Florianopolis (1 Ex.), Laguna (1 Ex.), Tapes (5 Ex.) und Rio de Janeiro (3 Ex.).

Die Elektrophorese wurde in der analytischen Trennkammer DEA 90 der Firma WTW, Weilheim, durchgeführt. Als Trennmedium diente Polyacrylamid, das in Glasröhrchen von 140 mm Länge und einem lichten Durchmesser von 6 mm einpolymerisiert wurde. Die Auftrennung der Proteine bzw. der Enzyme erfolgte vertikal mit dem von MAURER u. ALLEN (1972) erweiterten diskontinuierlichen Puffer- und Gelsystem von ORNSTEIN (1964) und DAVIS (1964).

Es wurden folgende auf jeweils 100.0 ml dest. Wasser aufgefüllte Stocklösungen angesetzt:

- (1) 36.6 g Tris-(hydroxymethyl)-aminomethan
48.0 ml 1 N HCl
0.23 ml N,N,N',N'-Tetramethyläthylendiamin
- (2) 28.0 g Acrylamid
0.735 g N,N'-Methylenbisacrylamid
- (3) 0.14 g Ammoniumpersulfat
- (4) 5.98 g Tris-(hydroxymethyl)-aminomethan
48.0 ml 1 N HCl
0.46 ml N,N,N',N'-Tetramethyläthylendiamin
- (5) 10.0 g Acrylamid
2.5 g N,N'-Methylenbisacrylamid
- (6) 4.0 mg Riboflavin
- (7) 40.0 g Sucrose (Saccharose)

Zur Polymerisation des kleinporigen Trenngels wurden die Stocklösungen (1), (2), dest. H₂O und (3) im Volumen-Verhältnis 1:2:1:4 gemischt. Zur Polymerisation des grobporigen Sammelgels wurde eine Mischung der Stocklösungen (4), (5), (6) und (7) im Verhältnis 1:2:1:4 angesetzt. Für das cap-Gel wurde das gleiche Mischungsverhältnis wie für das Sammelgel verwendet.

Die Höhe des Trenngels in den Glasröhrchen betrug 12 cm, die des Sammel- und cap-Gels jeweils 1 cm. Die Laufzeit für die elektrophoretische Trennung betrug bei einer Stromstärke von 2.5 mA pro Gelröhrchen etwa sieben Stunden. Als Elektrodenpuffer diente ein Tris-Glycin-Puffer (pH 8.3). Die Auftrennung erfolgte bei Zimmertemperatur (22-23°C).

Zur Gewinnung der Serumproben wurden die zu untersuchenden Tiere betäubt und dekapitiert, so daß Aorten und Carotiden durchschnitten wurden. Das herausströmende, gemischt venöse und arterielle Blut wurde mit einem kreisrunden Filterpapier (Durchmesser 5 mm) aufgesaugt. Nach einer abgewandelten Methode der direkten Disk-Gewebeelektrophorese von MITTELBACH, ANTL u. HAMBURGER (1969) bzw. MITTELBACH u. HAMBURGER (1969) fand der Probenauftrag auf das Gel in der Weise statt, daß die mit dem Blutserum vollgesogenen Rundfilter direkt auf das bereits polymerisierte Sammelgel aufgetragen wurden. Um eine Vermischung der Proben-Proteine mit dem Elektrodenpuffer zu vermeiden, wurde unmittelbar nach dem Probenauftrag ein cap-Gel darüber einpolymerisiert.

Von jedem Exemplar wurden mehrere Proben entnommen, um gleichzeitig die Aktivität allgemeiner Proteine sowie die Esterase-Aktivität aufzeigen zu können.

Die Anfärbung der allgemeinen Proteine erfolgte mit Coomassie Brilliant Blue R-250. Die Gele wurden sofort nach erfolgter Befreiung aus den Glasröhrchen in eine Lösung von 0.02% Coomassie Brilliant Blue R-250, 5% Methanol und 7% Essigsäure im Verhältnis 1:1:1 gegeben und über Nacht stehen gelassen.

Die Entfärbung erfolgte alle 8 bis 10 Stunden mit einem Lösungsgemisch von 5% Methanol und 7% Essigsäure. Die Auswertung der Gele erfolgte visuell über einem Leuchttisch. Zum Esterase-Aktivitäts-Nachweis wurden die befreiten Gele für 90 Min. in eine Lösung von 0.5 M Borsäure (pH 4.1) eingetaucht, um den pH-Wert im Gel für eine optimalere Esterase-Reaktion zu senken. Die Preinkubation in Borsäure erfolgte bei +4°C,

damit eine Diffusion der Proteine im Gel möglichst niedriggehalten wird (SIMS 1965). Danach wurden die Gele gründlich mit destilliertem Wasser gespült und in eine Lösung von 30 mg α -Naphthylacetat und 75 mg Fast Red TR-salt in 150 ml einer 0.1 M Phosphatpuffer-Lösung (pH 6.5) inkubiert (HUBBY u. LEWONTIN 1966). Nach etwa 2 Stunden waren die Esterase-Banden ausgefärbt. Ihre Auswertung erfolgte mit dem Densitometer DD 2 der Firma Kipp u. Zonen.

3. Verwandtschaft der brasilianischen *Liolaemus*-Arten

3.1 Morphologische Kriterien

Drei *Liolaemus*-Arten haben Brasilien, von Süden kommend (vgl. Diskussion) erreicht:

Liolaemus lutzae MERTENS

1938, *Liolaemus lutzae* MERTENS, Zool. Anz. 123: 221, fig. 1. Terra typica: Recreio dos Bandeirantes, Rio de Janeiro, Brasilien.

Liolaemus occipitalis BOULENGER

1885, *Liolaemus occipitalis* BOULENGER, Ann. Mag. Nat. Hist. (5) 15: 192. Terra typica: Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasilien.

Liolaemus wiegmanni (DUMÉRIL und BIBRON)

1837, *Proctotretus wiegmanni* DUMÉRIL und BIBRON, Exp. Gén. 4: 284. Terra typica: Chile (?).

Der von AHL (1925) aus Torres beschriebene *L. gleschi* wurde von MERTENS (1938) mit Recht in die Synonymie von *L. occipitalis* gestellt. Morphologisch lassen sich die drei Arten sehr gut trennen (MERTENS 1938, VANZOLINI u. AB'SABER 1968). Einige bisher zu wenig oder überhaupt nicht berücksichtigte Unterscheidungsmerkmale sollen hier nachgetragen werden:

Sowohl bei *L. lutzae* (52 untersuchte Ex.) als auch bei *L. wiegmanni* (27 untersuchte Ex.) ist ein mehrere Dorsalschuppen breiter brauner Rückenstreifen vorhanden, der sich vom Kopf bis zur Schwanzmitte deutlich abhebt, und in dessen Mitte bei *L. wiegmanni* eine feine, helle Vertebrallinie verläuft. Diese Vertebrallinie ist bei *L. lutzae* nur im vorderen Körperdrittel angedeutet. Bei beiden Arten wird das braune Dorsalband von zwei hellen Paravertebralbändern gesäumt. Der wesentliche Färbungsunterschied zwischen beiden Arten wird durch die Lage isolierter schwarzbrauner, hellumsäumter Flecken hervorgerufen, die bei *L. wiegmanni* perlchnurartig beiderseits der hellen Vertebrallinie aufgereiht sind, bei *L. lutzae* durch das braune Dorsalband getrennt sich den hellen Paravertebralbändern anschließen. Bei *L. occipitalis* fehlt das braune Dorsalband immer (349 untersuchte Ex.). Soweit dorsale Fleckenmuster auf den grauweißen Dorsalschuppen ausgebildet sind, treten sie niemals so markant in Erscheinung wie bei *L. lutzae* und *wiegmanni*.

Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmittle (*L. occipitalis*: 64-76; *L. lutzae*: 56-63; *L. wiegmanni*: 45-54) hat sich ebenfalls als gutes Unterscheidungsmerkmal bewährt. Dagegen können Kehlflecken, wie sie von VANZOLINI u. AB'SABER (1968) als Bestimmungskriterium für *L. occipitalis* angesehen wurden, bei manchen Populationen weitgehend fehlen.

Häufig findet man in der Literatur den Hinweis, daß *L. lutzae* wesentlich kleiner sei als *L. occipitalis*. "*L. occipitalis* is a larger form, specimens 65 mm long (snout to vent) being common; *lutzae* hardly reaches 50 mm" (VANZOLINI u. AB'SABER 1968). Eine Nachuntersuchung von Typus und Paratypus im Senckenberg-Museum (25.11.76) zeigte, daß die Mertens zur Beschreibung vorgelegenen Stücke Jungtiere waren. Die Größenangaben für *L. lutzae* müssen revidiert werden. Zwei derzeit lebend in Saarbrücken gehaltene Exemplare von der Restinga da Tijuca (Rio de Janeiro) besitzen eine mindestens 72 mm große Kopf-Rumpf-Länge und überragen damit auch *L. occipitalis*-Tiere aus Rio Grande.

3.2 Karyotyp

Untersuchungen von ESPINOZA u. FORMAS (1976) zeigten, daß die in Chile und Argentinien (Nahuel Huapi) sympatrisch verbreiteten *Liolaemus pictus* und *L. cyanogaster* ebenso wie der brasilianische *L. lutzae* einen Chromosomensatz von $2n = 34$ besitzen. "...the karyotypes show 6 pairs of macrochromosomes and 11 pairs of microchromosomes, of which the first pair is very large." Die von uns untersuchten *L. lutzae* (Rio de Janeiro), *L. occipitalis* (Rio Grande, Tramandai) und *L. wiegmanni* (Tapes, Rio Grande do Sul) besitzen den gleichen Chromosomensatz und Karyotyp. Damit ist erstmals auch für *L. occipitalis* und *L. wiegmanni* $2n = 34$ bestätigt. Dieser Chromosomensatz wurde auch bei Arten der Iguanidengattungen *Uma*, *Seelophorus* und *Anolis* gefunden. Da allgemein angenommen wird, daß die Evolution der neotropischen Iguaniden, ähnlich wie jene der cricetinen Nager (vgl. GARDNER u. PATTON 1976), durch eine Reduktion der Chromosomensätze gekennzeichnet werden kann (als "primitiv" gelten $2n = 36$ für Iguaniden), liegt die Vermutung nahe, daß der Karyotyp von *Liolaemus* durch "centric fusion" zustandegekommen ist. Diese Vermutung wird durch ein besonders großes Mikrochromosomenpaar gestützt.

3.3 Elektrophoretische Untersuchungsergebnisse

In Ergänzung zu den Untersuchungen der morphologischen Merkmale läßt sich anhand des allgemeinen Proteinmusters und des Esterase-Isoenzym-Musters des Blutserums das Vorhandensein dreier nah verwandter Spezies bestätigen.

3.31 Allgemeine Proteine

Das Verteilungsmuster der Proteine (Abb. 1) umfaßt 20 lokal getrennte Banden. Sie wurden fortlaufend nach ihrer Wanderungsgeschwindigkeit von der Kathode zur Anode durchnummeriert. Ein erster Vergleich des Verteilungsmusters der Proteinbanden der Exemplare von den sieben Fundorten (das Muster von Exemplaren eines Biotops zeigt weitgehende Übereinstimmung) zeigt, daß 11 Banden (Nr. 6, 8, 9, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19 und 20) bei allen untersuchten Tieren - wenn auch in unterschiedlicher Intensität und in geringfügigen Unterschieden in der Laufgeschwindigkeit - auftauchen. Die Banden Nr. 6, 18 und 20 treten in nahezu gleicher Intensität auf und scheinen Genus-spezifisch zu sein. Um diese Vermutung zu bestätigen, bedürfte es jedoch Untersuchungen verwandter Genera. Die Tiere aus Torres, Rio Grande, Tramandai, Florianopolis und Laguna weisen in ihrem Banden-Spektrum nahezu identische Banden auf, was die Zuordnung dieser Tiere zur Species *L. occipitalis* rechtfertigt. Das Muster für diese Art setzt sich aus 10 bis 12 Banden zusammen. Bei den Tieren aus Florianopolis fehlt Bande Nr. 19, bei dem einzigen untersuchten Exemplar aus Laguna ist die Bande Nr. 13 stärker ausgefärbt.

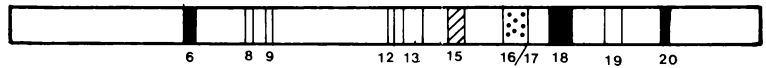
Das Verteilungsmuster der untersuchten Tiere der Population aus Tapes (= *L. wiegmanni*) ist bedeutend vielfältiger. Es zeigt insgesamt 18 scharf voneinander getrennte Proteinbanden. 11 dieser Banden entsprechen denen bei *L. occipitalis* (wenn auch Bande Nr. 19 viel näher zur Kathode liegt), sieben Banden sind neu aufgetreten. Zwei dieser sieben Banden hat die Population aus Tapes mit der Population aus Rio de Janeiro (= *L. lutzae*) gemeinsam, und zwar Bande Nr. 10 und 11. Bei *L. lutzae* kommen außerdem die 11 mit *L. occipitalis* und *L. wiegmanni* gemeinsamen Banden hinzu sowie eine sonst nirgends auftretende, intensiv ausgefärbte Bande Nr. 3. Darüber hinaus sind bei den Tieren der Population aus Rio de Janeiro die Banden Nr. 8, 9 und in besonderem Maße Bande Nr. 16 sehr intensiv durch die Behandlung mit Coomassie Brilliant Blue ausgefärbt. Diese Banden sind bei den Exemplaren von *L. occipitalis* und *L. wiegmanni* nur schwach angedeutet. Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen, die *L. lutzae* als gut diagnostizierbare "Art" erscheinen lassen, können also auch biochemisch-genetisch bestätigt werden.

Das Bandenspektrum aller drei Spezies umfaßt 11 gemeinsame Banden, während das von *L. wiegmanni* und *L. lutzae* über 13 gemeinsame Banden verfügt. Bei *L. occipitalis* treten keine spezifischen Banden auf, bei *L. lutzae* eine und bei *L. wiegmanni* sogar fünf.

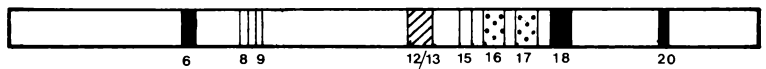
TORRES



RIO GRANDE



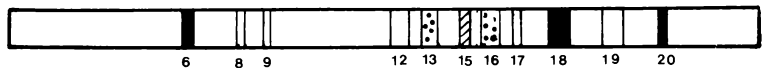
TRAMANDAI



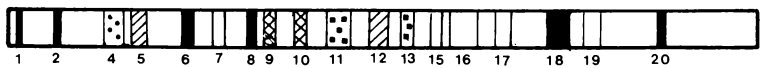
FLORIANOPOLIS



LAGUNA



TAPES



RIO DE JANEIRO

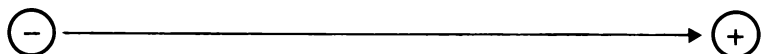
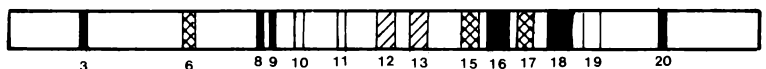


Abb. 1: Verteilungsmuster der Allgemeinen Proteine (Näheres im Text)

3.32 Esterasen

Alle untersuchten Blutserumproben waren Esterase-aktiv, was nach Untersuchungen von GORMAN u. DESSAUER (1966), WEBSTER, SELANDER u. YANG (1972) und WEBSTER u. BURNS (1973) mit Populationen der Iguaniden-Gattung *Anolis* zu erwarten war. Die densitometrischen Bilder zeigen die Abb. 2-8. Unter die jeweiligen Densitogramme wurde schematisch das Bandenverteilungsmuster gezeichnet und die Banden fortlaufend nach ihrer Wanderungsgeschwindigkeit im Gel von der Kathode zur Anode durchnummeriert.

Für die Populationen von *L. occipitalis* ergibt sich ein einheitliches Bild: Aktivitäts-Maxima nahe der Anode (Bande 13/14) und nahe der Kathode (Bande 1/2), sowie - in wechselnder Intensität - im Bereich von Bande 7; dazwischen treten einzelne schwach Esterase-aktive Banden auf (6, 8-12 und 16). Die sich ergebenden Bandvarianten in der Region von Bande 16 scheinen von einem polymorphen Esterase-Locus kontrolliert zu werden.

Die Population von *L. wiegmanni* aus Tapes zeigt ein typisches, aber von *L. occipitalis* deutlich unterscheidbares Bild der Esterase-Aktivität: Das Aktivitätsmaximum (bei Bande Nr. 15) entspricht etwa den Banden 13/14 bei *L. occipitalis*, liegt jedoch näher zur Anode hin; die Banden 1, 2 und 7 sind deutlich weniger intensiv als bei *L. occipitalis*; die Banden 3, 4 und 5 treten nur bei *L. wiegmanni* auf.

L. lutzae aus Rio de Janeiro läßt fünf monomorphe Banden erkennen. Die Aktivität im Bereich der Banden 1 und 2 ist noch geringer als bei *L. wiegmanni*; dagegen sind die Banden 7 und 8 intensiver ausgefärbt; Aktivitätsmaximum ist auch hier bei Bande 15.

3.4 Ökologisch-ethologische Kriterien

Die drei brasilianischen *Liolaemus*-Arten bevorzugen mehr oder weniger offene sandige Flächen und sind in der Lage, sich in den Sand einzugraben. Untersucht man die einzelnen Populationen genauer, so stellen sich bemerkenswerte artspezifische Besonderheiten heraus.

L. occipitalis besitzt eine ausgeprägte Jahresperiodizität, doch wissen wir bisher noch nichts über den jahreszeitlichen Verlauf seiner Spermiohistogenese. Nach einer Ruheperiode (April bis Juli) legen die Weibchen im Oktober/November zwei reinweiße Eier ab. Wo und unter welchen Feuchtigkeitsverhältnissen das geschieht, ist unbekannt (Terrarienbeobachtungen), doch vermutlich nicht im trockenen Dünen sand. Die Tiere leben ausschließlich auf rezenten, vom Wind bewegten Dünen, in die sie Wohnröhren graben, die oberflächlich meist rasch zugeschüttet werden. Die Gänge führen z.T. bis zum Grundwasserniveau. In Jardim do Eden (u.a. 3.9.1977) wurden bei 16°C (10°C) Außentemperatur und starker Insolation Tiere beobachtet, die auf niedrigen, durch breite Wasserbarrieren völlig isolierten Düneninseln Löcher ausbesserten. Die Gänge führten bis in etwa 40 cm Tiefe (8.6°C) und endeten fast immer im Stauwasser. Da die Tiere in ihrem Lebensraum zwischen Dünen, Sümpfen und Seen ständig von Überflutungen bedroht sind, interessierte naturgemäß auch die Frage, ob sie sich schwimmend über Wasser halten können, eine Frage, die für einen Sanddünenbewohner merkwürdig scheint. Am 4.9.77 wurden deshalb bei 16°C Wassertemperaturen mit je einem ♂ aus Jardim do Eden und Laguna "Schwimmversuche" im Labor des Instituto de Biociências der Universidade Federal de Rio Grande do Sul durchgeführt. Überraschenderweise stellte sich dabei heraus, daß sich die Tiere ohne größere Schwierigkeiten bis sechs Stunden über Wasser halten können.

Auf dem weißen Wanderdünen sand sind die Tiere durch ihre mimetische Färbung ausgezeichnet geschützt. Aufgescheucht jagen sie über den Sand, wühlen sich jedoch nach mehreren Metern blitzschnell in ihn ein, wobei eine charakteristische, deutlich sichtbare Schleife, die durch Schwanzbewegungen entsteht, das wenige Zentimeter unter der Oberfläche liegende Tier verrät. Von entscheidender Bedeutung für dieses rasche Eingraben sind sicherlich auch die Korngrößenverhältnisse des Dünen sandes. Korngrößenbestimmungen liegen von zahlreichen Dünen sanden vor (u.a. BIGARELLA 1965b, BIGARELLA et al. 1966, MARTINS 1967). Für die sehr einheitlichen Sande bei Tapes, dem Fundort von *L. wiegmanni*, fanden wir Korngrößen zwischen 1 mm (99.99%) und 2 mm (0.01%). Sandproben von Tramandai (Fundort von *L. occipitalis*) stimmten in der Korngrößenverteilung mit Angaben von MARTINS (1967) überein:

0.5 mm	: 11.27%
0.3 mm	: 70.31%
0.2 mm	: 14.69%
0.1 mm	: 2.35%
0.05 mm	: 0.01%

L. wiegmanni meidet die windbewegten Dünen völlig und lebt bei Tapes auf fossilen Dünen sanden, die wesentlich gröbere Körnung besitzen. Flüchtend graben sich die Tiere nicht sofort ein, sondern versuchen vorerst, das nächste Gebüsch oder den Schutz von *Cereus peruvianus* zu erreichen, von wo aus sie den Verfolger beobachten. Bei weiteren Fangversuchen graben sich die Tiere ebenfalls ein, jedoch keineswegs so vollkommen wie *L. occipitalis*. Häufig ragt das Schwanzende noch aus dem Sand heraus. In Hangböschungen legen die Tiere ihre Gänge immer im Schutze von Vegetation an. *L. wiegmanni* besitzt ebenfalls eine Winterruhe (April-Juli). Die Weibchen legen im Oktober/November zwei Eier.

Auch *L. lutzae* vergräbt sich bei Verfolgung nicht sofort im Sand, sondern versucht das nächstgelegene Kakteengebüsch (vgl. Beschreibung der Vegetation bei DANSEREAU 1947, RIZINI 1976, ULE 1901 u.a.) oder eine stachelbewehrte Zwergpalme zu erreichen. Am Recreio dos Bandeirantes (Rio de Janeiro) bauen die Tiere in die Uferböschungen fast 1 m tiefe

TORRES

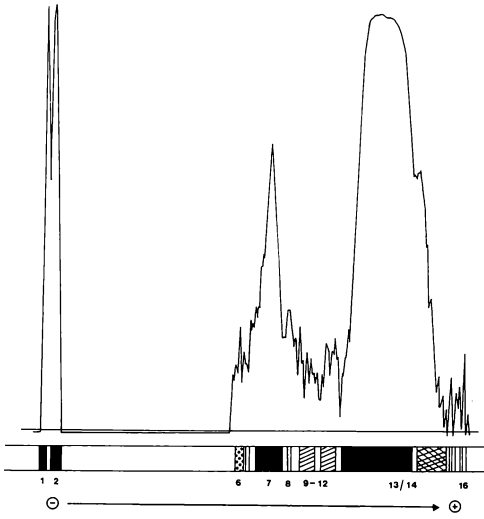
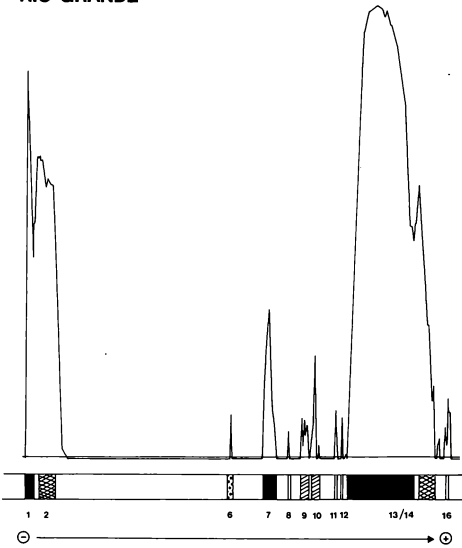


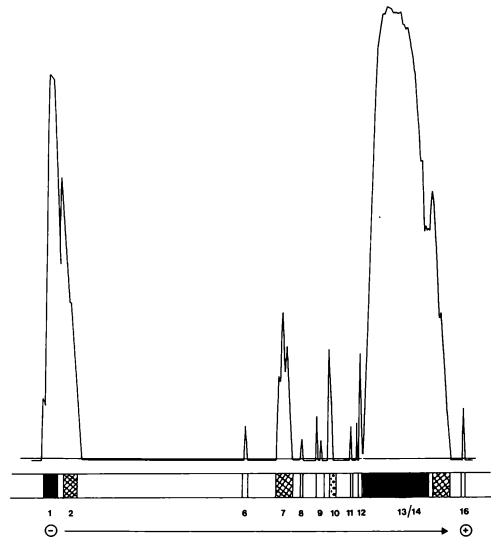
Abb. 2-8:

Densitogramme der Esterasen-Muster
der im Text besprochenen
Liolaemus-Populationen

RIO GRANDE



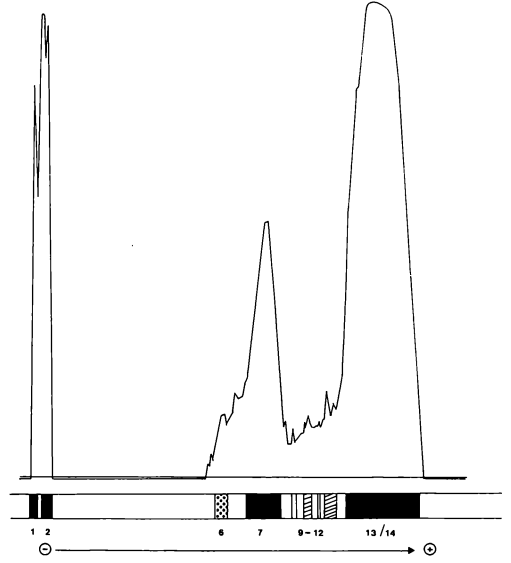
TRAMANDAI



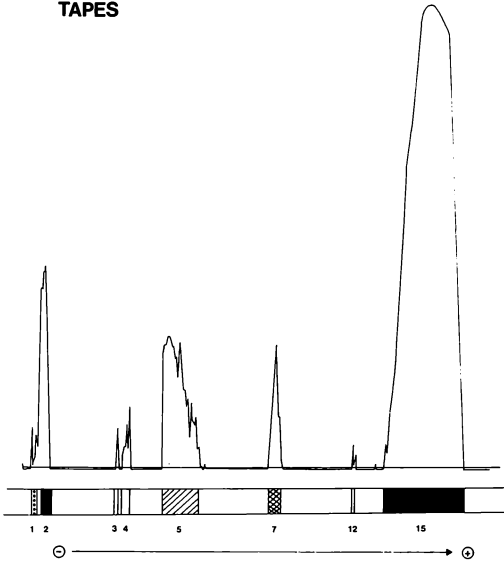
FLORIANOPOLIS



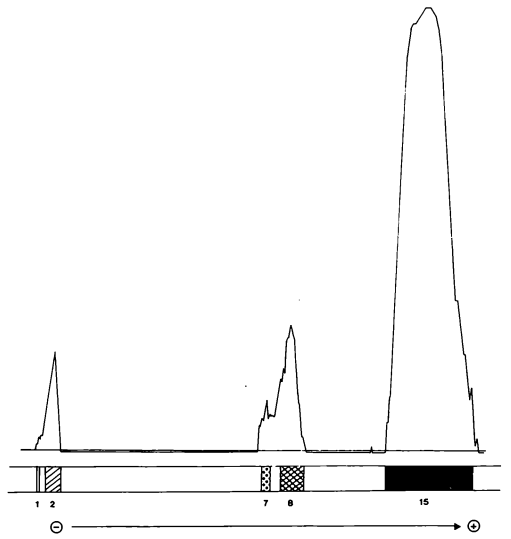
LAGUNA



TAPES



RIO DE JANEIRO



Gänge, in deren Nähe sie sich fast wie mitteleuropäische Zauneidechsen verhalten. An der Praia da Tijuca jagen sie über den offenen Sand, halten sich jedoch immer in der Nähe von Zwergpalmen auf. Unter abgerissenen und vom Wind zusammengetragenen *Ipomoea*-Resten findet man oft mehrere dicht beisammen. Erst bei intensiverer Verfolgung graben sie sich ein (Abb. 9, 10).

Von den drei Arten ist *L. occipitalis* zweifellos die ökologisch am stärksten an die Wanderdünen der Restinga angepaßte Art, während *L. lutzae* und *wiegmannii* echte Restinga-Arten, also stärker an den Gehölzgürtel in Küstennähe gebunden sind. *L. occipitalis* möchten wir deshalb als "Sanddünenart", *L. lutzae* als "Restinga-Art" (sensu stricto) bezeichnen. Die Fundorte von *L. wiegmanni* liegen ausnahmslos auf pleistozänen oder tertiären Sanden (z.B. Westufer des Lagoa dos Patos) oder an sandigen Flußufern. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß die Art in ihrem großen Verbreitungsgebiet auch andere Lebensräume besiedelt.



Abb. 9: Lebensraum von *Liolaemus occipitalis* bei Jardim do Eden (Rio Grande do Sul, 3.9.1977)



Abb. 10: Lebensraum von *Liolaemus wiegmanni* bei Tapes (Rio Grande do Sul, September 1976)

4. Verbreitung

In Abb. 11 ist die bisher bekannte Verbreitung der von uns als Semispezies eines Super-spezies-Komplexes (*wiegmannii*-Komplex) aufgefaßten *L. wiegmanni*, *L. occipitalis* und *L. lutzae* dargestellt. Fundorte, an denen Sympatrie oder gar Hybridisation vorliegt, sind unbekannt. Während die Verbreitung von *L. occipitalis* und *lutzae* in ihren Grundzügen, sind weitgehend geklärt ist, ergeben sich für *L. wiegmanni* noch zahlreiche chorologische Fragezeichen. Zweifellos beruht die Vermutung, daß die Art auch in Chile vorkommt (Terra typica), ebenso auf einer Verwechslung, wie der Hinweis auf eine patagonische Verbreitung bei BURT u. BURT (1931). "L. wiegmanni ist zweifellos eine nördlichere Form, die Mittel-argentinien bewohnt und bis nach Uruguay vordringt" (HELLMICH 1950, p. 352). LEMA u. FABIÁN-BEURMANN (1977) erwähnen *L. wiegmanni* von Rocha (Uruguay) aus der Uferregion der Laguna Garzón. Ein Exemplar aus der Prov. Buenos Aires (SMF 11147, leg. C. Berg), ohne nähere Fundangaben stimmt mit *L. wiegmanni*-Exemplaren aus Tapes überein.

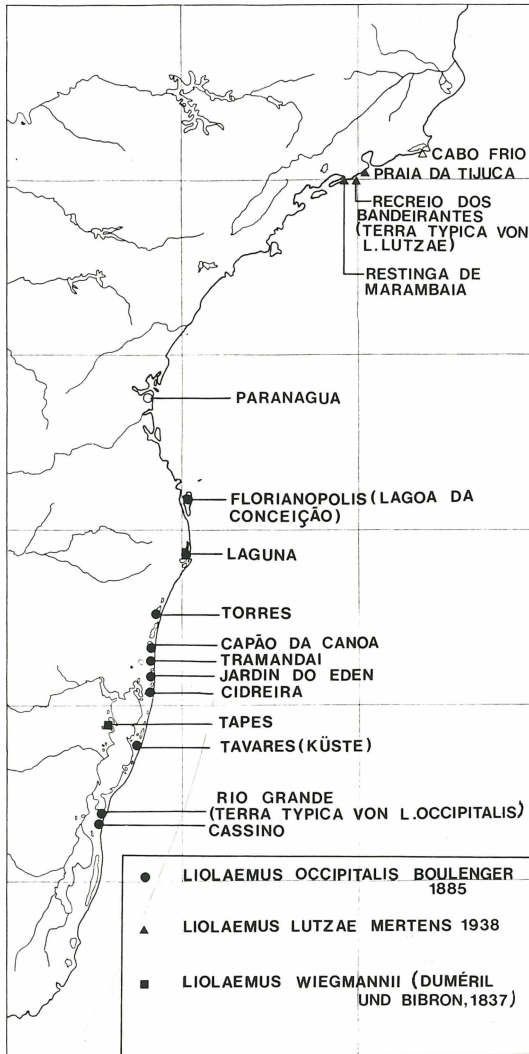


Abb. 11: Verbreitung der brasilianischen *Liolaemus*-Arten
Die offenen Fundortzeichen sind Literaturnachweise.

5. Diskussion

Morphologische, ethologische, elektrophoretische, ökologische und chorologische Befunde sprechen eindeutig für die Annahme, daß die allopatrischen *L. wiegmanni*, *lutzae* und *occipitalis* Vertreter eines Superspezies-Komplexes sind. Innerhalb dieses Komplexes steht *L. wiegmanni* zweifellos der Ausgangsform am nächsten. Sowohl morphologisch (u.a. Zahl der Schuppen um Rumpfmittle, Färbung) als auch ethologisch (Fluchtverhalten), ökologisch (Restinga-Art) und elektrophoretisch (Esterasen-Muster) ähneln sich *L. wiegmanni* und *lutzae* am stärksten. *L. occipitalis* ist als eine Lebensform der Wanderdünen auf die rezenten Dünen beschränkt. Da *L. wiegmanni* ausschließlich die fossilen (pleistozänen) Dünenzüge bewohnt ("The age of the Serra de Tapes laterite and the Itapoá dune fields are probably older Pleistocene or possibly younger Tertiary" DELANEY 1966, p. 24), haben postglaziale Dünenbildungsphasen sicherlich keine Nordwanderung der Populationen auslösen können. Völlig anders sieht das bei *L. occipitalis* aus, dessen rezentes Areal nur durch die Annahme postglazialer Dünen-Wanderstraßen erklärt werden kann (u.a. isolierte Florianopolis-Vorkommen). ¹⁴C-Daten von postglazialen Lagerstätten mit *Anomalocardia brasiliiana* in der Küstenebene von Paraná (Rio Vermelho) lassen vermuten, daß der Meeresspiegel vor 5700 Jahren in diesem Gebiet um 1.5 m über dem gegenwärtigen lag, und das Klima wärmer und feuchter war (BIGARELLA 1971). Die daran anschließende Dünenbildungsphase hatte sicherlich erheblichen Einfluß auf die Nordgrenze des *L. occipitalis*-Areal. Man darf jedoch die Feststellung von BIGARELLA (1971, p. 12) dabei nicht übersehen: "No pleistocene Brasileiro ocorreram várias episódias de expansão e retração dos campos de dunas" (vgl. auch AB'SABER 1970). Zweifellos muß man auch die Geschichte der mit den Sanddünen eng verzahnten Lagoas berücksichtigen:

"... it may be inferred that wind generated currents from the North and longshore drift from the South have played important roles in the formation of the coastal plain. The two coastal lakes, Lagoa Mangeira and Lagoa dos Peixes, were formed when longshore drifted sandy materials gradually locked off parts of the sea by recurved spits. Since longshore drift from the south is stronger, the Lagoa Mangeira was completely locked off from the ocean, whereas the Lagoa dos Peixes intermittently possesses an outlet. Other smaller lakes in the lower coastal plain were formed by local accumulations of rain and run-off water deprived of effective outlets by large winddrifted sand dunes". (DELANEY 1966, p. 23).

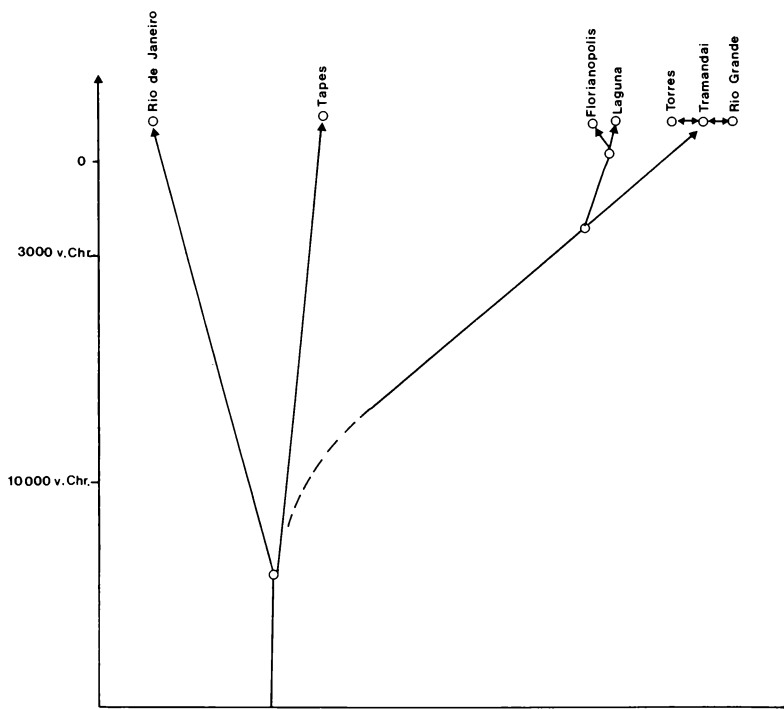


Abb. 12: Schematische Darstellung der phylogenetischen Beziehungen der brasilianischen *Liolaemus*-Arten

Gegenwärtig kann vermutet werden, daß bereits im Würmglazial *L. wiegmannii*-ähnliche Populationen, von Süden herkommend, in Rio Grande do Sul und Uruguay lebten. Die pleistozänen Bedingungen ("In front of the continental glaciers form the Province of Entre Rios, Argentina, throughout Uruguay, and in Southern Rio Grande do Sul loess pampas existed. North of the loess pampas and south of the Serra geral escarpment a cold steppe was probably present" (DELANEY 1963, p. 52; zum Klima vgl. AB'SABER 1970, ANDRADE et al. 1963, FRÄNZLE 1976, VAN DER HAMMEN 1974, HURT 1964, MERCER 1976, MÜLLER 1973, 1975, STEVENSON u. CHENG 1969) und der gegen Ende des Würmglazials noch 50 m niedriger gelegene Meeresspiegel liefern die wesentlichen externen Gründe für ein Nordwärtswanderung von *Liolaemus*-Populationen bis Rio de Janeiro. Durch das postglaziale Ansteigen des Meeresspiegels wird diese Möglichkeit letztlich zerrissen, und Dünenbildungsphasen besitzen nur noch Bedeutung für den ökologischen Dünenspezialisten *L. occipitalis*. Während die phylogenetische Trennung zwischen *L. lutzae* und *wiegmannii* primär durch Separation ursprünglich einheitlicher Populationen verstanden werden kann, muß für *L. occipitalis* Einwandern von praeadaptierten Vorfahren in einen durch besondere selektive Bedingungen gekennzeichneten Lebensraum angenommen werden. Das bedeutet jedoch, daß wir den Zeitpunkt dieser Einwanderung und somit auch die Evolutionsgeschwindigkeit dieser Art nur grob bestimmen können (Abb. 12).

Zu besonderem Dank sind wir der Gesellschaft der Freunde und Förderer der Universität des Saarlandes und dem DAAD verpflichtet, die über Forschungsstipendien und Gastdozenten Möglichkeiten für die Studien im Freiland schufen. Unseren Freunden, Prof. Dr. T. Dick und Prof. Dr. L. Buckup (Universidade Federal de Rio Grande do Sul, Porto Alegre), Canisius Ritter (Colegio Catarinense, Florianópolis), Prof. Dr. A. Sehnem (Universidade Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo), Dr. A. Schäfer (Schwerpunkt Biogeographie der Universität des Saarlandes; z.Z. Universidade Federal, Porto Alegre), Prof. Dr. S. Winkler (Universität Ulm), Prof. Dr. J. Pfadenhauer (z.Z. Universidade Federal, Porto Alegre) und den Studenten des I. "Curso de Pós-graduação em Ecologia" der Universidade Federal de Rio Grande do Sul (Porto Alegre) danken wir für wertvolle Hinweise und ihre Hilfe im Gelände. Für die Anfertigung der Chromosomenpräparate haben wir Herrn Prof. Dr. F. Leibenguth (Genetisches Institut der Universität des Saarlandes) zu danken.

Literatur

- AB'SABER A.N., 1970: Uma revisão do Quaternário Paulista: do presente para o passado. Rev. Bras. Geografia 31: 1-51.
- AHL E., 1925: Neue Iguaniden aus dem Zoologischen Museum Berlin. Zool. Anz. 62: 85-88.
- ANDRADE G.O., BIGARELLA J.J., LINS R.C., 1963: Contribuição à Geomorfologia e Paleoclimatologia do Rio Grande do Sul e do Uruguai. Bol. Paranaense de Geografia 8-9: 123-131.
- BIGARELLA J.J., 1965a: Subsídios para estudo das variações de nível oceânico no Quaternário brasileiro. Anais Acad. Bras. Ciências 37: 263-278.
- , 1965b: Sand-ridge structures from Paraná coastal Plain. Marine Geology 3: 269-278.
- , 1971: Variações climáticas no quaternário superior do Brasil e sua datação radiométrica pelo método do carbono 14. Paleoclimas 1: 1-22.
- , FREIRE S.S., SALAMUNI R., VIANA R., 1966: Contribuição ao estudo dos sedimentos praias recentes, - II Praias de Matinho Caiobá. Universidade Federal do Paraná, Geol. Física 6.
- BURT CH., BURT M.D., 1931: South American lizards in the collection of the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 61: 227-395.
- DANSEREAU P., 1947: Zonation et succession sur la restinga de Rio de Janeiro. Rev. Canad. Biol. 6: 448-477.
- DAVIS B.J., 1964: Disc Electrophoresis - II. Method and application to human serum proteins. Annals N.Y. Acad. Sci. 121: 404-427.
- DELANEY P.J.V., 1963: Quaternary geologic history of the coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil. Baton Rouge (Louisiana State University Press).
- , 196 : Geology and geomorphology of the coastal plain of Rio Grande do Sul. Brazil and Northern Uruguay. Baton Rouge (Louisiana State University Press).
- ESPINOZA D., FORMAS J., 1976: Karyological pattern of two Chilean lizards species of the genus *Liolaemus* (*Sauria; Iguanidae*). Experientia 32: 299-301.
- FRÄNZLE O., 1976: Die Schwankungen des pleistozänen Hygroklimas in Südost-Brasilien und Südost-Afrika. Biogeographica 7: 143-162.
- GARDNER A.L., PATTON J.L., 1976: Karyotypic variation in Oryzomyine Rodents (*Cricetinae*) with comments on chromosomal evolution in the neotropical Cricetine complex. Occasional Pap. Mus. Zool, Louisiana State University, Baton Rouge.
- GLIESCH R., 192 : A Fauna de Torres. Escola de Engenharia de Porto Alegre, Porto Alegre.
- GORMAN G.C., DESSAUER H.C., 1966: The relationships of *Anolis* of the roquet species group (*Sauria, Iguanidae*) - I. Electrophoretic comparison of blood proteins. Comp. Biochem Physiol. 19: 845-853.
- HAMMEN T. VAN DER, 1974: The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeography 1: 3-26.
- HELLMICH W., 1950: Über die *Liolaemus*-Arten Patagoniens. Arkiv för Zool. 1: 345-353.
- HUBBY J.L., LEWONTIN R.C., 1966: A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 54: 577-594.

- HURT W.R., 1964: Recent radiocarbon dates for Central and Southern Brazil. *American Antiquity* 25: 25-33.
- JAKOBI H., 1977: Ökosysteme Ostparanas. *Biographica* 8: 43-67.
- LEMA TH. DE, FABIÁN-BEURMANN M.E., 1977: Levantamento preliminar dos répteis da região da fronteira Brasil-Uruguay. *Iheringia, Sér. Zool.* 50: 61-92.
- MARTINS L.R., 1967: Aspectos texturais e deposicionais dos sedimentos praias e eólicos da planície costeira do Rio Grande do Sul. *Grafica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Publ.* 13: 1-102.
- MAURER H.R., ALLEN R.C., 1972: Useful buffer of gel system for polyacrylamide gel electrophoresis. *Z. klin. Chem. u. klin. Biochem.* 10: 220-225.
- MERCER J.H., 1976: Glacial history of southernmost South America. *Quaternary Research* 6: 125-166.
- MERTENS R., 1938: Bemerkungen über die brasilianischen Arten der Gattung *Liolaemus*. *Zool. Anz.* 123: 220-222.
 - , 1957: Froschfang-Exkursionen in Brasilien. *Aquarien- u. Terrarienz. (DATZ)* 10: 22-25.
- MITTELBACH F., HAMBURGER K., 1969: Vergleichende Untersuchungen und enzymatische Zuordnung von Proteinbanden des menschlichen und des Säugetierskelettmuskels mit der direkten Disc-Gewebelektrophorese. *Z. ges. exp. Med.* 150: 59-69.
 - , ANTL. W., HAMBURGER K., 1969: Modifikation der Disc-Elektrophorese zur direkten Gewebelektrophorese von Kryostatschnitten bioptisch gewonnener Gewebeprobe. *Z. klin. Chem. u. klin. Biochem.* 7: 189-193.
- MÜLLER P., 1968: Die Herpetofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien). *Saarbrücken (SZ-Verl.)*.
 - , 1969: Vertebratenfaunen brasilianischer Inseln als Indikatoren für glaziale und postglaziale Vegetationsfluktuationen. *Abhdl. Dtsch. Zool. Ges. Würzburg* 1969: 97-107.
 - 1973: The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. *Biographica* 2:244 s.
 - 1975: Zum Vorkommen von *Liolaemus occipitalis* im Staat von Santa Catarina (Brasilien). *Salamandra* 11: 57-59.
 - 1976a: Andean dispersal centers and their affinities. In: *Neotropische Ökosysteme, Biographica* 7: 183-201.
 - 1976b: Biotope des brasilianischen Erdleguans *Liolaemus occipitalis*. *Aquarium* 84: 268-271.
 - 1977a: Tiergeographie. Stuttgart (Teubner).
 - 1977b: Biographie und Raumbewertung. Darmstadt (Wiss. Buchges.).
- ORNSTEIN L., 1964: Disc electrophoresis. Background and theory. *Annals N.Y. Acad. Sci.* 121: 321-349.
- RIZINI C.T., 1976: *Fitogeografia do Brasil. São Paulo* (Ed. Univ. São Paulo).
- SIMS M., 1965: Methods for detection of enzymatic activity after electrophoresis on polyacrylamide gel in *Drosophila* species. *Nature* 207: 757-758.
- STEVENSON F.J., CHENG C.N., 1969: Amino acid levels in the Argentine Basin sediments: Correlation with Quaternary climatic changes. *J. Sed. Petrol.* 1969: 345-349.
- ULE E., 1901: Die Vegetation von Cabo Frio an der Küste von Brasilien. *Engl. Bot. Jahrb.* 28: 511-528.
- VANZOLINI P., AB'SABER A., 1968: Divergence rate in South American lizards of the genus *Liolaemus* (*Sauria, Iguanidae*). *Papeis Avulsos Zool.* 21: 205-208.
- WEBSTER T.P., BURNS J.M., 1973: Dewlap color variation and electrophoretically detected sibling species in a Haitian lizard, *Anolis brevirostris*. *Evolution* 27: 368-377.
 - , SELANDER R.K., YANG S.Y., 1972: Genetic variability and similarity in the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution* 26: 523-535.

Adressen

Prof. Dr. Paul Müller
 Dr. H. Steiniger
 Schwerpunkt für Biogeographie
 der Universität des Saarlandes
 D-6600 Saarbrücken

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [7_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Paul, Steiniger H.

Artikel/Article: [Chorologie und Differenzierungsgeschwindigkeit brasilianischer Liolaemus-Arten \(Sauna, Iguquidae\) 429-440](#)