

Wie entstand das dunkle Farbkleid der Inseleidechsen?

Von Prof. Dr. Robert Mertens, Frankfurt a. M.

Es sind jetzt 90 Jahre vergangen, seit die prachtvolle Faraglione-Eidechse auf der kleinen, aber 88 m hohen und steilen Felsklippe bei Capri entdeckt worden ist. Es handelt sich um eine sehr eigenartige Eidechse, die sich scharf von der gewöhnlichen grünen oder braunen Capri-Eidechse unterscheidet: Ihre Oberseite ist blauschwarz, die gesamte Bauchseite dagegen leuchtend ultramarinblau, so blau wie die berühmte Blaue Grotte Capris. Da die Entfernung von Capri kaum 150 m beträgt, wurde die Wissenschaft um ein sehr eindrucksvolles Beispiel für den Einfluß des Insellebens auf die Rassenbildung bei Tieren bereichert. – Inzwischen wurden weitere „Inselformen“ von Eidechsen im Mittelmeer festgestellt, und die Diskussion über die Ursache ihrer Entstehung hat bis heute noch kein Ende gefunden. Es handelt sich hier um ein lehrreiches Beispiel der Evolution.

Die verschiedenen Farbkleider der Inseleidechsen

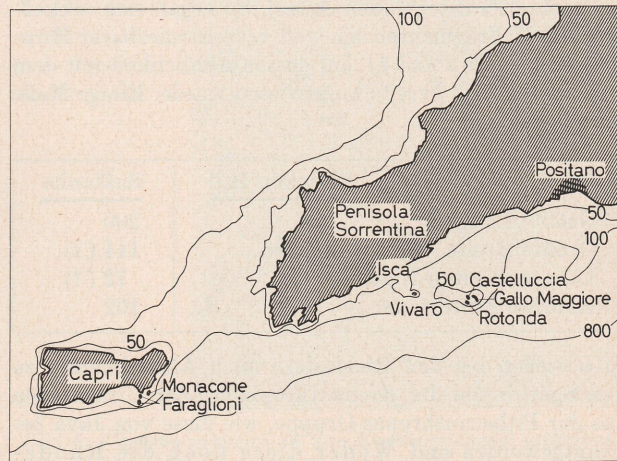
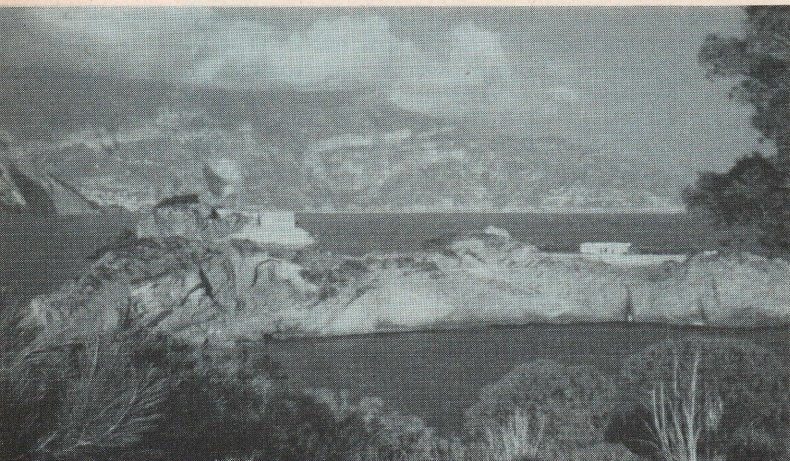
Als im Frühjahr 1872 der damalige Würzburger Privatdozent der Zoologie Theodor Eimer auf Capri einige Studienmonate verbrachte, fing für ihn ein Fischer die obengenannte Eidechse, der Eimer später den Namen *Lacerta muralis coerulea* gab. Da die süditalienische und capresische Mauereidechse, der die Faraglione-Rasse bis auf die eigenartige Färbung in Körperform und Beschuppung fast völlig gleicht, von der eigentlichen Mauereidechse (*Lacerta muralis*) aber artlich abweicht und deshalb zu *Lacerta sicula* gestellt wird, heißt die blauschwarze Inselbewohnerin heute *Lacerta sicula coerulea*. Eine ganz ähnliche Population lebt auch auf dem inneren, nur 12 m entfernten Faraglione-Felsen während der 3., mit Capri landfest verbundene Felsblock (Stella) von Eidechsen bevölkert wird, die sich äußerlich von den Capri-Tieren kaum unterscheiden. Der benachbarte Monacone beherbergt dagegen wieder Eidechsen, die deutlich nachgedunkelt und schwach bläulich sind.

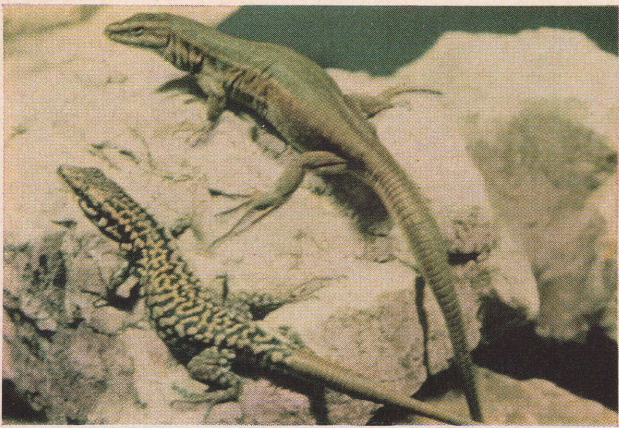
Nach der Entdeckung der Faraglione-Echsen wurden ähnliche schwarzblaue Inseleidechsen in anderen Teilen

des Mittelmeeres gefunden und beschrieben, und auch heute noch kann man solche Entdeckungen machen.

Noch wenig bekannte, jedoch deutlich dunkler und teilweise auffallend blau gefärbte Echsen leben auf den wenigen Eilanden des Golfes von Salerno (Mertens 1961; Bilder 3 und 4). Hier sind ihre Heimat die drei Galli- oder Sirenen-Inseln und die kleine Insel Scoglio di Vivaro (Karte und Bild 6). Auf den im Privatbesitz befindlichen Galli-Inseln sind die Eidechsen (*Lacerta sicula gallensis*) im Vergleich zu den Festland- und Capri-Tieren (Bild 2) dunkelgrün mit verloschener Rückenzeichnung, großen blauen Achselflecken und hellgrauer Bauchseite.

Als ich im Oktober 1960 Gallo Maggiore, ein etwa 1/2 km langes und 54 m hohes Eiland, besuchte, fielen mir diese Tiere durch große Scheuheit auf; sie waren jetzt bei weitem nicht so zahlreich wie bei meinem Besuch im Sommer 1914, als die Insel noch unberührt war. Nahezu dieselbe Rasse bewohnt den benachbarten, steilen Felsen Castelluccia oder Isola di Briganti, während auf der 3. Insel La Rotonda, deren Hochfläche mit Gebüsch und





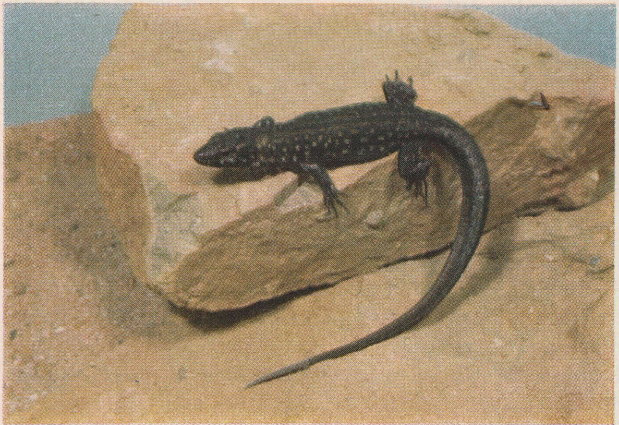
2



4



3



5

angepflanzten Nadelbäumen bedeckt ist (Bild 1), die prächtige *Lacerta sicula massinei* zu Hause ist. Sie kommt in zwei Färbungsphasen vor: Die eine hat große blaue Flankenflecken und eine sehr markante schwarze Fleckenzeichnung, die 3 Längsreihen bildet, die andere ist auf dunkelgrüner Rückenmitte ohne deutliche Zeichnung, während die Flanken üppig mit ultramarinblauen Flecken geschmückt sind, wie sie sonst bei keiner Rasse von *Lacerta sicula* auftreten (Bild 3).

Eine besondere Überraschung bietet schließlich der Besuch des Scoglio di Vivaro: Es ist eine ziemlich flache,

Bild 1: Blick von der Insel La Rotonda nach Gallo Maggiore und der gegenüberliegenden Küste des Golfes von Salerno.

Karte: Die Sorrentiner Halbinsel mit Capri und den übrigen Inseln sowie den Isobathen.

Bilder 2 bis 5: Inseleidechsen des Mittelmeeres. 2) Ausgangsformen: oben von Capri, unten von Malta, 3) von der Insel La Rotonda, 4) von Vivaro und 5) von Filfolà.

Bild 6: Die Galli-Inseln im Golfe von Salerno vom Scoglio di Vivaro gesehen.

Bild 7: Vor der Ankunft auf der Insel Vivaro im Golf von Salerno.

Farbaufnahmen Bilder 2 bis 5: Senck. Mus. (E. Haupt); die übrigen vom Verfasser. Bild 2 etwa $\frac{1}{2}$, Bilder 3-5 $\frac{1}{3}$ n. Gr.

6



7



aber immerhin 36 m hohe Klippe, welche viele Silbermöwen als Rastplatz auserwählt haben (*Bild 7*). Überall sonnen sich schwarzblaue Echsen (*Lacerta sicula salfi*) auf dem von der Macchie entblößten Gestein. In der zweiten Oktoberhälfte ist es zwar auffallend kühl, aber die Eidechsen sind ständig auf der Jagd nach allerlei Kleintieren, und die Männchen raufen sich wie im Frühling. Keine der Echsen hat die dunkelgrünen Farbtöne der Galli-Tiere; alle sind vielmehr düster blau-grün, ein Farbton, von dem sich die dichte schwarze Zeichnung nur undeutlich abhebt. Während der übliche blaue Axillarfleck klein und wenig auffällig ist, zeigt die gesamte Unterseite eine blaue Färbung; aber dieses Blau ist nicht so leuchtend wie bei der Faraglione-Eidechse, sondern mehr grau- bis rauchig-blau (*Bild 4*).

Den gleichen Vorgang der Herausbildung eines dunkleren Farbkleides auf kleineren Inseln zeigt auch eine Eidechsenart, die auf Malta und einigen anderen Inseln südlich von Sizilien lebt. Am dunkelsten ist die Filfolaechse (*Lacerta f. filfolensis*) von einem kleinen Felsblock, der in etwa 4 km Entfernung der Südwestküste der Hauptinsel von Malta vorgelagert ist. Als ich Malta im Oktober 1961 besuchte, um in den Besitz möglichst zahlreicher dort einheimischer Eidechsen (*Lacerta filfolensis maltensis*) zu kommen, stellte es sich heraus, daß Filfolae nicht betreten werden darf: Das Eiland steht leider unter dauerndem Beschuß der britischen Marine und soll so reichlich mit Blindgängern übersät sein, daß eine Landung mit Lebensgefahr verbunden ist. Glücklicherweise konnte ich einen Fischer ausfindig machen, der sich bereit erklärte, während der sonntäglichen Ruhe eine Filfolae-Fahrt zu wagen und Eidechsen zu fangen: Das Ergebnis bestand aus 3 Lacerten und 2 Mauergeckos. Von den ersteren fiel besonders das Männchen auf durch seine gedrungene Körperform und tiefschwarze Zeichnung, die auf dem Rücken so stark vorherrscht, daß die im Gegensatz zu den Inseleichen des Golfes von Salerno hell gebliebene Grundfarbe oben nur als kleine grünliche, an den Flanken aber als blaue Fleckchen übrigblieb (*Bild 5*). Die bräunliche Unterseite zeigt viel schwarze, teilweise verwaschene Fleckchen. Die Filfolae-Echse ist zwar von der Malta-Eidechse, die lichtgrün oder hellbraun mit oder ohne eine schwarze Netzzeichnung ist (*Bild 2*), sehr verschieden, aber beide gehören zur gleichen Art, die nichts mit der apenninischen *Lacerta sicula* zu tun hat, sondern sich zweifellos von der sizilianischen *Lacerta wagleriana* ableitet. Die der eigentlichen Filfolae-ähnlichen Tiere leben auch auf den Inseln Linosa und Lampione (bei Lampedusa), während auf den übrigen Inseln der Malta-Gruppe Eidechsen vorkommen, die sich von der Malta-Echse nicht oder nur wenig unterscheiden.

Farbänderungen als Mutationen und insulare Isolation

Wie ist nun das so eigenartig verdüsterte Farbkleid dieser und anderer Inseleichen – es gibt ähnliche auch in anderen Meeren (*Mertens 1934*) – zustande gekommen? Obwohl 90 Jahre seit der Entdeckung der ersten melanistischen Mittelmeerechsen vergangen sind, ist das fesselnde und für die Evolutionslehre aufschlußreiche Problem auch heute noch keineswegs restlos geklärt. Immerhin wissen wir, daß Farbkleid und Zeichnungsmuster der Mauereidechsen (im weiteren Sinne) nicht nur stark abändern, sondern daß die meisten Variationen

auch erblich sind: Es handelt sich also um Mutationen, die bei den bleischwarzen Inseleideichen histologisch dadurch in Erscheinung treten, daß sich bei ihnen die braunen bis schwarzen Farbzellen (Melanophoren) anreichern, während sich die gelben Farbzellen (Lipophoren) zurückbilden. Was die blauen Farbtöne betrifft, so sind es Strukturfarben; sie werden durch eine Auflockerung der in den Guanophoren lagernden Guaninkörnchen erzeugt, die bei einer dichten Schichtung hell bräunlich oder weißlich wirken. Das Strukturblau im Zusammenwirken mit dem Gelb der Guanophoren ergibt eine bei den Mauereideichen häufige grüne Färbung. Man sieht, daß es sich bei den „blauen“ Eichen histologisch um recht geringfügige Änderungen handelt, die aber von großer visueller Wirkung sind.

Daß jede Population ihre Besonderheiten hat und niemals einer anderen völlig gleich ist, hat die Genetik gezeigt: Jede Bevölkerung hat ja ihren eigenen Genbestand, ebenso wie auch jedes Individuum der geschlechtlich sich fortpflanzenden Lebewesen – von eineiigen Zwillingen abgesehen – genetisch von allen übrigen verschieden ist. Kommt nun dazu eine wirksame Isolation der Population – etwa auf einer Insel – so wird die Ausbildung einer Rasse durch eine Kreuzungsverhinderung mit andersgearteten Individuen in hohem Maße begünstigt. Wesentlich ist ferner, daß bei Bewohnern winziger Inseln dank der kleinen Individuenzahl und infolgedessen eines erheblichen Kontaktes zwischen den fortpflanzungsfähigen Individuen die Rassenbildung schneller fortschreitet als auf großen Inseln oder gar auf dem Festlande. Diese Tatsache vermag die Erscheinung verständlich zu machen, warum auf kleinen und kleinsten Eilanden stark verdüsterte Populationen weit häufiger sind als auf größeren Inseln. An irgendwelche Inzuchtfolgen ist dabei kaum zu denken.

Abhängigkeit der Farbmutationen von der Umwelt?

Immer noch unbekannt ist aber, ob die insularen Farbmutationen völlig unabhängig von den äußeren Lebensbedingungen entstehen oder ob sie von bestimmten Eigenschaften der Umwelt doch in irgendeiner Weise beeinflusst worden sind. *Max Hartmann* (1953) verneint, wie wohl die meisten Genetiker, den Einfluß der Umwelt und glaubt, daß die Inselvariationen gewissermaßen nur einen kleinen „Ausschnitt“ aus der Variationsbreite der Ausgangsform darstellen. Dagegen spricht, daß in sehr vielen Fällen die Inselvarianten auf dem Festland gar nicht auftreten! Nun ist seit langem bekannt, daß die Mutationsrate nicht nur durch Röntgen- und Radiumstrahlen, sondern auch durch Temperaturverhältnisse und chemische Stoffe erhöht werden kann. Da zudem der Inselmelanismus bei Eichen weit verbreitet ist, liegt die Annahme nahe, daß das Auftreten der insularen Mutationen durch Umwelteinflüsse bedingt ist, die vielleicht seit Jahrtausenden einwirken: z. B. möglicherweise durch besondere, auf den kleinen Landsplittern herrschende Temperaturverhältnisse oder durch den Salzgehalt des Meerwassers. Gerade Wellenspritzer und Gischt machen sich auf kleinsten Inseln geltend: auf den von den Eidechsen aufgesuchten Felsblöcken, in den Versteckplätzen, auf den Pflanzen, zumindest in einem Teile ihrer Nahrung und im Trinkwasser.

Zum Vergleich sei auf einige andere Reptilien verwiesen, die zwar auf dem Festland, hier aber auch im

(Fortsetzung auf Seite 192)

Wie entstand das dunkle Farbkleid der Inseleidechsen?

(Fortsetzung von Seite 182)

Bereich von Salzwassereinflüssen leben. Auch sie haben eine wesentlich dunklere Färbung angenommen als ihre Artgenossen im Binnenland. Man denke z. B. an die auffallend dunklen Zwerg-Skinke (*Mabuya*), die das unter unmittelbarem Einfluß der Atlantikwogen stehende Randgebiet der Namib in Südwestafrika bevölkern, an die flinken, ausgesprochen düster getönten Bouton-Skinke (*Ablepharus*), die in Queensland innerhalb der Gezeitenzone herumlaufen, und an die schwarzen Kiel-schwanzleguane (*Tropidurus*), die sich zu Hunderten auf den Salinenfeldern Perus am Pazifik tummeln.

Auslesewert des Melanismus?

Auch bei der Beantwortung dieser Frage werden die verschiedensten Ansichten vertreten. Daß es sich um eine dunkle Tarnfärbung handelt (2), ist allerdings kaum anzunehmen, weil die Echsen auf kleinen Inseln so gut wie keine Feinde haben. Das schwarze Farbkleid für ökologisch bedeutungslos zu halten [*Eisentraut* (3) und *Hartmann* (5)], ist meines Erachtens aber ebenfalls abwegig. Dazu ist der insulare Melanismus zu weit verbreitet. Außerdem wird das Ziel der Dunkelfärbung auf ganz verschiedene Weise erreicht: durch Verdüsterung der Grundfarbe, durch Zunahme der dunklen Zeichnungselemente, durch Ausbildung blauer Farbtöne und schließlich durch verschiedenes Zusammenwirken dieser drei Möglichkeiten. Selbst bei manchen äußerlich nicht erkennbar nachgedunkelten Tieren stellte *Kramer* (6) eine Anreicherung der schwarzen Pigmentzellen im Rippenfell fest. Er glaubt deshalb, daß durch eine Anreicherung der schwarzen Farbzellen das zu reichliche und damit schädliche Licht abgeschirmt werde und deshalb besonders auf kleinsten Eilanden mit ihrer starken Lichteinstrahlung vorteilhaft sei. Zu beachten ist ferner, daß die dunkle Farbe gleichzeitig eine Erwärmung der Eidechse begünstigt. Auch das kann wesentlich sein. Da das Meerwasser auf die kleinsten Landmassen klimatisch ausgleichend wirkt, verhindert es zwar ihre starke Abkühlung, hemmt aber auch eine stärkere Erwärmung zumindest während der kühlen Jahreszeit. Deshalb dürfte also eine Schwärzung des Farbkleides zur rascheren Erhöhung der Körpertemperatur – vor allem bei großen Reptilien, wie den Landschildkröten – vorteilhaft sein. Die gleiche Bedeutung hat zweifellos die schwarze Färbung der festländischen Eidechsen und Schlangen, die in kühlen Gebieten (z. B. im Hochgebirge) leben. Ähnliche dunkle Farbkleider zeigen übrigens manche, zu einem schnellen Farbwechsel befähigten, Echsen in den kühlen Morgenstunden. Es ist daher recht bezeichnend, daß auf Inseln mit einem gleichmäßig heißen Klima schwarze Eidechsen und Schlangen kaum vorkommen, so auf Inseln des Roten Meeres und auf den Kapverden.

Die Bedeutung des geologischen Alters der Inseln

Das Inselalter spielt bei der Entstehung des dunklen Farbkleides sicherlich ebenfalls eine Rolle. *Hartmann* (5) hält allerdings geologische Zeiträume bei der Ausbildung von Inseln für völlig nebensächlich: für ihn sind ja in erster Linie die Variationen der Ausgangsform, die sich

auf dem zu einer Insel gewordenen Landteil zufällig befanden, und die Größe der Population entscheidend. Da aber viele Inseln sehr gut gekennzeichnet sind, müssen wir für deren Ausbildung zweifellos mit bedeutenden Zeiträumen rechnen [vgl. dazu auch (4)]. *Kramer* und der Verfasser (7) haben aus den gegenwärtigen Trenntiefen und der nacheiszeitlichen Abtrennung der Inseln bei Istrien gefolgert, daß zumindest ein paar Tausend Jahre notwendig sind, bis eine Echsenbevölkerung durch eine leichte Verdüsterung des Farbkleides oder durch andere Merkmale von ihrer Stammform so abweicht, daß ihre wissenschaftliche Benennung gerechtfertigt erscheint. Die am stärksten abweichenden Rassen müssen dazu rund 9000 Jahre gebraucht haben. Daher darf wohl das Auftreten dunkler Inseleidechsen im Mittelmeergebiet gewissermaßen als ein Indikator für das Alter der von ihnen bewohnten Eilande gelten. Nur selten dürften Inseln durch Verschleppung von Echsen besiedelt worden sein, wie es vielleicht für manche vulkanische Inseln ohne endemische Rassen (z. B. *Pantelleria*) zutrifft.

Die Trenntiefen der eingangs besprochenen Inseln des Golfes von Salerno sind nicht bedeutend. Der äußerste Faraglione ist heute z. B. nur durch einen 26 m tiefen Kanal von Capri getrennt, aber Spuren gewisser Meerestiere an diesen Küsten über dem gegenwärtigen Wasserspiegel deuten darauf hin, daß die Strandlinie früher nicht unwesentlich höher lag. Vivaro ist heute durch 42 bis 54 m, die Galli-Inseln durch 47 bis 62 m tiefe Wasser von der Sorrentiner Halbinsel geschieden. Sie liegen somit alle, ebenso wie Capri, innerhalb des Flachseegürtels, der die Sorrentiner Halbinsel umsäumt und durch eine Isobathe von 100 m markiert wird (*Karte*). Erst südlich der Inseln fällt die Tiefenlinie auf 200 bis 800 m ab. Die Tiefe von 100 m kennzeichnet offenbar ungefähr den Verlauf der Küstenlinie während der Eiszeit, als der Meeresspiegel durch die Bindung des Wassers als Eis auf dem Festlande so tief lag. Als aber durch das Schmelzen dieser gewaltigen Eismassen in der letzten diluvialen Epoche der Meeresspiegel wieder auf rund 100 m anstieg, wurde das Küstenland in unserem Gebiete überflutet und nur einige kleine Landmassen blieben nunmehr als Inseln zurück. Auf diese Weise wurden Capri und die beiden äußeren Fraglioni – diese bildeten zuerst zweifellos längere Zeit einen einzigen Block – abgesondert, dann das Scoglio di Vivaro, die Galli-Eilande und andere. Ihre Eidechsenrassen müssen sich demnach im Laufe der letzten 10 000 bis höchstens 20 000 Jahre ausgebildet haben. DK 568.112:598.1

Literaturverzeichnis: (1) *Th. Eimer*, X. Sitzung am 1. Juni 1872. Über eine neue Eidechse. Verh. physikal.-med. Ges. Würzburg (NF) 3 [1872] S. IX–XI; (2) Zoologische Studien auf Capri. II. 2 Taf., 3 Abb. *Lacerta muralis coerulea*, ein Beitrag zur Darwin'schen Lehre. Leipzig 1874. — (3) *M. Eisentraut*, Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. Berlin 1949. — (4) Der Inselmelanismus bei Eidechsen und seine Entstehung im Streit der Meinungen. Zool. Anz. (Leipzig) 15 [1954] S. 317–321. — (5) *M. Hartmann*, Die Rassenaufspaltung der Balearischen Inseleidechsen. Zool. Jb. Physiol. (Jena) 64 [1953] S. 86–96, Taf. 4, 5. — (6) *G. Kramer*, Über Inselmelanismus bei Eidechsen. Z. Abstammungslehre 33 [1949] S. 157–164, 6 Abb. — (7) *G. Kramer* und *R. Mertens*, Rassenbildung bei west-istriatischen Inseleidechsen in Abhängigkeit von Isolierungsalter und Arealgröße. Arch. Naturgesch. N. F. (Leipzig) [1938] S. 189–234, 14 Abb. — (8) *R. Mertens*, Die Inselreptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. Zoologica 84 [1934] S. 1–209. — (9) Schwarzblaue Insel-Eidechsen und die neueren Ansichten über ihr Farbkleid. Natur und Volk 82 [1952] S. 386–394, 4 Abb. — (10) Die Inseleidechsen des Golfes von Salerno. Senck. biol. 42 [1961] S. 31–40, 3 Taf., 1 Abb.