Systematik der Zwergnattern (Reptilia: Colubridae: *Eirenis*) und verwandter Gruppen anhand von DNA-Sequenzen und morphologischen Daten

ZOLTÁN TAMÁS NAGY, JOSEF F. SCHMIDTLER, ULRICH JOGER & MICHAEL WINK

Zusammenfassung

Mit Hilfe von Sequenzen zweier mitochondrialer und eines Kerngens wurde eine Stammbaumhypothese für die vorderasiatischen Zwergnattern der Gattung *Eirenis* (Reptilia: Colubridae) erstellt. *Eirenis* ist monophyletisch, wenn die für die Art *E. persicus* aufgestellte Gattung *Pseudocyclophis* wieder in die Synonymie versetzt wird, und besetzt eine abgeleitete ökologisch-adaptive Zone; dies äußert sich in einem Merkmalssyndrom, das eine stark variable morphologische Reduktion mancher Schuppen und der Körpergröße umfasst.

Eirenis wurzelt innerhalb der Zornnatter-Gattung *Hierophis*, wodurch diese paraphyletisch wird. Eine frühe Radiation spaltete *Eirenis* in vier heute klar getrennte Gruppen, denen wir den Status von Untergattungen geben: (1) *Eirenis* mit den Arten *modestus* und *aurolineatus*; (2) der bisher als eigene Gattung geltende *Pseudocyclophis*; (3) *Eoseirenis* n. subgen., der hier als neue Untergattung für die isolierte Art *E. decemlineatus* beschrieben wird; (4) *Pediophis*, in welcher die übrigen Arten vereinigt werden. Die ehemalige Untergattung *Collaria* wird nun als jüngeres Synonym von *Pediophis* betrachtet. Innerhalb *Pediophis* fand und findet eine außergewöhnlich umfangreiche Radiation in einem begrenzten geografischen Gebiet statt, die bisher sieben Artengruppen herausdifferenziert hat. Motor dieser Radiation scheint eine evolutive Tendenz zu einer versteckten Lebensweise zu sein, welche parallel in mehreren Linien auftritt und zu Verzwergung, Schuppenreduktion sowie offenbar auch zu einer verminderten Mobilität und dadurch erleichterter Artbildung durch Isolation führt. Bemerkenswert ist der Gegensatz zwischen molekulargenetischer Einheitlichkeit und morphologischer Differenzierung bei den nunmehrigen Unterarten *E. (Pediophis) t. thospitis* (15 Dorsaliareihen) und *t. hakkariensis* (17 Dorsaliareihen).

Schlagwörter: Reptilia: Colubridae: *Hierophis*, *Eirenis*, *Pseudocyclophis*, *Pediophis*, *Eoseirenis* n. subgen.; Cytochrom *b*;16S rRNA; c-mos; molekulare Systematik; Morphologie.

1 Einleitung und Erforschungsgeschichte

Die Gattung *Eirenis* wurde von JAN (1863) anhand von Arten mit mehreren reduzierten Pholidosemerkmalen aufgestellt. Ihre wechselvolle systematische und nomenklatorische Geschichte ist beispielhaft für so manches Taxon aus der Mitte des 19. Jahrhunderts.

JAN bezeichnete als Typusart *E.* „*collaris*" (MENETRIES, 1832), wobei ihm aber nur Material von *E. modestus* (MARTIN, 1838) mit 17 Dorsalia vorlag (SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1978, DOTSENKO 1985, BÖHME 1993, SCHMIDTLER 1993). Gleichzeitig werden als neue Arten mit 15 Dorsalia genannt: *E. rothii* JAN, 1863 und *E. fasciatus* JAN, 1863 (damit ist das in der Literatur permanent widersprüchlich behandelte Geschlecht der Gattung als maskulin festgelegt). Berühmt sind die hervorragenden Stiche der genannten Taxa in JAN & SORDELLI (1865/1866). Bereits 1862 führte JAN (1862 a, b) unter dem Gattungsnamen *Homalosoma* die späteren *Eirenis*-Taxa *H. coronelloides* JAN, 1862 und *H. coronella* (SCHLEGEL, 1837) auf. Weder JAN noch einer der sonstigen späteren Autoren beachteten allerdings, dass bereits FITZINGER (1843) innerhalb der Gattung *Homalosoma* die neue Untergattung *Pediophis* mit der Typusart *Calamaria coronella* SCHLEGEL, 1837 aufgestellt hatte.

© 2003 Deutsche Gesellschaft für Herpetologie und Terrarienkunde e.V. (DGHT)

BOULENGER (1894) betrachtet *Eirenis* als Synonym der neuweltlichen Gattung *Contia* GIRARD, 1853. In der Folge benutzen BARBOUR (1914) und SCHMIDT (1939) den Namen *Eirenis* für altweltliche Zwergnattern. SMITH (1943) bezeichnet diese Zwergnattern unter dem Namen *Contia* in einer ersten evolutionsbiologischen Aussage als „dwarfed, degenerate snakes, closely resembling the Oriental *Liopeltis*, from which they are indistinguishable except for the presence of apical pits". CHERNOV (1948) revidiert neun altweltliche Arten unter dem Gattungsnamen *Contia*. Die sudanesische *C. africana* BOULENGER, 1914 hält er für nah verwandt.

STICKEL (1951) revidiert die altweltlichen Zwergnattern unter dem Namen *Eirenis*. Rein äußerlich bestünden nur geringe Unterschiede zwischen *E. modestus* und der neuweltlichen Typusart von *Contia*, *Contia tenuis* BAIRD & GIRARD, 1853 (in GIRARD 1853). Die Gestalt der Hemipenes, Zähne und Kiefer zeigten im Detail, dass beide Gattungen nicht näher verwandt sind. Den phylogenetischen Aussagen von SMITH (1943) stimmt er zu. Hinsichtlich der infragenerischen Verwandtschaftsverhältnisse von *E. modestus* und *E. persicus* (ANDERSON, 1872) sieht er aufgrund des Vorhandenseins einer Falte am Hemipenis eine deutliche Ähnlichkeit, doch sei die Verwandtschaft aufgrund des Fehlens einer Calyxbekleidung bei *E. persicus* alles andere als nah (vergleiche dazu SCHMIDTLER & BARAN 1993b).

DOTSENKO (1985) revalidiert das Genus *Pseudocyclophis* (Typusart *P. walteri* BOETTGER, 1888 = *Cyclophis persicus* ANDERSON, 1872) insbesondere anhand eines Vergleichs der Schädelstrukturen und stellt sie der insoweit deutlich verschiedenen und einheitlichen Gruppe *E. collaris*/*E. modestus* gegenüber. Dieselbe Autorin (1987) untersucht die Nahrung von drei Arten: das Vorherrschen von Spinnen bei *E. collaris* sei verknüpft mit der verborgenen Lebensweise unter Steinen. Dagegen handle es sich bei den großwüchsigen *E. punctatolineatus* (BOETTGER, 1892) und *E. modestus* um aktive Jäger und ihre Nahrung enthalte eine deutliche Anzahl von Orthopteren. DOTSENKO (1989) beschreibt das Subgenus *Collaria* (Typusart *C. collaris*), in dem sie die „fortschrittlicheren" Arten mit 15 Dorsalia vereint und den „ursprünglicheren" Arten, insbesondere gekennzeichnet durch 17 Dorsalia, gegenüberstellt. Als Typusart für das Genus und Subgenus *Eirenis* bezeichnet sie *E. modestus* (siehe Bemerkungen eingangs).

In den letzten drei Jahrzehnten beschrieben EISELT (1970), SCHMIDTLER & SCHMIDTLER (1978), SCHMIDTLER (1988), SCHMIDTLER & LANZA (1990), SCHMIDTLER & EISELT (1991), SCHMIDTLER (1993) und SCHMIDTLER (1997) nicht weniger als acht neue *Eirenis*-Taxa allein aus Süd- und Ostanatolien. Dabei stellte sich heraus, dass das auffallende Evolutionsphänomen einer Größen- und Schuppenreduzierung (gemessen am sogenannten RI = „Reduktionsindex" von RI 19 = fortschrittlich bis 67 = ursprünglich) offensichtlich mehrfach parallel und sogar innerartlich variierend bei der Gattung *Eirenis* auftritt und möglicherweise durch eine zunehmend verborgene Lebensweise induziert wird. Auf Ähnlichkeiten in der juvenilen Kopf- und Nackenzeichnung mit *„Coluber" viridiflavus* LACÉPÈDE, 1789 und *C. gemonensis* (LAURENTI, 1768) wird hingewiesen (SCHMIDTLER 1993: Abb. 14, S. 95). Die Einteilung in zwei Untergattungen bei DOTSENKO (1989) wird schließlich bezweifelt (vergleiche SCHMIDTLER 1993, SCHMIDTLER & BARAN 1993a, b).

SCHÄTTI (1988) erwähnt insbesondere *E. modestus* erstmals im Zusammenhang mit den Arten der von ihm revalidierten Gattung *Hierophis* und vermutet im Hinblick auf große Ähnlichkeiten im Bau der Kopulationsorgane (l.c. Abb. 7 I) nahe verwandtschaftliche Beziehungen. Von Bedeutung sind hier auch die Aussagen über die

zeitliche Einreihung der Evolution der *Hierophis*-Gruppen und -Arten und den mutmaßlichen Beginn der Entstehung der *Hierophis*-Entwicklungslinien im Miozän.

SCHMIDTLER (1998) behandelt die im Taurus-Gebirge vorkommenden *Eirenis*-Taxa erstmals in einem arealkundlichen Zusammenhang und zeigt ihre Bedeutung für das Verständnis der nahöstlichen Zoogeografie (vgl. auch SINDACO et al. 2000).

Nach wie vor gehören aber die zum Teil sehr kleinräumig verbreiteten *Eirenis*-Arten zu den am wenigsten bekannten und verstandenen Schlangen des Nahen Ostens. So werden vielfach die Neubeschreibungen der letzten Jahrzehnte in zusammenfassenden türkischen Werken entweder überhaupt nicht erwähnt (BARAN & ATATÜR 1998) oder ohne weitere Diskussion in die Synonymie von *E. collaris* und *E. modestus* versetzt (DEMIRSOY 1997).

DOTSENKO (2001) greift die beiden unterschiedlichen Konzepte zur Erklärung der subgenerischen Verhältnisse bei *Eirenis* nochmals auf (zwei Untergattungen auf der Basis unterschiedlicher Stadien der Schuppenreduktion mit 17/15 Dorsalia – oder SCHMIDTLER 1993: mehrfache parallele Schuppenreduktion; beide Fälle darstellbar anhand des Reduktionsindex RI).

Nach den DNA-Untersuchungen von SCHÄTTI & UTIGER (2001), die erstmals auch eine *Eirenis*-Art (zwei Exemplare aus Kars und Konya in der Türkei) umfassen, sind die systematischen Beziehungen sowohl von *Eirenis* als auch *Hierophis* unklar. So stünden die östlichen mediterranen *Hierophis*-Arten – *H. jugularis* (LINNAEUS, 1758), *H. caspius* (GMELIN, 1789) und *H. schmidti* (NIKOLSKIJ, 1908) – *E. modestus* näher als der rein europäischen Gruppe *H. viridiflavus* und *H. gemonensis*. Die drei Gruppen um *H. jugularis*, *H. viridiflavus* und *E. modestus* haben nach Abb. 8 (l. c., neighbour joining tree) in etwa dasselbe phylogenetische Niveau wie die dort ebenfalls aufgeführten Gattungen *Platyceps*, *Hemorrhois* und *Spalerosophis*.

SIVAN & WERNER (2003) bereichern die Diskussion um die Taxa *E. coronella*, *E. coronelloides*, *E. fasciatus*, *E. lineomaculatus* SCHMIDT, 1939 um die Erkenntnis, dass aus *E. coronella* (sensu SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1978, ARNOLD 1982) die Art *E. coronelloides* auszugliedern sei. Diese bewohne – im Gegensatz zum einzigen arabischen Wüstenbewohner, dem polytypischen *E. coronella* – als syrisches Faunenelement den Bereich des sogenannten „Fruchtbaren Halbmonds".

In der vorliegenden Arbeit soll eine grundsätzliche Klärung der generischen Verhältnisse bei *Eirenis* und *Hierophis* und der spezifischen Verhältnisse innerhalb *Eirenis* erzielt werden. Dazu dient die Untersuchung von DNA-Sequenzen zweier mitochondrialer und eines nuklearen Gens, im Vergleich mit den bekannten morphologischen und sonstigen Ergebnissen.

2 Material und Methoden

Im Appendix sind die untersuchten Proben mit Fundortangaben ausgeführt, die Abbildung 1 zeigt die biogeografischen Verhältnisse der *Eirenis*-Taxa. Da sich bei DNA-Sequenzierungen an Zornnattern (*Coluber* sensu lato) herausstellte, dass *Eirenis* und *Hierophis* nächst verwandt sind (SCHÄTTI & UTIGER 2001, NAGY et al. im Druck), berücksichtigten wir auch alle uns zur Verfügung stehenden Arten dieser Gattung. Als Außengruppen wurden weiter entfernt stehende Vertreter der Colubrinae gewählt: zwei Arten aus der ehemaligen Gattung *Coluber* (*Platyceps rogersi* (ANDERSON, 1893), *Hemorrhois nummifer* (REUSS, 1834)) sowie die Katzennatter *Telescopus fallax* (FLEISCHMANN, 1831).

	persicus	*decemlineatus*	*coronelloides*	*barani bischofforum*	*b. barani*	*p. punctatolineatus*	*eiselti*	*collaris*	*levantinus*	*medus*	*thospitis*	*hakkariensis*	*rothi*	*lineomaculatus*	*m. modestus*	*aurolineatus*	*modestus cilicius*	*modestus semimaculatus*
persicus		S	•	•	•	S	S	S	•	S	•	S	•	S	•	•	•	•
decemlineatus			S	•	•	S	S	•	S	•	•	•	S	S	•	S	S	S
coronelloides				•	•	•	S	•	•	•	•	•	S	S	•	•	•	•
barani bischofforum					•	•	S	•	•	•	•	•	•	•	S	•	•	?
b. barani						•	S	•	P	•	•	•	S	?	•	S	•	S
p. punctatolineatus							S	S	•	•	S	S	•	S	S	•	•	•
eiselti								•	•	•	•	•	S	S	?	•	•	•
collaris									•	?	•	•	•	•	S	•	•	•
levantinus										•	•	•	S	S	•	S	S	S
medus											•	•	•	•	•	•	•	•
thospitis												•	•	•	•	•	•	•
hakkariensis													•	•	•	•	•	•
rothi														S	•	•	•	•
lineomaculatus															•	•	•	?
m. modestus																•	•	•
aurolineatus																	S	P
modestus cilicius																		?
modestus semimaculatus																		

Abb. 1. Biogeografische Beziehungen der untersuchten *Eirenis*-Arten:
Punkt = allopatrisch; S = sympatrisch; P = parapatrisch.

Biogeographical relations of the investigated *Eirenis* species:
dot = allopatrical; S = sympatrical; p = parapatrical.

2.1 Labortechniken

DNA wurde von in Alkohol konservierten Geweben isoliert, oder von Blut, das von lebenden Tieren entnommen wurde. Eine bewährte Methode (SAMBROOK et al. 1989) wurde für die Extrahierung totalgenomischer DNA angewendet.

Das vollständige mitochondriale Cytochrom *b* Gen (cyt *b*, 1113-1117 bp) sowie Fragmente des mitochondrialen 16S rRNA Gens (517 bp aligniert) und des in der Kern-DNA kodierten Protoonkogens c-mos (561-567 bp) wurden durch Polymerasenkettenreaktionen (PCR) amplifiziert. In mehreren Fällen war die Reamplifizierung der PCR-Produkte nötig. Die folgenden Primer wurden zur PCR und Sequenzierung genutzt: Cytochrom *b*: L14910, L14919 und H16064 (BURBRINK et al. 2000, modifiziert nach DE QUEIROZ et al. 2002), sowie L-410, H-391 (beide NAGY et al. 2003), L-425 (5'-ACA GTA ATC ACC AAC CTA CT-3') und H-772 (5'-TCA CTC TGG TTT GAT GTG TTG-3'); 16S rRNA: 16SA und 16Sb (PALUMBI et al. 1991); c-mos: S77 und S78 (LAWSON & SLOWINSKI unpubliziert). Die anschließenden Schritte wurden nach Stan-

dard-Protokollen durchgeführt. Zur Sequenzierung wurden automatische Kapillarsequenzierer (ABI Prism Genetic Analyzer 3100 und 310; beide Applied Biosystems, Foster City, USA) benutzt.

2.2 Auswertung der Daten

Das Alignment der Sequenzen wurde entweder manuell (bei cyt *b* and c-mos) oder mit ClustalX 1.81 (bei 16S, THOMPSON et al. 1997) durchgeführt. Die DNA-Sequenzen von *Platyceps rogersi* und *Telescopus fallax* werden an einer anderen Stelle veröffentlicht (NAGY et al. 2003), alle anderen Sequenzen wurden neu in GenBank eingegeben, unter den Zugangsnummern AY376739-AY376825.

Alle drei Gene unterscheiden sich wesentlich in der Evolutionsrate. Die beiden Gene c-mos und 16S sind vor allem für die Untersuchung basaler Abzweigungen (auf Gattungsniveau) geeignet (SAINT et al. 1998, PALUMBI et al. 1991, siehe auch unsere Ergebnisse), nicht aber für die der Schwesterarten bzw. Unterarten. Das Cytochrom *b* Gen ist besonders gut für die Untersuchung innerhalb einer Gattung geeignet. Deshalb ist eine Kombination sinnvoll. Der ILD Test (incongruence length difference test) – bekannt als der Partitionshomogenitätstest (PH Test) im Programmpaket PAUP* 4b10 (SWOFFORD 2002) – wurde durchgeführt (1000 Replikationen mit heuristischer Suche), um zu entscheiden, ob unsere Datensätze zu kombinieren sind.

Maximum likelihood (ML) Bäume wurden mit PAUP* 4b10 gerechnet. Bei den Parametern im Nukleotidsubstitutionsmodell wurde die Empfehlung von Modeltest 3.06 (POSADA & CRANDALL 1998) befolgt. PAUP* haben wir ebenfalls genutzt, um ungewichtete Maximum Parsimony (MP) Bäume zu erstellen. In den MP Analysen wurden die Alignmentlücken („gaps“) als „fünfte Basen“ behandelt.

Zusätzlich berechneten wir die Bayes'sche Inferenz (BI) der getrennten und der kombinierten Datensätze mit dem Computerprogramm MrBayes 2.01 (HUELSENBECK & RONQUIST 2001). Dazu wurden Monte-Carlo-Markov-Ketten bis 500.000 Generationen gerechnet und dabei jede hundertste Generation untersucht. Die ersten 500 Bäume haben wir in der Analyse ignoriert („burnin“ Parameter war 500) und die anschließenden 4500 Bäume wurden evaluiert.

3 Ergebnisse und Diskussion

3.1 Charakteristika der DNA-Sequenzen

Die sequenzierten drei Gen(fragment)e ergaben eine Datenmatrix von zusammen 2201 bp Länge bei 31 Taxa. Davon sind 463 Positionen („sites“) nach dem Parsimoniekriterium informativ. Nach dem Ausschluss der invariablen Basen (CUNNINGHAM 1997a, 1997b) ergibt sich bei dem PH Test ein P-Wert von 0,402. Deshalb ist das Kombinieren der Sequenzen nicht untersagt.

Das Protein-codierende Cytochrom *b* Gen war bei den meisten Taxa – inklusive eines terminalen T – 1117 bp lang. Nur bei *Hierophis spinalis* (PETERS, 1866) und den in der Sequenz identischen (!) *Eirenis thospitis* SCHMIDTLER & LANZA, 1990 und *Eirenis hakkariensis* SCHMIDTLER & EISELT, 1991 wurde ein kürzeres Gen gefunden; die Länge betrug inklusive des Stopkodons TAA 1113 bp (terminale Verkürzung um zwei Basentriplets). Dieses Phänomen könnte man für einen wesentlichen Mutationsschritt erachten, was für eine separate phylogenetische Position dieser Taxa innerhalb ihrer Gruppe sprechen könnte.

Wegen der nicht Protein-codierenden Eigenschaft wurde bei dem 16S rRNA Gen eine breitere Längenvariation beobachtet, was das Alignment und damit die Auswer-

tung erschwerte. Bei dem sequenzierten c-mos Fragment wurde eine einzige Längenvariation beobachtet – bei *Hemorrhois nummifer* war es 6 bp kürzer –, was aber für den *Hierophis-Eirenis* Komplex nicht relevant ist.

3.2 Kombinierte Analysen

Die einzelnen Genanalysen – ausser cyt *b* – lieferten eher widersprüchliche, nicht gut aufgelöste Bäume (nicht abgebildet); deshalb sind kombinierte, lange Sequenzen erwünscht. Der Grund dafür kann einerseits bei den wenigen informativen Loci bei c-mos und 16S, andererseits bei den Alignierungsproblemen bei 16S liegen. Die kombinierten Analysen erbrachten bessere Ergebnisse mit gesicherter Topologie als jede einzelne Genanalyse. Die Topologie unserer kombinierten Analysen entspricht auch dem Ergebnis umfangreicherer Studien (NAGY et al. im Druck), die auf zumeist mitochondrialen Gensequenzen von mehr als 4 kb basieren.

3.3 Generische Phylogenie und Systematik

Beste Ergebnisse mit den höchsten Wahrscheinlichkeitswerten (Bootstrap-Wert oder „clade credibility value" bei MrBayes) haben erwartungsgemäß die kombinierten Sequenzanalysen geliefert. ML und BI Analysen des kombinierten Datensatzes haben

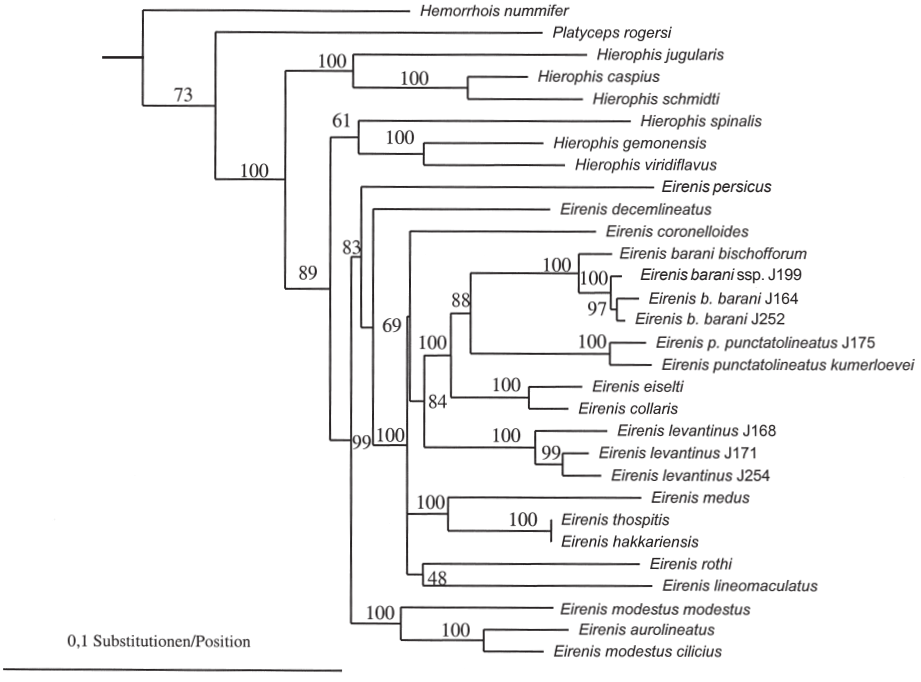

Abb. 2. Maximum Likelihood Baum der Cytochrom *b*, 16S rRNA und c-mos Sequenzen mit „clade credibility values" von Bayesian Inference (gleiche Topologie). Die Außengruppe *Telescopus fallax* ist wegen der großen genetischen Distanz nicht gezeigt.

Maximum Likelihood tree of cytochrom *b*, 16S rRNA and c-mos sequences with "clade credibility values" of Bayesian Inference (with same topology). The outgroup *Telescopus fallax* is not shown because of the large genetic distance.

praktisch identische Topologien erzeugt (Abb. 2), während die MP Analyse im Verhältnis zu den Ersteren einige auffällige, aber nicht bestätigte Abzweigungen aufgezeigt hat.

Die Richtigkeit der Außengruppenwahl hat sich bestätigt, da *Telescopus fallax* mit Abstand basal steht. Die Vertreter der (zum Teil ehemaligen) Sammelgattung *Coluber* s. l. (SCHÄTTI & UTIGER 2001), wie *Hemorrhois* und *Platyceps* stehen zwar noch immer basal, sind aber den anderen Colubrinae der Gattungen *Hierophis* und *Eirenis* näher.

Alle Analysen bestätigten, dass die Zwergnattern der Gattung *Eirenis* – einschließlich der monotypischen Gattung *Pseudocyclophis* (vorher *Eirenis*) – in der Zornnattergattung *Hierophis* „eingebettet" sind. Alle kombinierten Analysen untermauern die monophyletische, abgeleitete Stellung der *Eirenis*-Gruppe. Lediglich die Analysen einzelner Gene widersprechen diesem Bild.

Im Allgemeinen sind drei Gruppen im *Hierophis-Eirenis* Komplex zu erkennen:

a) die *Hierophis* I Gruppe enthält die europäischen Zornnattern *H. viridiflavus* (Typusart der Gattung) und *H. gemonensis* als Schwesterarten sowie die östliche *H. spinalis*;
b) die *Hierophis* II Gruppe enthält die großwüchsigen, ostmediterranen Arten um *H. jugularis*: wie *H. caspius* und *H. schmidti*. Diese stellt die basale, ursprüngliche Gruppe der Gattung dar (siehe SCHÄTTI 1988);
c) die *Eirenis*-Gruppe enthält alle untersuchten *Eirenis*-Arten inklusive *Pseudocyclophis persicus*.

3.4 Evolution der *Eirenis*-Gruppe

Innerhalb der *Eirenis*-Gruppe muss eine relativ rasche adaptive Radiation stattgefunden haben. Die basalen Gruppen enthalten meistens einzelne Arten oder Artenpaare, deren Verhältnis zueinander nicht ganz geklärt ist, und die aber als gutes Beispiel für parallele, nahezu zeitgleiche Evolution gelten können. Die basalsten Formen der Gruppe sind einerseits *Pseudocyclophis persicus*, andererseits die *modestus*-Gruppe mit *Eirenis modestus* (die Typusart) und *E. aurolineatus* (VENZMER, 1919), und schließlich der isoliert stehende *E. decemlineatus* (DUMERIL, BIBRON & DUMERIL, 1854). Innerhalb der übrigen *Eirenis*-Arten bilden *E. coronelloides*, *E. lineomaculatus*, *E. rothi* und die *E. medus* (CHERNOV, 1940)-*E. thospitis-E. hakkariensis* Gruppe je eine eigene Evolutionslinie.

Die andere, mehr oder minder abgeleitete Gruppe mit den Arten *E. barani* SCHMIDTLER, 1988, *E. eiselti* SCHMIDTLER & SCHMIDTLER, 1978, *E. collaris*, *E. punctatolineatus* und *E. levantinus* SCHMIDTLER, 1993 kann als relativ gut abgesichert gelten. Die Topologie der ML und BI Bäume scheint an allen Ästen mit hohen Werten gesichert. Damit scheint die spezifische Verwandtschaft, Monophylie und Abzweigefolge der Gruppe (*levantinus*-[[*eiselti-collaris*]-[*barani-punctatolineatus*]]) wahrscheinlich.

4 Phylogenie und taxonomische Schlussfolgerungen

4.1 Gattungen

Morphologische Übereinstimmungen zwischen *Eirenis* und *Hierophis* bestätigen – trotz der starken Unterschiede in Gestalt, Größe und Lebensweise – die molekular nachgewiesene enge phylogenetische Beziehung zwischen den beiden Gattungen. Sie ähneln sich stark in Bezug auf die Gestalt des Hemipenis und die (Juvenil-)Zeichnung (SCHÄTTI 1988, SCHMIDTLER 1993). Eine Eingliederung von *Eirenis* in *Hierophis* würde allerdings nicht nur die konventionelle Taxonomie erschüttern, sondern auch einem

wichtigen Gattungskriterium widersprechen: *Eirenis* besetzt eine eigene ökologisch-adaptive Zone (vergleiche GISIN 1964), die mit einer versteckten Lebensweise und der Umstellung auf Arthropoden als Nahrung zusammenhängt und sich in einer mehrfach parallel zu beobachtenden evolutiven Tendenz in Richtung auf Verzwergung und Schuppenreduktion ausdrückt. Die ökologische Verschiedenheit führt dazu, dass *Hierophis*-Arten über weite Teile ihrer vorderasiatischen Areale mit *Eirenis*-Arten sympatrisch vorkommen. Dies würde nach ILLIES (1970) gegen eine Vereinigung in einer gemeinsamen Gattung sprechen.

Auf der anderen Seite erfüllt die Gruppe mit allen *Eirenis*-Taxa die üblichen Gattungskriterien (DUBOIS 1988). Sie ist monophyletisch, wenn *Pseudocyclophis* in den Rang einer Untergattung von *Eirenis* versetzt wird und von den nächstverwandten Linien im Stammbaum (Gattung *Hierophis*) durch eine deutliche Lücke getrennt. Lediglich *Hierophis spinalis* erweckt mit 17 Dorsalschuppenreihen und einer unklaren phylogenetischen Stellung (in einigen alternativen Bäumen erscheint sie als Schwestergruppe zu *Eirenis*) den Verdacht, eine vermittelnde Stellung zwischen *Hierophis* und *Eirenis* einzunehmen. Allerdings hat *H. spinalis* eine Reihe von Sondermerkmalen, die für eine frühe Abtrennung dieser Linie sprechen (SCHÄTTI 1988).

Eine der Tradition entsprechende Anerkennung von *Eirenis* als Gattung hinterlässt zwangsläufig eine paraphyletische Gattung *Hierophis*. Die mitochondrialen Sequenzdaten sprächen für eine phylogenetischen Klassifikations-Grundsätzen entsprechende Aufteilung von *Hierophis* auf zwei Gattungen, sofern es gelänge, die beiden auch eindeutig morphologisch zu diagnostizieren. Als geeignete Merkmale hierfür kämen in Betracht: a) Unterschiede in der Bezahnung (SCHÄTTI 1988); b) verschiedene Wirbelform (SZYNDLAR 1991); c) Juvenil-Kopfzeichnung (MERTENS 1968). Die unterschiedliche Verbreitung mit europäischem (*viridiflavus*-Gruppe), ost-/zentralasiatischem (*spinalis*) beziehungsweise vorderasiatischem (*caspius*-Gruppe; verfügbar wäre hier der Name *Dolichophis* GISTEL, 1868) Schwerpunkt stützt eher eine Dreiteilung von *Hierophis*.

Zur Zeit erscheint eine taxonomische Aufteilung dieser Gattung noch verfrüht, zumal wir die Inselformen *H. gyarosensis* (MERTENS, 1968) von den Kykladen und *H. cypriensis* (SCHÄTTI, 1985) aus Zypern noch nicht molekular untersuchen konnten.

4.2 Untergattungen und Arten

Nach der herkömmlichen Taxonomie (DOTSENKO 1989) wird *Pseudocyclophis* als eigene Gattung geführt, während *Eirenis* in zwei Untergattungen unterteilt wird.

Im molekularen Stammbaum (Abb. 2) sind dagegen vier früh abzweigende Gruppen erkennbar, die alle statistisch sehr gut abgesichert sind: Die *E. modestus*-Gruppe, *Pseudocyclophis persicus*, *E. decemlineatus* sowie die übrigen *Eirenis*-Arten mit mehreren Untergruppen. Die genetischen Distanzen (Basenunterschiede, berechnet nach den Kimura-2-Parametern) zwischen diesen Gruppen betragen beim Cytochrom *b*: *persicus – collaris*: 15,14 %; *persicus – modestus*: 14,94 %; *persicus – decemlineatus*: 13,52 %; *collaris – modestus*: 13,53 %; *collaris – decemlineatus*: 10,62 %; *modestus – decemlineatus*: 12,25 %. Entsprechende Distanzen finden sich etwa auch zwischen den beiden Untergruppen von *Hemorrhois* (*H. algirus* (JAN, 1863) / *H. hippocrepis* (LINNAEUS, 1758) in Nordafrika, *H. nummifer* / *H. ravergieri* (MÉNÉTRIÉS, 1832) in Vorderasien; NAGY et al. im Druck). Eine solche Distanz liegt sozusagen unterhalb des Gattungsniveaus (z. B. *Hemorrhois nummifer – E. modestus*: 16,58 %; *Platyceps rogersi – E. modestus*: 16,07 %; *Hierophis jugularis – E. modestus*: 15,38 %; *Hierophis viridiflavus – E. modestus*: 13,42 %), aber doch deutlich über der Distanz

zwischen nah verwandten Arten/Unterarten derselben Gattung (z. B. *p. punctatolineatus – barani bischofforum*: 11,00 %; *aurolineatus – cilicius*: 6,35 %; *eiselti – collaris*: 4,19 %; *b. barani – barani bischofforum*: 3,32-3,90 %). Wir denken, dass eine Charakterisierung dieser vier basalen Gruppen als Untergattungen die verwandtschaftliche Hierarchie am besten widerspiegelt.

4.3 Taxonomie

Gattung: *Eirenis* JAN, 1863

Typusart: *Coronella modesta* MARTIN, 1838

Diagnose: Eine Gruppe vorwiegend dämmerungsaktiver und versteckt lebender insektivorer, aglypher Nattern mit deutlichen und zum Teil infraspezifisch variierenden Verzwergungserscheinungen (Reduktionsindex RI = 19 bis 67). Unterscheidet sich von der Geschwistergruppe um *Hierophis viridiflavus* und *H. gemonensis* und von der *H. caspius* Gruppe (Abb. 3) insbesondere durch geringere Gesamtlängen (meist weit unter 75 cm), ein ungeteiltes Nasale, das Fehlen eines Suboculare, meist kleinere Augen, nur ein erstes Temporale, nur ein Apicalgrübchen (sofern vorhanden), 17 oder 15 Dorsalia, geringere Subcaudaliazahlen (weit unter 100). Die für *Hierophis* charakteristische Kopf- und Nackenzeichnung (okzipitaler Strich und zwei seitliche Flecken; mehr oder minder kompakt und verschmolzen) ist bei *Eirenis* oft stark verändert.

Verbreitung: Von der Türkei im Westen bis Pakistan im Osten, Arabien und Sudan; Zentrum der Verbreitung: von der Levante bis zum Zagros-Gebirge.

Bemerkungen: Auf die Problematik der Typusart von *Eirenis* wurde bereits im Kapitel „Erforschungsgeschichte“ hingewiesen. Der im Rahmen dieser Bearbeitung wieder entdeckte Name *Pediophis* FITZINGER, 1843 ist, wie die meisten der zahlreichen FITZINGER'schen Untergattungsnamen, als Name der Gattungsgruppe verfügbar (MERTENS 1973). Er kann gleichwohl *Eirenis* JAN, 1863 als Gattungsnamen nicht gefährden, weil der seit der Erstbeschreibung (jedenfalls nach 1899) nicht mehr gebrauchte prioritäre Name *„Pediophis“* diesem gegenüber als „nomen oblitum“ (so ohne Diskussion anscheinend auch WILLIAMS & WALLACH 1989) anzusehen ist: Das in § 23.9.1.2 ICZN 2000 explizit genannte kumulative Erfordernis des Gebrauchs von *Eirenis* (in 25 Arbeiten, von 10 Autoren, seit 50 Jahren) ist unschwer aus den Literaturangaben in dieser Arbeit und bei SIVAN & WERNER (2003) zu entnehmen. Die Unterdrückung von *Pediophis* gilt allerdings nicht im Verhältnis zum Untergattungsnamen *Collaria* DOTSENKO, 1989, da insoweit die Voraussetzungen von § 23.9.1 ICZN zugunsten von *Collaria* nicht vorliegen (vergleiche dazu das offizielle Beispiel zu Art/Unterart unterhalb der genannten Vorschrift).

Untergattung: *Eirenis* JAN, 1863

Diagnose: Geringe Verzwergungserscheinungen (Reduktionsindices 60-64). Folgende Merkmalskombinationen: Maximallängen 55-65 cm; 17 Dorsalia; 1+2+3 (Summe 6) Temporalia; relative Größen (in %) der Augen 16,6-18,1; Frenalia 7,0-8,6; Frontalia-Breiten 5,4-5,7; hintere Inframaxillaria 84-102 (diese getrennt oder in kurzem Kontakt); weniger als 200 Ventralia; Bei der Typusart: 17-18 Maxillarzähne, 18-19 Pterygoidzähne; innerer Fortsatz auf dem Palatinum rundlich; Calyxbekleidung auf dem Hemipenis vorhanden. Elemente der juvenilen Kopf- und Nackenzeichnung verschmolzen, sehr kompakt; ähnelt mehr oder minder *Hierophis* (Abb. 4).

Abb. 3. *Hierophis schmidti* von südlich Elbistan (Süd-Türkei); das Tier zeigt das ursprüngliche, elementereiche Pileus-Muster der Gattung mit geteiltem Nasale, großem Frenale, dem Suboculare und der hohen Temporaliazahl (2+3+4 = 9). Alle Fotos: J.F. SCHMIDTLER.

Hierophis schmidti found south of Elbistan (southern Turkey). The pileus of this specimen shows the ancestral pattern of the genus with divided nasal, large frenal, subocular and a high number of temporals (2+3+4 = 9).

Verbreitung: Von der europäischen Türkei im Westen bis Kaukasien im Osten.

Bemerkungen: Da nach den Ausführungen im Kapitel Erforschungsgeschichte *E. modestus* die Typusart von *Eirenis* ist, jedoch gemeinsam mit *E. aurolineatus* den basalen Abzweig innerhalb der Gattung bildet, muss die Untergattung *Eirenis* auf diese beiden Arten beschränkt werden: *Eirenis modestus*, *E. aurolineatus*. Mit ihren hohen Reduktionsindices macht diese Untergattung einen sehr ursprünglichen Eindruck. Bei Einzelbetrachtung wurden gelegentlich Atavismen erkennbar (vor allem in Südwest-Anatolien manchmal 19 Dorsalia anstatt der üblichen 17); manchmal Nasalia halb geteilt; manchmal zwei Temporalia in der ersten Reihe (SCHMIDTLER 1993). Von *E. modestus semimaculatus* stand uns keine DNA-Probe zur Verfügung. Indes gehört eines der beiden Exemplare von SCHÄTTI & UTIGER (2001) zu dieser Unterart (das Stück von Konya in Zentral-Anatolien; morphologische Nachuntersuchung durch SCHMIDTLER). Das zweite Stück (Kars in Ost-Anatolien) gehört zur Nominatform und ist dem ersten molekular sehr ähnlich. Bei Betrachtung der internen phyletischen Verhältnisse fällt zunächst als verwunderlich ins Auge, dass die Proben der südanatolischen *E. m. cilicius* und *E. aurolineatus* einander deutlich ähnlicher sind als die Probe von *E. m. cilicius* gegenüber dem nordanatolischen *E. m. modestus.* Beide wurden ja bisher als konspezifisch angesehen. Neuere morphologische Untersuchungen durch SCHMIDTLER (1997) zeigten indes, dass *E. m. cilicius* und *E. aurolineatus* einander auch pholidotisch deutlich ähnlicher sind (Mittelwertdifferenz Dn = 10,0, l. c. Tab. 2) als beide gegenüber nordanatolischen *E. m. modestus* (Dn = 22,1 bzw. 19,3)! *E. modestus cilicius* und *E. aurolineatus* zeigen bei der Einzelbetrachtung möglicherweise synapomorphe Entwicklungen (große Frenalia, kurze hintere Inframaxillaria, die 1. Temporalia berühren oft die subocularen Supralabialia). Aufschlussreich für die systematische Situation ist, dass *E. m. cilicius* und *E. aurolineatus* bei Mersin in S-Anatolien sympatrisch vorgefunden wurden (SCHMIDTLER 1993) und damit Artrang besitzen. Ihre Cytochrom *b* Gene unterscheiden sich in 6,35 % (K2P-Distanz) der Basenpaare – eine genetische Distanz, die ebenfalls für getrennte Arten spricht. Damit bedarf die systematische Gesamtsituation innerhalb der Untergattung *Eirenis* einer weiteren Untersuchung und Bewertung. Vorweg sei noch darauf hingewiesen, dass *E. m. semimaculatus* durch die „Kilikische Pforte" nordwestlich von Adana Süd-Anatolien erreicht und ebendort eine parapatrische Beziehung zu *E. aurolineatus* besitzt; SCHMIDTLER 1993, 1997, Tabelle hoc loco). Andererseits scheint *E. semimaculatus* im südwestlichen Anatolien von dortigen *E. m. cilicius* nur schwer unterscheidbar zu sein (Übergangsbereiche?). Es wäre sinnvoll, die Formen *semimaculatus–cilicius–auroli-*

Abb. 4. Jungtier von *E. (Eirenis) m. modestus* von südlich Sivas (Zentral-Türkei). Die „*modestus*-Zeichnung" stellt eine abgewandelte *Hierophis*-Zeichnung dar (Okzipitalstrich und zwei Nackenflecken sind zu einem Element verschmolzen).

Juvenile of *E. (Eirenis) m. modestus* found south of Sivas (Central Turkey). The "*modestus* pattern" represents a modified *Hierophis* pattern (occipital streak fused with two neck spots into one element).

Abb. 5. *E. (Pseudocyclophis) persicus* von Halfeti/Euphrat (Südost-Türkei), eine extrem reduzierte Form mit kleinen Augen und einer niedrigen Temporaliazahl (1+1+2 = 4). Frenale fehlt.

E. (Pseudocyclophis) persicus from Halfeti/Euphrates (South-eastern Turkey), showing extreme reduction of scales, small eyes and a low number of temporals (1+1+2 = 4). A frenal is lacking.

neatus–modestus auch auf Ringspezies-Verhältnisse näher zu untersuchen. Das Verhältnis *aurolineatus/cilicius* hat überdies für die systematische Beurteilung der festgestellten genetischen Distanzen Signalwirkung: Es handelt sich um die einander ähnlichsten Formen, bei denen Sympatrie festgestellt wurde. Bis auf Weiteres belassen wir *cilicius* im Status einer Unterart von *E. modestus* und betrachten *E. aurolineatus* dennoch als separate Art. Dies entspricht dem biologischen Artkonzept, ist aber kein Widerspruch zum phylogenetischen Artkonzept, da paraphyletische Arten grundsätzlich möglich sind (Joger et al. 1998, Avise 2000). Die Untergattung besteht damit

derzeit aus einem Artenkomplex mit *E. (Eirenis) m. modestus* und den weiteren Subspecies *semimaculatus* BOETTGER, 1876 und *cilicius* SCHMIDTLER, 1993, sowie *E. (Eirenis) aurolineatus.*

Untergattung: *Pseudocyclophis* BOETTGER, 1888

Typusart: *Pseudocyclophis walteri* BOETTGER, 1888 (ein fragliches Synonym von *Cyclophis persicus* ANDERSON, 1872, siehe CHERNOV 1948)

Diagnose: Extreme Verzwergungserscheinungen (Reduktionsindex 19; Abb. 5). Folgende Merkmalskombinationen: Gesamtlängen bis 45 cm; 15 Dorsalia; 1+1+2 (Summe 4) Temporalia; relative Größen (in %) der Augen 13,9; der Frenalia 0,5 (oft fehlend); der Frontalia-Breite 6,5; der hinteren Inframaxillaria 83 (kürzer als die vorderen, jene meist getrennt). Regelmäßig mehr als 200 Ventralia; 12 Maxillarzähne; 13 Pterygoidzähne; innerer Fortsatz auf dem Palatinum mit scharfer, nach vorne gerichteter Spitze. Calyxbekleidung auf dem Hemipenis fehlt. Pileus meist einfarbig schwarz; ein schwarzes Halsband.

Verbreitung: Iran mit westlich und östlich angrenzenden Regionen.

Bemerkungen: *Pseudocyclophis* als nächster basaler Abzweig bildet damit eine weitere Untergattung, die derzeit aus der monotypischen Art *E. (Pseudocyclophis) persicus* besteht. Die riesige Verbreitung von der südöstlichen Türkei bis Pakistan und von Turkmenistan bis zum Persischen Golf lässt in Verbindung mit einem halben Dutzend Synonymen zumindest eine deutliche subspezifische Gliederung erwarten. Die einzige uns zur Verfügung stehende Probe vom extremen Westen des Verbreitungsgebiets kann daher allenfalls Auskunft über die Stellung des Taxons im Gattungssystem geben.

Untergattung: *Eoseirenis* n. subgen.

Typusart: *Ablabes decemlineatus* DUMERIL, BIBRON & DUMERIL, 1854

Derivatio nominis: Das in den Naturwissenschaften oft verwendete griechische Präfix eo/eos („Morgen, Morgenröte, Osten") bezieht sich auf die sehr ursprüngliche Pholidose der neuen Untergattung.

Diagnose: Die Untergattung mit den geringsten Verzwergungserscheinungen (RI = 67; Abb. 6). Folgende Merkmalskombinationen: Gesamtlänge bis 75 cm; 17 Dorsalia; Temporalia 1+2+3 (Summe 6). Relative Größen (in %) der Augen 18,1; der Frenalia 8,4; der Frontalia-Breite 3,7; der hinteren Inframaxillaria 116 (in einer langen Naht verbunden, länger als die vorderen); weniger als 200 Ventralia; Schädelmerkmale unbekannt. Okzipitalstrich und Seitenflecken am Nacken reduziert; in charakteristische dorsale Längsstreifen übergehend (sofern nicht verblasst).

Verbreitung: Levante; im Osten bis zum östlichen Taurus.

Bemerkungen: Im Gegensatz zu dem stark reduzierten und aberranten *Pseudocyclophis* repräsentiert *Eirenis decemlineatus* eine morphologisch ursprüngliche Gruppe. Die relativ isolierte Stellung im Stammbaum findet ihre Entsprechung bei den meist hohen Pholidosedistanzen (SCHMIDTLER 1993) zu den meisten anderen Arten. Die Art besitzt einige auffällige, ursprünglich erscheinende Merkmale: die für *Eirenis* extremen Gesamtlängen, die großen Augen, die relativ langen hinteren Inframaxillaria und die schmalen Frontalia (SCHMIDTLER & EISELT 1991, SCHMIDTLER 1993). Hinzu kommt die Pholidosereduktion bei den nördlichen Populationen aus der Türkei, die neben geringeren Subcaudaliazahlen auch deutlich geringere Gesamtlängen aufweisen als

die noch nicht näher untersuchten südlevantinischen Populationen (SCHMIDTLER & EISELT 1991). Der extrem hohe Reduktionsindex wurde sogar anhand der kleinwüchsigen nördlichen Populationen errechnet.

Wir halten es nicht für opportun, den vermutlich polytypischen *Eirenis decemlineatus* der fortschrittlicheren Untergattung *Pediophis* zuzurechnen und schlagen daher für diese Art eine eigene, neue Untergattung *Eoseirenis* vor: *Eirenis (Eoseirenis) decemlineatus* (Abb. 6). Eine monotypische Gattung ist nach HALLERMANN & BÖHME (im Druck) nur gerechtfertigt, wenn es sich um eine sehr lange und isolierte Evolutionslinie einer Art ohne nähere Verwandte handelt. Diese Aussage kann unseres Erachtens auch auf Untergattungen (bei entsprechend geringerem relativen Alter der betrachteten Linien) übertragen werden.

Untergattung: *Pediophis* FITZINGER, 1843

Typusart: *Calamaria coronella* SCHLEGEL, 1837

Diagnose: Verzwergungsstadien sehr unterschiedlich (Reduktionsindices RI = 20-63; Abb. 7 und 8). Folgende Merkmalskombinationen: Gesamtlängen 30-60 cm; 15 oder 17 Dorsalia; Temporalia 1+1/2+2/3 (Summen 4-6). Relative Größen (in %) der Augen 12,6-17,0; der (meist vorhandenen) Frenalia 5,4-7,8; der Frontalia-Breiten 3,5-5,4; der hinteren Inframaxillaria 70-88 (getrennt oder in kurzem Kontakt); unter 200 Ventralia. Bei *E. (P.) collaris* (Typusart zum Synonym *Collaria*) 17-18 Maxillarzähne, 18-19 Pterygoidzähne; innerer Fortsatz auf dem Palatinum verrundet. Juvenile Kopf- und Nackenzeichnung sehr variabel; von der stark aufgelösten, *Hierophis*-ähnlichen *thospitis*-Zeichnung bis zu der bei Colubriden weit verbreiteten, dreibändrigen *rothi*-Zeichnung.

Verbreitung: Von der Levante im Westen bis zum westlichen und nordöstlichen Iran im Osten; Arabien und Sudan?

Bemerkungen: Die übrigen *Eirenis*-Arten bilden die Untergattung *Pediophis,* deren nomenklatorische Situation bereits in den „Bemerkungen" unter der Gattung *Eirenis* angesprochen wurde. Es handelt sich um eine monophyletische Gruppierung, in der Formen mit extrem verschiedenen Reduktionsstadien (unter anderem mit 15 und 17 Dorsalia) vereint sind. Dazu gehören auch die molekular nicht untersuchte, nach SIVAN & WERNER (2003) mit *E. coronelloides* nah verwandte Typusart *E. coronella* sowie vermutlich *E. africana* (BOULENGER, 1914) und *E. rechingeri* EISELT, 1971. Die in der Originalbeschreibung von *Collaria* DOTSENKO, 1989 erfolgte Beschränkung dieser Gruppierung auf Arten mit 15 Dorsalia (siehe auch DOTSENKO 2001) stimmt mit unseren molekularen Daten nicht überein.

Die artenreiche Untergattung *Pediophis* zerfällt in folgende Untergruppen:

a) *Eirenis (Pediophis) coronelloides* (JAN, 1862) und *Eirenis (Pediophis) coronella* (SCHLEGEL, 1837): Über die verwirrende Erforschungsgeschichte und die Systematik beider stark reduzierter Taxa mit 15 Dorsalia siehe zuletzt SIVAN & WERNER (2003). Uns liegt nur eine DNA-Probe von *E. coronelloides* (sensu SIVAN & WERNER 2003) vor, so dass die nahe Verwandtschaft mit der geografisch und ökologisch extremen Halbwüstenart *E. coronella* aus den gegebenen morphologischen Daten erschlossen werden muss. SIVAN & WERNER (2003) haben für beide Arten Neotypen und Terrae typicae festgelegt. Ihren Ausführungen ist noch hinzuzufügen, dass nach SCHLEGEL (1837) die verschollenen Syntypen seiner *Calamaria coronella* von OLIVIER mitgebracht wurden. Eine Nachsuche in dem sechsbändigen Reisewerk von OLIVIER (1801-

Abb. 6. *E. (Eoseirenis) decemlineatus* von westlich Crac des Chevaliers (Nordwest-Syrien). Eine geringfügig reduzierte Form mit großen Augen, mittelgroßem Frenale und mittleren Temporaliazahlen (Summe 7; irreguläre Anordnung).

E. (Eoseirenis) decemlineatus, found west of Crac des Chevaliers (North-western Syria), showing moderate reduction of scales, large eyes, an average sized frenal and an intermediate number of temporals (7; irregular placement).

1807), das zahlreiche versteckte herpetologische Hinweise und sogar mehrere Neubeschreibungen von Reptilien enthält, blieb jedoch erfolglos.

b) *Eirenis (Pediophis) b. barani* SCHMIDTLER, 1988, *E. (Pediophis) barani bischofforum* SCHMIDTLER, 1997, *E. (Pediophis) p. punctatolineatus* (BOETTGER, 1892), *E. (Pediophis) punctatolineatus kumerloevei* EISELT, 1970: Diese Untergruppe umfasst die beiden eher schwächer beziehungsweise kaum reduzierten allopatrischen Arten *E. (P.) barani* (RI = 46) und *E. (P.) punctatolineatus* (RI = 63) mit je 17 Dorsalia. Die molekularen Daten sowohl bei *E. barani* (Antitaurus, Innerlevante) und *E. punctatolineatus* (Osttaurus, Transkaukasien bis West-Persien) lassen jeweils auf eine deutliche subspezifische Gliederung schließen, die anscheinend im Zusammenhang mit einem unterschiedlich variierenden Verzwergungsgrad steht. Die melanistische Inselform *kumerloevei* von der Vansee-Insel Akhtamar ist allerdings als solche wohl keine valide Unterart (FRANZEN & SIGG 1989).

c) *Eirenis (Pediophis) collaris* (MENETRIES, 1832), *E. (Pediophis) eiselti* SCHMIDTLER & SCHMIDTLER, 1978: *E. (P.) collaris* ist die Typusart des Synonyms *Collaria* DOTSENKO, 1989. Der molekulare Abstand der beiden allopatrischen Taxa ist mit 4,19 % etwas geringer als bei dem sympatrisch vorkommenden Artenpaar *E. (modestus) cilicius* / *E. aurolineatus* (siehe dort), liegt aber durchaus im für getrennte Arten typischen Bereich. Der Pholidoseabstand nach SCHMIDTLER (1993) ist zwischen *E. collaris* und *E. eiselti* Dn = 9,6 und zwischen *E. aurolineatus* und *E. cilicius* Dn = 7,6. Beide Taxa befinden sich auch in einer ähnlichen Reduktionsstufe mit je 15 Dorsalia (RI *collaris* / *eiselti* = 35/39). Im Übrigen ist die Unterscheidung beider anhand der Pholidose oder der Kopfzeichnung problemlos (SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1978, SCHMIDTLER 1993).

d) *Eirenis (Pediophis) levantinus* SCHMIDTLER, 1993: Die molekularen Abstände innerhalb dieser mittelmäßig reduzierten, levantinischen Art (Abb. 7) mit 17 Dorsalia weisen auf eine deutliche geografische Gliederung hin. Insoweit gibt es auch Hinweise auf unterschiedliche Verzwergungstendenzen.

e) *Eirenis (Pediophis) medus* (CHERNOV, 1940), *E. (Pediophis) thospitis* SCHMIDTLER & LANZA, 1990, *E. (Pediophis) hakkariensis* SCHMIDTLER & EISELT, 1991: Diese Gruppierung umfasst drei kaum bekannte Taxa. *E. medus* (früher oft mit *E. fasciatus* / *E. coronella* verwechselt; SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1978) lebt vom turkmenischen Kopetdag bis Zentral-Iran. Die bekannten Daten stammen aus dem Randgebiet der Verbreitung, dem Kopetdag (zum Beispiel ATAYEV 1985). Von *E. thospitis* und *E. hakkariensis* sind jeweils kaum ein Dutzend Exemplare von je zwei Fundorten östlich und südlich des ostanatolischen Vansees bekannt (SCHMIDTLER & LANZA 1990, SCHMIDTLER & EISELT 1991, SCHMIDTLER 1993). Die beiden DNA-Proben können als topotypisch

Abb. 7. *E. (Pediophis) levantinus* von Aktepe/Hatay (Süd-Türkei). Eine mittelmäßig reduzierte Form mit mittelgroßem Frenale, mittelgroßen Augen, der bei *Eirenis* üblichen Temporaliazahl (1+2+3 = 6) und der bei *Eirenis* häufigen, von *Hierophis* abgewandelten Kopf- und Nackenzeichnung: Okzipitalstrich und seitliche Nackenfleckung zu einem Element verschmolzen.

E. (Pediophis) levantinus from Aktepe/Hatay (Southern Turkey), showing a moderate reduction of scales, an average sized frenal, normal sized eyes and the usual number of temporals for *Eirenis* (1+2+3 = 6). Head and neck pattern is – typical for *Eirenis* – a modified *Hierophis* pattern: occipital streak and lateral neck spotting fused into one element.

Abb. 8. *E. (Pediophis) t. thospitis* von östlich des Vansees (Ost-Türkei). Frenale und Augen mittelgroß, Tendenzen zu einer verstärkten Reduzierung bei dieser Unterart zeigen sich in der Temporaliazahl (1+2+2 = 5). Die stark aufgelöste „*thospitis*-Zeichnung“ (Okzipitalstrich und seitliche Nackenflecken isoliert) zeigt noch deutliche Anklänge an *Hierophis.*

E. (Pediophis) t. thospitis found east of Lake Van (Eeastern Turkey). Frenals and eyes are of intermerdiate size, tendencies of increasing scale reduction are seen in this subspecies in numbers of temporals (1+2+2 = 5). The strongly dissolved “*thospitis* pattern” (occipital streak and neck spots isolated) still shows resemblance to the *Hierophis* pattern.

bezeichnet werden. Das *E. hakkariensis*-Exemplar wurde von J. Moravec (Prag) morphologisch nachuntersucht. Die Gruppierung zerfällt in den deutlich unterscheidbaren *E. medus* und die molekular nicht unterscheidbaren (!) *E. thospitis* und *E. hakkariensis* (sonstige molekulare Besonderheiten: siehe Kapitel 3.1!). *E. hakkariensis* kann daher nur als Unterart von *thospitis* betrachtet werden, zumal beide einander

geografisch ausschließen. Die Gruppierung ist einheitlich durch das so genannte (*Hierophis* ähnelnde) *thospitis*-Zeichnungsmuster gekennzeichnet. Dabei gibt es ontogenetisch insoweit deutliche Unterschiede, als dieses bei *E. medus* auch im Alter relativ kompakt erhalten bleibt, bei *E. thospitis* (Abb. 8) im Alter meist ganz verblasst und bei *E. hakkariensis* nur bei Jungtieren (und auch da nur bei der Hälfte) erkennbar ist. Abgesehen von diesen Zeichnungsunterschieden weisen die geringen Abstände bei den reduktionsneutralen Merkmalen (Dn = 5,4) auf eine enge Verwandtschaft zwischen *E. thospitis* und *E. hakkariensis* hin. Überraschend große Unterschiede bestehen hingegen bei den reduktionsrelevanten Merkmalen (Dr = 14,2; SCHMIDTLER 1993), was auch im deutlich unterschiedenen Reduktionsniveau zum Ausdruck kommt (*thospitis* / *hakkariensis* RI = 37/50). Letzteres Taxon hat bei den Relationen beziehungsweise absoluten Zahlen der Infralabialia, Frenalia, hinteren Inframaxillaria, Temporalia und Subcaudalia deutlich höhere Durchschnittswerte. Von größter Bedeutung ist allerdings der plakative Unterschied in der Reduktion der Dorsalia von 17 auf 15 (erfolgt bei allen *E. thospitis* schon bei 5 % der Ventraliazahlen; bei *E. hakkariensis* allerdings erst zwischen 54-63-75 %, das heißt in jedem Fall erst nach der Mitte!). Ein solch gravierender Wechsel innerhalb einer Gruppierung kommt bei *Eirenis* ansonsten nicht vor. Die Differenzierung beider Unterarten ist möglicherweise sehr junger Natur, wenn man neben der molekularen Einheitlichkeit auch die fragwürdige Bewohnbarkeit des kontinental geprägten östlichen Vansee-Gebiets für *E. t. thospitis* während der pleistozänen Kaltzeiten in Betracht zieht (vergleiche BRINKMANN 1976: Abb. 27 pleistozäne Schneegrenzen).

f) *Eirenis (Pediophis) rothi* JAN, 1863: Diese levantinische Art ist durch eine starke Pholidosereduktion gekennzeichnet (RI = 22). Bereits die erste Abbildung bei JAN & SORDELLI (1865) lässt die arttypischen dunklen (im Leben orangefarbenen) Pünktchen im Apikalbereich der Dorsalia erkennen.

g) *Eirenis (Pediophis) lineomaculatus* SCHMIDT, 1939: Diese, auch morphologisch sehr eigenständige, levantinische Art wurde bis vor wenigen Jahrzehnten permanent mit den Taxa um *Eirenis (Pediophis) coronella* verwechselt (BOULENGER 1894, SCHMIDTLER & SCHMIDTLER 1978). Entgegen dem allgemein starken Verzwergungstrend besitzt die Art 17 Dorsalia.

Danksagung

Wir danken MICHAEL FRANZEN (München) und beiden Gutachtern für Hinweise zum Manuskript, sowie JIRI MORAVEC (Prag), WERNER MAYER (Wien), NIKOLAI ORLOV (St. Petersburg), BEAT SCHÄTTI und JEAN MARIAUX (Genf) für Material. Die Arbeit von ZOLTÁN T. NAGY wurde mit einem Stipendium der Landesgraduiertenförderung Baden-Württemberg gefördert.

Systematics of dwarf snakes (Reptilia: Colubridae: *Eirenis*) and relatives, as inferred from DNA sequences and morphological data

Sequences of two mitochondrial genes (cytochrome *b,* 1113-1117 bp and 16S rRNA Gens, 517 bp aligned) and one nuclear gene (c-mos, 561-567 bp) were used to reconstruct a phylogenetic hypothesis for the Middle East Dwarf snakes, genus *Eirenis* (Reptilia: Colubridae). Monophyly of *Eirenis* is assured if *Pseudocyclophis*, a monotypic genus erected for *E. persicus*, is transferred into synonymy. Their common feature is a complex of characters, including a high variation in morphological reduction, which is linked to the occupation of a derived ecological adaptive zone (insectivory). The root of *Eirenis* was found nested within *Hierophis*, making the latter genus paraphyletic. However, large morphological differences and sympatric distribution of *Eirenis* and

Hierophis argue against a fusion of these two genera. An early radiation split *Eirenis* into four clearly separate groups, which – on the basis of considerable genetic distances between them – we recognize as subgenera: (1) *Eirenis* JAN, 1863, with the two species *modestus* (type species of the genus) and *aurolineatus* (the latter appearing closer to *E. m .cilicius* than to *E. m. modestus)*; (2) *Pseudocyclophis* BOETTGER, 1888, no longer recognized as a separate genus, as it is nested within the other subgenera; (3) *Eoseirenis* n. subgen., here described to take account of the isolated position of *E. decemlineatus*; (4) *Pediophis*, which contains all other species. Within the latter subgenus an unusually extensive radiation has taken place, but in a restricted geographical area, leading to seven different species groups. *Pediophis* FITZINGER, 1843, also contains *E. collaris*, the type species of *Collaria* DOTSENKO, 1989, over which it has nomenclatural priority. This radiation was probably triggered by an evolutionary tendency towards a cryptic life style, present in a number of lineages and simultaneously leading to dwarfing, scale reduction, but obviously also to a reduced mobility that facilitated speciation by isolation. A remarkable contrast between molecular genetic uniformity and morphological differentiation was found in the former species (now subspecies) *E. (Pediophis) t. thospitis* (15 dorsal scale rows) and *E. t. hakkariensis* (17 dorsal scale rows). This is interpreted as a case of extremely rapid morphological differentiation.

Key words: Reptilia: Colubridae: *Hierophis, Eirenis, Pseudocyclophis, Pediophis, Eoseirenis* n. subgen.; cytochrome *b*; 16S rRNA; c-mos; molecular systematics; morphology.

Schriften

ARNOLD, E.N. (1982): A new semaphore gecko (*Pristurus*: Gekkonidae) and a new dwarf snake (*Eirenis*: Colubridae) from southwestern Arabia. – Fauna of Saudi Arabia, Basle, **4**: 468-477.

ATAYEV, C. (1985): Presmykayushchiesya gor Turkmenistana. – Ashkhabad (Bilym), 344 S.

AVISE, J.C. (2000): Phylogeography – The history and formation of species. – Cambridge, Mass. (Harvard Univ. Press), 447 S.

BARAN, I. & M. ATATÜR (1998): Turkish Herpetofauna (Amphibians and Reptiles). – Ankara, Republic of Turkey (Ministry of Environment), 214 S.

BARBOUR, T. (1914): Notes on some reptiles from Sinai and Syria. – Proc. New England Zool. Club, **5**: 73-92.

BÖHME, W. (1993): *Eirenis* JAN, 1863 – Zwergnattern. – S. 265-266 in BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd. **3/**I Schlangen I. – Wiesbaden (Aula-Verlag).

BOULENGER, G.A. (1894): Catalogue of the snakes in the British Museum. Vol. 2. – London (The Trustees), 382 + 11 S., 20 Pl.

BRINKMANN, R. (1976): Geology of Turkey. – Stuttgart (Enke), 158 S.

BURBRINK, F.T., R. LAWSON & J.B. SLOWINSKI (2000): Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American ratsnake (*Elaphe obsoleta*): A critique of the subspecies concept. – Evolution, **54**: 2107-2118.

CHERNOV, S.A. (1948): Short review of paleoarctic species of the genus *Contia* (russ.). – Trudy Zoologichesk. Inst., Academy of Science, Leningrad, **7**: 118-123.

CUNNINGHAM, C.W. (1997a): Can three incongruence tests predict when data should be combined? – Mol. Biol. Evol., **14**(7): 733-740.

— (1997b): Is congruence between data partitions a reliable predictor of phylogenetic accuracy? Empirically testing an iterative procedure for choosing among phylogenetic methods. – Syst. Biol., **46**(3): 464-478.

DEMIRSOY, A. (1997): Türkiye omurgalilari. Sürüngeler. – Ankara (Cevre bakanligi), 204 S.

DE QUEIROZ, A., R. LAWSON & J.A. LEMOS-ESPINAL (2002): Phylogenetic relationships of North American garter snakes (*Thamnophis*) based on four mitochondrial genes: how much DNA sequence is enough? – Mol. Phyl. Evol., **22**(2): 315-329.

DOTSENKO, I.B. (1985): Revizia roda *Eirenis* (Rept. Colubr.). – Soobshchenie I. Vosstanovlenie roda *Pseudocyclophis* BOETTGER, 1888. – Vest. Zool., Kiev, **1985**: 41-44.

— (1987): Sravnitelnoe izyuchenie pitania treh vidov zmej roda *Eirenis* (Colubridae) Zakavkazja. – Proc. Zool. Inst. Leningrad, **158**: 84-88.

— (1989): A review of the genus *Eirenis* (Reptilia, Colubridae) (russ.). – Vest. Zool., Kiev, **5**: 23-29.

— (2001): The significance of pattern´s features for the taxonomy and phylogenetic schemes in Colubrid snakes: an example of the genus *Eirenis* (russ.). – Vopr. Herp., Moskva, **2001**: 83-86.

DUBOIS, A. (1988): The genus in zoology: a contribution to the theory of evolutionary systematics. – Mem. Mus nat. hist. Nat. zool., **140**: 1-132.

DUMERIL, A.M.C., G. BIBRON & A. DUMERIL (1854): Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles, Tome septième. – Paris (Roret), VII + 780 S.

EISELT, J. (1970): Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei: Bemerkenswerte Funde von Reptilien, I. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **74**: 343-355.

FITZINGER, L. (1843): Systema Reptilium. Fasciculus primus *Amblyglossae*. – Vindobonae (Braumüller und Seidel), 106 + VI S. – SSAR reprint (1973).

FRANZEN, M. & H. SIGG (1989): Bemerkungen zu einigen Schlangen Ostanatoliens. – Salamandra, **25**: 203-212.

GIRARD, C. (1853): Catalogue of north American reptiles in the museum of the Smithsonian Institution. Part I – Serpents. – Washington (Smithsonian Inst.), 172 S.

GISIN, H. (1964): Synthetische Theorie der Systematik. – Z. zool. Syst. Evol.-Forsch., **2**: 1-17.

HALLERMANN, J. & W. BÖHME (im Druck): A re-interpretation of the agamid genus *Mantheyus* ANANJEVA & STUART, 2001, as a junior synonym of *Ptyctolaemus* PETERS, 1864, with comments on the problem of monotypic genera. – Hamadryad.

HUELSENBECK, J.P. & F. RONQUIST (2001): MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. – Bioinformatics, **17**: 754–755.

ILLIES, J. (1970): Die Gattung als ökologische Grundeinheit. – Faun.-ökol. Mitt., Kiel, **3**: 369-372.

JAN, G. (1862a): Prodromo dell'iconografia generale degli ofidi. II. Parte V. Gruppo: Calamaridae. – Arch. Zool., Genova, **2**: 1-76.

— (1862b): Enumerazione sistematica degli ofidi appartenenti al gruppo Coronellidae. – Arch. Zool. Anat. Fis., **2**: 213-330.

— (1863): Elenco sistematico degli ofidi e disegnati per l'Iconografia Generale. – Milano (Lombardi), 143 S.

— & F. SORDELLI (1865): Iconographie générale des ophidiens, 13ième livraison. – Paris, Reprint (1961), New York (Cramer-Weinheim), 6 Tafeln.

— & — (1866): Iconographie générale des ophidiens, 15ième livraison. – Paris, Reprint (1961), New York (Cramer-Weinheim), 6 Tafeln.

JOGER, U., T. AMANN, P. LENK & U. WILLAND (1998): Molekulare Merkmale und das Phylogenetische Artkonzept. – Zool. Abh. Staatl. Mus. Dresden, **50**/Suppl. Nr. 10: 109-123.

MERTENS, R. (1968): Eine schwarze Zornnatter von den Kykladen: *Coluber gemonensis gyarosensis* n. subsp. – Senck. Biol., Frankfurt, **49**: 181-189.

— (1973): Leopold Fitzinger: His Life and Herpetological Work. – S. III-VI in FITZINGER, L. (1843): Systema reptilium. – Vindobonae (Braumüller und Seidel). – SSAR reprint (1973).

NAGY, Z.T., R. LAWSON, U. JOGER & M. WINK (im Druck): Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (Reptilia: Colubridae) using mitochondrial and nuclear markers. – J. Zool. Syst. Evol. Res.

—, U. JOGER, M. WINK, F. GLAW & M. VENCES (2003): Multiple colonization of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. – Proc. R. Soc. Lond. B., **270**: 2613-2621.

OLIVIER, G.A. (1801-1807): Voyage dans l'empire Othoman, l'Egypte et la Perse, fait par l'ordre du gouvernement pendant les six premières années de la République. – Paris (Agasse), 6 Bände, dazu Atlasband.

PALUMBI, S.R., A. MARTIN, S. ROMANO, W.O. MCMILLAN, L. STICE, & G. GRABOWSKI (1991): The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2.0. – Hawaii (Univ. Hawaii).

POSADA, D. & K.A. CRANDALL (1998): Modeltest: testing the model of DNA substitution. – Bioinfomatics, **14**: 817-818.

SAINT, K.M., C. AUSTIN, S.C. DONNELLAN & M.N. HUTCHINSON (1998): C-mos, a molecular marker useful for squamate phylogenetic analysis. – Mol. Phyl. Evol., **10**: 259-263.

SAMBROOK, J.E., F. FRITSCH & T. MANIATIS (1989): Molecular Cloning: A Laboratory Manual. – Cold Spring Harbor, New York (Cold Spring Harbor Laboratory).

SCHÄTTI, B. (1988): Systematik und Evolution der Schlangengattung *Hierophis* Fitzinger, 1843. – Zürich (Dissertation), 50 S.

— & U. UTIGER (2001): *Hemerophis*, a new genus for *Zamenis socotrae* GÜNTHER, and a contribution to the phylogeny of Old World racers, whip snakes, and related genera (Reptilia: Squamata: Colubrinae). – Revue suisse Zool., **108**(4): 919-948.

SCHLEGEL, H. (1837): Essai sur la Physionomie des Serpents. – Amsterdam, Partie I: 252 S., Partie 2: 606 S.

SCHMIDT, K.P. (1939): Reptiles and amphibians from southwestern Asia. – Zoological Series of Field Museum of Natural History, Chicago, **24**: 49-92.

SCHMIDTLER, J.F. (1988): *Eirenis barani* n. sp. aus dem mediterranen Süden der Türkei (Serpentes, Colubridae). – Salamandra, **24**: 203-214.

— (1993): Zur Systematik und Phylogenie des *Eirenis-modestus*-Komplexes in Süd-Anatolien. – Spixiana, München, **16**: 79-96.

— (1997): Die Zwergnattern (*Eirenis modestus*-Komplex) des Antitaurus in Süd-Anatolien und ihre geographischen Beziehungen zur begleitenden Herpetofauna. – Salamandra, **33**: 33-60.

— (1998): Verbreitungsstrukturen der Herpetofauna im Taurus-Gebirge, Türkei (Amphibia, Reptilia). – Faun. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde, Dresden, **21**/Suppl.: 133-148.

— & I. BARAN (1993a): *Eirenis collaris* (MENETRIES, 1832) – Halsband-Zwergnatter. – S. 267-278 in BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schlangen (Serpentes) I. – Wiesbaden (Aula).

— & — (1993b): *Eirenis modestus* (MARTIN, 1838) – Kopfbinden-Zwergnatter. – S. 279-294 in BÖHME, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Schlangen (Serpentes) I. – Wiesbaden (Aula).

— & J. EISELT (1991): Zur Systematik und Verbreitung ostanatolischer Zwergnattern; mit Beschreibung von *Eirenis hakkariensis* n. sp. – Salamandra, **27**: 225-237.

— & B. LANZA (1990): A new dwarf-snake (*Eirenis*) from Lake Van in eastern Turkey. – Amphibia-Reptilia, Leiden, **11**: 363-371.

SCHMIDTLER, J.J. & J.F. SCHMIDTLER (1978): Eine neue Zwergnatter aus der Türkei; mit einer Übersicht über die Gattung *Eirenis* (Colubridae, Reptilia). – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **81**: 383-400.

SINDACO, R., A. VENCHI, G.M. CARPANETO & M. BOLOGNA (2000): The reptiles of Turkey:a checklist and zoogeographical analysis. – Biogeographia, **21**: 441-554.

SIVAN, N. & Y.L. WERNER (2003): Revision of the middle-eastern dwarf-snakes commonly assigned to *Eirenis coronella* (Colubridae). – Zool. Middle East, Heidelberg, **28**: 39-59.

SMITH, M.A. (1943): The fauna of British India, Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia, Vol. 3, Serpentes. – XII + 583 S.

STICKEL, H. (1951): Distinction between the snake genera *Contia* and *Eirenis*. – Herpetologica, San Diego, **7**: 125-131.

SWOFFORD, D.L. (2002): PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*: and other methods), version 4b10. – Sunderland, MA (Sinauer).

SZYNDLAR, Z. (1991): A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part I: Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. – Estudios Geol., Madrid, **47**: 103-126.

THOMPSON, J.D., T.J. GIBSON, F. PLEWNIAK, F. JEANMOUGIN & D.G. HIGGINS (1997): The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. – Nucl. Acid. Res., **24**: 4876-4882.

WILLIAMS, K.L. & V. WALLACH (1989): Snakes of the world, Volume I: Synopsis of Snake Generic Names. – Malabar (Krieger), 234 S.

Appendix:

Abkürzungen: CS: Privatsammlung von J.F. SCHMIDTLER; J/S/DG: DNA-Probensammlung, IPMB, Universität Heidelberg; MNHG: Muséum d'Histoire Naturelle Genève; NHMW: Naturhistorisches Museum Wien, Forschungsstelle Chemosystematik; NMPGV: Narodny Muzeum, Prag; ZISP: Zoological Institute of St. Petersburg. n.g.: Tier wurde nicht gesammelt; k.A.: keine Angabe.

Untersuchte Exemplare:
Eirenis (Pseudocyclophis) persicus: TÜRKEI: Provinz Ufra: Halfeti, CS 00 pe / J 200; *E. (Eoseirenis) decemlineatus*: SYRIEN: W. Crac des Chevaliers, CS 94 de 2 / J 226; *E. (Pediophis) coronelloides*: JORDANIEN, CS 98 cr / J 209; *E. (P.) barani bischofforum:* TÜRKEI: Pr. Kahramanmaras: S Göksun, CS 4654 / J 177; *E. (P.) barani* ssp.: TÜRKEI: Pr. Kilis: SW Kilis, CS 00 ba / J 199; *E. (P.) b. barani*: TÜRKEI: Pr. Osmaniye: Hierapolis/Castabela, CS 4666 / J 164; *E. (P.) b. barani*: TÜRKEI: Anavarza: NE Adana, CS 97 Eb 1 / J 252; *E. (P.) punctatolineatus*: k. A., n. g. / J175; *E. (P.) punctatolineatus „kumerloevei"*: TÜRKEI: Insel Akhtamar im Vansee, CS 01 pk / J195 (Topotyp); *E. (P.) eiselti*: TÜRKEI: Pr. Kahramanmaras: 24 km N Göksun, CS 4653 / J 166; *E. (P.) collaris*: ARMENIEN: Arax Fluss, n. Megri, ZISP 27859 / J 268; *E. (P.) levantinus*: k. A., n. g. / J 168; *E. (P.) levantinus*: TÜRKEI: Pr. Osmaniye: S Osmaniye, CS 4651 / J 171; *E. (P.) levantinus*: TÜRKEI: Pr. Antakya: SSW Hassa, CS 00 el 1 / J 254; *E. (P.) medus*: IRAN: Hamadan, MNHG 2627.004 / J 275; *E. (P.) t. thospitis*: TÜRKEI: Pr. Van: 20 km E Van, CS 01 th / J 194; *E. (P.) thospitis hakkariensis*: TÜRKEI: Hakkari, NMPGV 34464 / J 248 (Topotyp); *E. (P.) rothi*: TÜRKEI: 20 km W Gaziantep, CS 97 ro 1 / J 225; *E. (P.) lineomaculatus*: TÜRKEI: 40 km SW Malatya, CS 93 li / J 249; *E. (Eirenis) m. modestus*: TÜRKEI: Sivas, CS 4664 / J 173; *E. (E.) aurolineatus*: TÜRKEI: Pr. Adana: N Karaisali, CS 4655 / J 170; *E. (E.) modestus cilicius*: TÜRKEI: Limonlu W Mersin, CS 96 Em 14 / J 250 (Topotyp); *Hierophis caspius*: GRIECHENLAND: Serifos, NHMW KCC1; *Hierophis gemonensis*: KROATIEN: Narina (?), n. g. / J3; *Hierophis jugularis*: JORDANIEN, n. g. / J9; *Hierophis schmidti*: ARMENIEN: Kumlah, ZISP 27777 / J117; *Hierophis spinalis*: CHINA, n. g. / J154; *Hierophis viridiflavus*: SCHWEIZ: Fluss Allondon, n. Maval, n. g. / DG86; *Hemorrhois nummifer*: ARMENIEN: Kotajsk: Vohgaberd, ZISP 27709 / J109; *Platyceps rogersi*: ÄGYPTEN: Sinai, NHMW KCR2; *Telescopus fallax*: JORDANIEN: Tasan, n. g. / S90.

Eingangsdatum: 28. März 2003

Verfasser: ZOLTÁN TAMÁS NAGY & MICHAEL WINK, Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie, Abteilung Biologie, Universität Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 364, D-69120 Heidelberg, Deutschland; JOSEF F. SCHMIDTLER, Oberföhringer Straße 35, D-81925 München, Deutschland; ULRICH JOGER, Staatliches Naturhistorisches Museum, Pockelsstraße 10, D-38106 Braunschweig, Deutschland.