

Morphologische Variabilität in den Intergradationszonen von *Emys orbicularis orbicularis* und *E. o. hellenica*

UWE FRITZ & FRITZ JÜRGEN OBST

Mit 12 Abbildungen

Abstract

Morphological variation in the intergradation belts of Emys orbicularis orbicularis and E. o. hellenica

Morphological variation is studied in the intergradation belts between *E. o. orbicularis* and *E. o. hellenica* (Po Plain, Balkans). In the Balkans, three groups of localities are recognized, defined by the hydrographic net and natural landscapes. They are compared with one another and with the Po Plain population. In southeastern Europe, the pond turtles from the Danube area resemble most *E. o. orbicularis*. However, in certain characters, they exhibit a strong influence from *E. o. hellenica* (sexually dimorphic head pattern, light plastron colouration in females). From the Marica Basin to Middle Greece, the similarity to *E. o. hellenica* increases. North of the Carpathians, the populations of the rivers Pruth and Siret show an influence of *E. o. hellenica*. In the Great Hungarian Plain, the morphological influence of this subspecies probably disappears more and more with an increasing distance to the Danube. In the Po Plain, the morphological heterogeneity exceeds by far the heterogeneity of each of the three Balkanic groups.

Key words: Testudines; Emydidae; *Emys orbicularis orbicularis*, *E. o. hellenica*; morphology; intergradation; zoogeography; systematics; Europe, Balkans, Italy.

Zusammenfassung

Die morphologische Variabilität in den Intergradationszonen zwischen *Emys orbicularis orbicularis* und *E. o. hellenica* (Po-Ebene, Balkan) wird untersucht. Auf dem Balkan werden drei über das hydrographische Netz und naturräumlich definierte Fundortgruppen unterschieden. Sie werden miteinander und mit Tieren aus der Po-Ebene verglichen. In Südosteuropa ähneln die Populationen im Einzugsgebiet der Donau sehr *E. o. orbicularis*, erinnern in einigen Merkmalen aber schon deutlich an *E. o. hellenica* (sexualdimorphe Kopffärbung, helle Plastronfärbung bei Weibchen). Über das Marica-Becken nimmt nach Mittelgriechenland insgesamt die Ähnlichkeit zu *E. o. hellenica* zu. Nördlich des Karpatenbogens strahlt längs von Pruth und Sereth ein morphologischer Einfluß von *E. o. hellenica* aus. Im Großen Ungarischen Tiefland verliert sich der Einfluß von *E. o. hellenica* vermutlich mit zunehmender Entfernung von der Donau. In der Po-Ebene zeigen die Sumpfschildkröten eine wesentlich höhere morphologische Heterogenität als in einer der drei balkanischen Fundortgruppen.

Schlagworte: Testudines; Emydidae; *Emys orbicularis orbicularis*, *E. o. hellenica*; Morphologie; Intergradation; Zoogeographie; Systematik; Europa, Balkan, Italien.

1. Einleitung

Nach FRITZ (1992) vermischen sich die Sumpfschildkröten-Unterarten *Emys orbicularis orbicularis* (LINNAEUS, 1758) und *E. o. hellenica* (VALENCIENNES, 1832) in zwei großen Intergradationszonen: 1. In der Po-Ebene in Nord-Italien und 2. in einem großen Gebiet auf der Balkan-Halbinsel, welches sich vom Einzugsgebiet der Donau in Ungarn südwärts bis Thessalien und Nord-Euböa erstreckt. Schon in FRITZ (1992) wurde auf morphologische Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen aus diesen Intergradationszonen hingewiesen. In der vorliegenden Arbeit untersuchen wir diese Unterschiede mit einfachen variationsstatistischen Methoden und vergleichen die Tiere aus den Intergradationszonen mit reinrassigen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica*. Bei den deutlichen Unterscheidungsmerkmalen zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* müßten sich die Tiere aus der Po-Ebene und dem balkanischen Intergradationsgürtel intermediär verhalten. Die beiden Unterarten unterscheiden sich vor allem hinsichtlich der Größe, des Verhältnisses der Kopfgröße zur Carapaxlänge, der Interanalnahtlänge im Verhältnis zur Plastronlänge und in der Färbung. *E. o. orbicularis* ist eine ausgesprochen große, dunkel gefärbte Unterart mit einer Panzerlänge bis zu 23 cm, recht zierlichem Kopf und im Verhältnis zur Plastronlänge einer kurzen Naht zwischen den Analschildern. Die Kehle ist schwarz gefärbt und zeigt nur kleine gelbe Tupfen. Männchen besitzen eine rötlich-braune bis orangefarbene Iris (Abb. 1a, 3a). *E. o. hellenica* ist eine kleinwüchsige bis mittelgroße Subspezies, die kaum mehr als 16 cm Carapaxlänge erreicht, meist sogar wesentlich kleiner bleibt. Sie zeichnet sich durch Großköpfigkeit und eine längere Naht zwischen den Analschildern aus. Sie ist deutlich heller als *E. o. orbicularis* gefärbt. Beim Carapax kann die gelbe Färbung gelegentlich dominieren. Die Kehle ist praktisch immer einfarbig gelb; häufig kommen auch ganz gelbe Plastra vor (Abb. 3h). Die Iris von Männchen ist gelblich bis stechend weiß gefärbt (Abb. 1h; FRITZ 1992, 1993a, 1994).

2. Material und Methoden

Insgesamt lagen UWE FRITZ mehr als 1.200 lebende und konservierte *E. orbicularis* aus dem gesamten Artareal vor. Von speziellem Interesse für diese Arbeit waren davon 226 Tiere (siehe unten). Zusätzlich vermaß FRITZ JÜRGEN OBST im Mai 1971 und im Mai 1972 57 lebende Sumpfschildkröten in Bulgarien vor Ort. Zusammengenommen untersuchten wir damit 283 Exemplare aus den Intergradationsgebieten. Zum Vergleich dienten 171 *E. o. orbicularis* und mehr als 300 *E. o. hellenica* (detaillierte Auflistung siehe FRITZ 1994). Bei *E. o. hellenica* wurden für statistische Zwecke jedoch keine Daten von Tieren aus den krim-kaukasischen Vorkommen, aus Süditalien und von der großwüchsigen Neretva-Population verwendet. Da mittelfranzösische *E. o. orbicularis*-Weibchen eine wesentlich hellere Kehlfärbung zeigen können als Tiere aus dem östlichen Hauptareal, wurde bei diesem Färbungsmerkmal die mittelfranzösische Population ausgeklammert. Bei den Intergrades unterscheiden wir mehrere Fundortgruppen. Die Sumpfschildkröten aus der Po-Ebene (Fundortgruppe Po) stellen wir dem balkanischen Intergradationsgürtel gegenüber. Letzter ist durch

Gebirgszüge stark strukturiert. Daher sind ausgeprägte lokale Unterschiede im Sinne eines diskontinuierlichen Merkmalswandels anzunehmen. Um dies zu überprüfen, unterteilten wir die balkanische Intergradationszone von Nord nach Süd in drei Fundortgruppen, die prinzipiell über das hydrographische Netz definiert sind (Abb. 2):

Do = Einzugsgebiet der Donau,

Ma = Marica-Becken mit allen von Balkengebirge und Rhodopen umgrenzten Gewässern,

Ne = übriges westägäisches Drainagesystem mit den wichtigen Flüssen Nestos (Mesta), Struma (Strimón), Axios (Wardar), Aliakmón und Piniós (nach dem Nestos bezeichnet als Ne). Zu dieser Fundortgruppe zählen wir auch noch die Sumpfschildkröten von Nord-Euböa, nicht mehr jedoch die Vorkommen von Süd-Euböa, aus Böotien und von Attika, die schon zu *E. o. hellenica* gehören.

Das Marica-Becken wurde von den anderen westägäischen Flüssen gesondert betrachtet, weil es durch die Rhodopen und das Balkengebirge ein deutlich abgeschirmtes Tiefland bildet und die Sumpfschildkröten habituelle Unterschiede zur Fundortgruppe Ne zeigen. Eine Unterteilung des Donau-Gebietes in eine Fundortgruppe westlich und östlich des Eisernen Tores (Ungarisches versus Rumänisches Tiefland) wurde nicht vorgenommen. Die Sumpfschildkröten aus beiden Regionen ähneln einander sehr, und auch bei statistischen Voruntersuchungen zeigten sich keine Unterschiede. Die in FRITZ (1994: Abb. 12) als *E. o. orbicularis* aufgefaßten Exemplare aus dem Rumänischen Tiefland und vom Donau-Delta rechnen wir zur Fundortgruppe Do. Bei ihnen handelt es sich durchweg um besonders dunkle Tiere. Im einzelnen lag uns von den vier eben definierten Fundortgruppen folgendes Material vor (soweit nicht anders vermerkt Alkohol-Totalpräparate; Museumsakronyme siehe FRITZ 1992, 1994):

Fundortgruppe Po:

Material: 13 ♂♂, 15 ♀♀, 7 juv., 15 pull.

5 ♂♂, 2 ♀♀, lebend untersucht; BMNH 1887.8.26.3-12, 2 ♂♂, 2 ♀♀, 6 juv.; MCZ 1896a-b, 2 pull.; MGL 42006008-09, 1 ♂ (ausgestopft), 1 pull.; MHNG 742.24, 1 pull.; MZUF 41, 1 pull.; MZUF 11675-76, 1 ♂, 1 ♀ (ausgestopft); MZUF 12613, 1 ♀; MZUF 17996-97, 2 pull.; NMB 17319, 1 juv.; SMF 39074-75, 44954, 53661, 2 ♂♂, 2 ♀♀; SMF 39336-37, 41109, 47859, 1 ♂, 3 ♀♀; SMF 39430-31, 49688, 1 ♂, 2 ♀♀; ZMB 34003, 49390-91, 3 pull.; ZMB 37263, 49393-96, 5 pull.; ZMB 37726, 49578, 2 ♀♀.

Fundortgruppe Do:

Material: 19 ♂♂, 32 ♀♀, 3 juv., 2 pull.

6 ♂♂, 5 ♀♀, lebend untersucht; MTKD 14355-62, 1 ♂, 7 ♀♀; MTKD 27324, 27231, 2 ♂♂; MTKD 33709, 1 ♀; NMP 5576-77, 1 ♂, 1 ♀; NMP-P6j-62/89, 1 ♀; NMW 14573, 1 ♂; NMW 14597, 1 ♀; NMW 18838:2, 1 ♂; NMW 29532, 1 ♀; RMNH 1 ♀ ohne Katalognummer; SMF 7602, 1 ♀; SMF 7612, 1 juv.; SMF 33855, 1 ♂; SMF 37271, 1 juv.; SMF 54080, 1 juv.; SMF 60049, 1 ♂; SMF 65554-55, 68814 (Panzer), 1 ♂, 2 ♀♀; SMF 67774, 1 ♂; SMF 70093, 1 ♀; SMNS 3809:1-3, 5884, 1 ♂, 3 ♀♀; SMNS 3810, 1 ♀ (Panzer); ZIN 11305, 1 ♀; ZMB 47634, 1 ♀; ZMH-R 00306, 00311, 2 pull.; ZSM 53/1959, 1 ♀; ZSM 151/1985, 1 ♀; ZSM-LM 5027, 1 ♂; ZSM-LM 1-2/1962, 11/1962, 1 ♂, 2 ♀♀.

Fundortgruppe Ma:

53 ♂♂, 82 ♀♀, 5 juv.

20 ♂♂, 36 ♀♀, 1 juv. lebend untersucht; BMNH 1605, 1 ♂; MTKD 7177-83, 4 ♂♂, 3 ♀♀; MTKD 4365-80, 4383, 4385-89, 4391-92, 4394-95, 9 ♂♂, 17 ♀♀; MTKD 5023-36, 4 ♂♂, 10 ♀♀; MTKD 8800, 1 ♀; MTKD 14348-49, 1 ♂, 1 juv.; MTKD 22281-82, 1 ♂, 1 ♀; NMB 19367, 1 ♀; NMP 7112-19, 1 ♂, 5 ♀♀, 2 juv.; NMP 9477-79, 34233, 4 ♂♂; NMP-P6j-59/89, 2 ♀♀, 1 juv.; NMW 18644, 1 ♂; SMF 67775, 1 ♂; SMNS 7849-50, 2 ♂♂; ZSM 99/1934:1-5, 2 ♂♂, 3 ♀♀; ZSM-LM 5029:1-5, 2 ♂♂, 3 ♀♀.

Fundortgruppe Ne:

Material: 15 ♂♂, 17 ♀♀, 5 juv.

1 ♂, 4 ♀♀, lebend untersucht; HUI-R 16036-37, 2 juv.; MHNG 1058:11-12, 2 ♀♀ (1 ausgestopft); MNHN 1979/7469, 1 ♀; MTKD 31814, 1 ♂; NMW 14688, 1 ♂; NMW 27855, 1 ♀; SMF 22334, 1 ♂; SMF 37269, 1 ♂; ZMUC-R 25217-18, 1 ♂, 1 ♀; ZSM 121/1918:1-13, 6 ♂♂, 4 ♀♀, 3 juv.; ZSM 195/1977, 1 ♂; ZSM 288/1982, 1 ♂; ZSM 123/1985, 1 ♀; ZSM 152/1985, 1 ♂; ZSM-LM 31/1965:1-3, 3 ♀♀.

Abb. 1. Dorsal- und Dorsolateralansichten Europäischer Sumpfschildkröten der im Text erwähnten Unterarten und Fundortgruppen. Außer f) und g) gehören alle Tiere dem *orbicularis*-Carapaxfärbungstyp an.

Dorsal and dorsolateral views of European pond turtles of different subspecies and the groups of localities mentioned in the text. With the exception of f) and g), the carapaces of all specimens belong to the *orbicularis*-phase.

a) *Emys orbicularis orbicularis*, ♂ (heute MTKD 33708), Plattensee, Ungarn. Beachte die dunkle Gesamtfärbung und tiefrote Iris.

Emys orbicularis orbicularis, ♂ (now MTKD 33708), Balaton, Hungary. Note the overall dark colouration and the intensely red iris.

b) Fundortgruppe Po, ♂, Mestre bei Venedig.

Locality group Po, ♂, Mestre near Venice.

c) Fundortgruppe Do, junges ♀ mit hohem Gelbanteil in der Carapaxfärbung. Tatárszentgyörgy, Ungarn.

Locality group Do, young ♀ with extensive yellow pattern. Tatárszentgyörgy, Hungary.

d) Fundortgruppe Do, junges ♀, Umgebung von Belgrad, Serbien.

Locality group Do, young ♀, environs of Beograd, Serbia.

e) Fundortgruppe Ma, ♂, Burgas, Bulgarien. – Aufn.: A. NÖLLERT.

Locality group Ma, ♂, Burgas, Bulgaria.

f) Fundortgruppe Ma, ♀ mit ziemlich heller Carapaxfärbung (Übergangsfärbung), Bulgarien. – Aufn.: Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.

Locality group Ma, ♀ with a carapace colouration intermediate between *orbicularis* and *maculosa* (Bulgaria).

g) Fundortgruppe Ne, ♀ (*maculosa*-Färbung), Kaloneri bei Trikala, Griechenland.

Locality group Ne, ♀ (*maculosa* phase), Kaloneri near Trikala, Greece.

h) *E. o. hellenica*, ♂, Kephallenia, Griechenland. Beachte die weiße Iris.

E. o. hellenica, ♂, Kephallenia, Greece. Note the white iris.



a



b



c



d



e



f



g



h

2.1 Meßbare Merkmale

Wir maßen die folgenden Merkmale aus, mit denen sich subspezifische Unterschiede zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* zeigen lassen (FRITZ 1992, 1993a, 1994):

- Carapaxlänge (Stockmaß, Vorderkante bis Hinterkante);
- Kopflänge (bei voll ausgestrecktem Kopf von der Schnauzenspitze bis zur Hautfalte im Nacken);
- maximale Kopfbreite;
- Plastronlänge (Gular-Vorderkante bis Anal-Hinterkante);
- Länge zwischen den Analia (Interanalnahtlänge).

Die Auswertung folgt FRITZ (1993a,b, 1994), das heißt, in den Statistiken fanden nur Daten adulter Sumpfschildkröten Verwendung. Männchen und Weibchen wurden nur kombiniert, wenn sich keine geschlechtsspezifischen Unterschiede zeigten. Für jede Fundortgruppe und Unterart wurden aus den Meßwerten die unten genannten Indizes gebildet. Ihre Variabilität verglichen wir anhand von Dice-Leraas-Diagrammen (für Erläuterungen siehe MAYR 1975 und Abb. 5). Ein Vergleich der Carapaxlängen erfolgte durch die Gegenüberstellung von Größenklassen-Verteilungen für die einzelnen Stichproben. Damit ergeben sich folgende metrische Vergleichsmerkmale:

- a) Größenverteilung der Carapaxlänge;
- b) Index Carapaxlänge/Kopflänge (CL/KL);
- c) Index Carapaxlänge/Kopfbreite (CL/KB);
- d) Index Plastronlänge/Interanalnahtlänge $\times 10$ (PL/AnL $\times 10$).

2.2 Färbungsunterschiede

Wir definierten jeweils drei oder vier verschiedene Merkmalszustände für die Färbung oder Zeichnung von Kopfoberseite, Kehle, Carapax und Plastron. Soweit vom Präparations- und Konservierungszustand her möglich, wurde jedes adulte Tier einer dieser Kategorien zugewiesen. Dadurch wurde eine schnelle Quantifizierung von Unterschieden ermöglicht. Auch hier wurden die Geschlechter nur kombiniert, wenn sich keine deutlichen Unterschiede ergaben.

a) Zeichnung der Kopfoberseite

E. o. hellenica zeigt einen scharfen Sexualdimorphismus mit einer retikulierten Zeichnung bei Männchen und einer gepunkteten bei Weibchen. Bei der Nominatform treten dagegen beide Färbungsarten geschlechtsunabhängig auf (FRITZ 1992). Demnach sollte sich im balkanischen Intergradationsgürtel von Süd nach Nord eine abnehmende Geschlechtsspezifität nachweisen lassen. Wir unterscheiden folgende Merkmalszustände:

- (1) retikuliert: Die Kopfoberseite ist von einem verschlungenen, würmchenartigen braun-schwarzen Muster bedeckt. Zu dieser Kategorie zählen wir

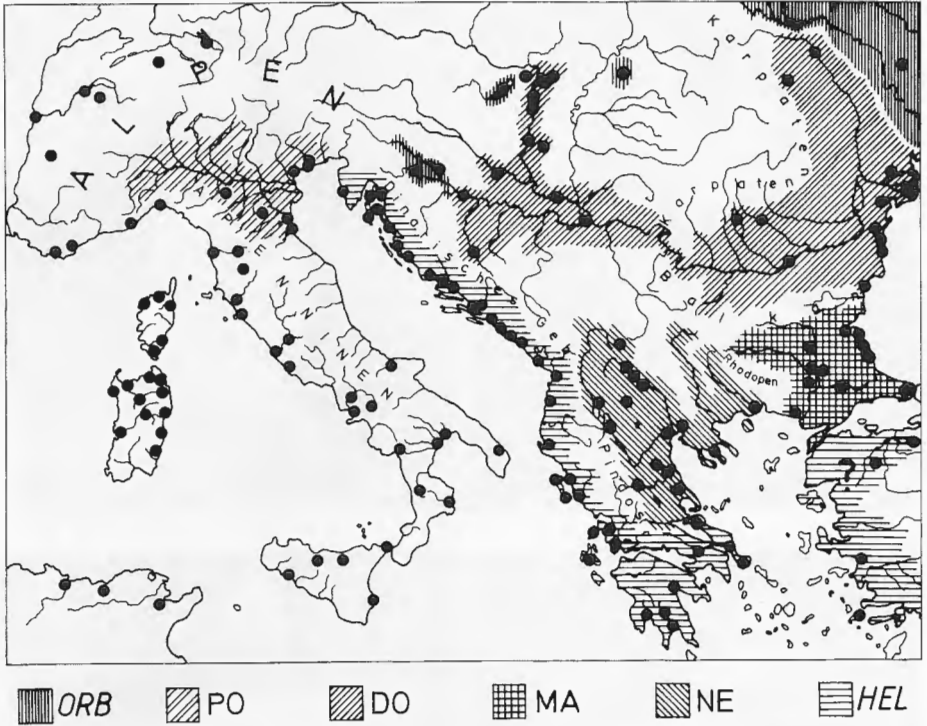


Abb. 2. Verbreitung der Unterarten von *Emys orbicularis* und Verteilung der Fundortgruppen in ihren Intergradationszonen in Südosteuropa und in der Po-Ebene. Nur Fundorte, von denen uns Material vorgelegen hat, sind eingezeichnet. Fundorte, von denen Daten für diese Arbeit verwendet wurden, sind schraffiert unterlegt. ORB = *E. o. orbicularis*, HEL = *E. o. hellenica*. Die anderen Abkürzungen beziehen sich auf die im Text definierten Fundortgruppen.

Subspecies of *Emys orbicularis* and groups of localities within the intergradation belts in southeastern Europe and in the Po Plain. Only localities with specimens available to us were plotted. Hatched areas correspond to localities treated in this study. ORB = *E. o. orbicularis*, HEL = *E. o. hellenica*. The other abbreviations stand for the groups of localities as defined in the text.

per definitionem auch die gelegentlich auftretenden ganz einfarbigen Kopfoberseiten, die durch ein starkes Nachdunkeln der braunen Färbungselemente entstehen können.

- (2) intermediär: Übergangsfärbung zwischen (1) und (3), die sowohl als ontogenetische Phase (Erreichen der Geschlechtsreife!) als auch als Dauerzustand auftreten kann. Oft ist bei diesem Färbungstyp die Kopfzeichnung in Richtung Schnauze retikuliert, am Hinterkopf bleiben runde Flecke erhalten.
- (3) gefleckt: Auf dunkler, meist schwarzer Grundfarbe sitzen rundliche gelbe Flecke.



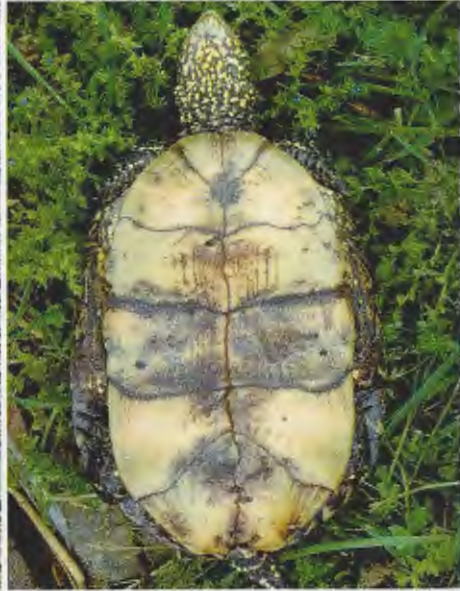
a



b



c



d

Abb. 3. Ventralansichten Europäischer Sumpfschildkröten. Beachte auch die Kehlfärbungen!
 Ventral views of European pond turtles. Note the throat colouration.

a) *Emys orbicularis orbicularis*, ♂, selbes Tier wie in Abb. 1a.

Emys orbicularis, same specimen as in fig. 1a.

b) Fundortgruppe Po, ♂, selbes Tier wie in Abb. 1b.

Locality group Po, ♂, same specimen as in fig. 1b.

c) Fundortgruppe Do, junges ♀, Belgrad, Serbien, selbes Tier wie in Abb. 1d mit an westmediterrane Unterarten erinnernder Zeichnung.

>>



e



f



g



h

Locality group Do, young ♀, Beograd, Serbia, same specimen as in fig. 1d. Plastral pattern resembles slightly the pattern of West Mediterranean subspecies.

d) Fundortgruppe Do, altes ♀, Tatárszentgyörgy, Ungarn.

Locality group Do, old ♀, Tatárszentgyörgy, Hungary.

>>

b) Kehlfärbung

- (1) dunkel: Kehle einfarbig schwarz bis schwarz mit kleinen gelben Flecken.
- (2) schwarz-gelb: Kehle gefleckt mit etwa gleich großem Anteil beider Farben.
- (3) gelb-schwarz: Kehle gelb mit wenigen schwarzen Makeln.
- (4) gelb: Kehle einfarbig gelb. Zu dieser Kategorie zählen wir auch die ausnahmsweise bei sehr alten Tieren auftretende blaß hellgraue Kehlfärbung.

c) Carapaxfärbung

- (1) „*maculosa*-Färbung“: Carapaxgrundfarbe hell, meist bräunlich gelb oder gelb. Darauf können sich schwarze Färbungselemente befinden, die auf jedem Schild radiär angeordnet sein können. Eine helle Grundfarbe dominiert ganz klar (Abb. 1g).
- (2) Übergangsfärbung: vermittelt zwischen (1) und (3), Flächenanteil gelber und schwarzer Färbungselemente etwa gleich (Abb. 1f).
- (3) „*orbicularis*-Färbung“: Carapaxgrundfarbe schwarz. Darauf sitzen gelbe Zeichnungselemente (Striche oder Punkte), die radiär angeordnet sein können (Abb. 1a-e, h).

Der Färbungstyp (1) bezieht sich auf ein Juniorsynonym von *E. o. hellenica*, auf *Emys europaea* var. *maculosa* DÜRIGEN, 1897. DÜRIGEN stellte diesen Namen für solche hell gefärbten Tiere auf (FRITZ 1992). Die Bezeichnung von Färbungstyp (3) ist an die Färbung der Nominatform angelehnt. Die erheblichen qualitativen Unterschiede zwischen *E. o. hellenica* und *E. o. orbicularis* mit dunkler Carapaxfärbung (vgl. FRITZ 1992) blieben bei unserer Definition der drei Färbungstypen unberücksichtigt, da sie schwer statistisch faßbar sind. Die gelben Zeichnungselemente der erstgenannten Unterart sind in der Regel wesentlich größer und zahlreicher als bei der Nominatform. Für die Statistik verwendeten wir keine Tiere mit stark korrodiertem Panzer. Bei solchen Stücken ist der Carapax oft pathogen dunkel gefärbt.

d) Plastronfärbung

- (1) hell: Umfaßt die Spannweite von einfarbig gelben Plastra bis zu einem geschätzten Dunkelanteil von etwa 1/3.
- (2) mittel: Plastra mit einem geschätzten Dunkelanteil von etwa 1/3 bis zu 2/3.

<<

e) Fundortgruppe Ma, junges ♂ mit noch nicht ausgefärbter Iris, Burgas, Bulgarien. – Aufn.: A. NÖLLERT.

Locality group Ma, young ♂ with juvenile iris colouration, Burgas, Bulgaria.

f) Fundortgruppe Ne, ♀, selbes Tier wie in Abb. 1g.

Locality group Ne, ♀, same specimen as in fig. 1g.

g) Fundortgruppe Ne, ♂, zwischen Gerakini und Neo Moudania, Chalkidike, Griechenland.

Locality group Ne, ♂, between Gerakini and Neo Moudania, Chalkidike, Greece.

h) *E. o. hellenica*, ♀, Kephallenia, Griechenland.

E. o. hellenica, ♀, Kephallenia, Greece.

(3) dunkel: Plastra mit einer dunklen Färbung, die einen geschätzten Flächenanteil von mehr als 2/3 einnimmt.

e) Irisfarbe von Männchen

Anhand lebender Tiere (Feldbeobachtungen, Fotografien, untersuchte Liebhabertiere) erfaßten wir zusätzlich die geographische Verteilung der Irisfärbung von Männchen (rötlich versus weiß/gelblich). Unberücksichtigt ließen wir dabei junge Männchen, die zwar ausgewachsen, aber noch nicht ausgefärbt sind. Solche Tiere zeigen grundsätzlich noch dieselbe Irisfarbe wie Weibchen (z.B. Abb. 3e). Sie sind leicht durch frische Zuwachsringe am Panzer zu erkennen.

3. Ergebnisse

3.1 Meßbare Merkmale

a) Größenverteilung der Carapaxlänge

Bei der Fundortgruppe Po streuen die Maße sehr auffällig (Abb. 4). Kleine Weibchen mit rund 10 cm Carapaxlänge kommen hier genauso vor wie ein Tier mit über 19 cm. Erwähnenswert ist, daß die kleinen Individuen nicht immer mit einem jüngeren Lebensalter gleichzusetzen sind. Dies ist durch die unterschiedlich deutlichen Zuwachsstreifen einfach feststellbar. Bei jüngeren Stücken sind sie klar abgesetzt, bei älteren Stücken dagegen wesentlich schwächer, oder sie fehlen sogar völlig. Trotzdem ist diese Variabilität möglicherweise auf eine Verzerrung durch die kleine Stichprobe zurückzuführen. Die Tiere der Fundortgruppe Do zeigen im Vergleich zu *E. o. orbicularis* geringere Panzerlängen. Die Weibchen sind aber größer als die Exemplare der Fundortgruppen Ma und Ne. Trotz der geringen Individuenzahl liegen vermutlich auch bei den Männchen die Verhältnisse ähnlich. Bei Do zeigt sich so eine gewisse Häufung von rund 15 cm großen Männchen, was bei den südlicheren Fundortgruppen offenbar nur ausnahmsweise vorkommt. Bei den Fundortgruppen Ma und Ne liegen Männchen und Weibchen insgesamt schon im Bereich von *E. o. hellenica*. Allerdings ist bei Ma und Ne verglichen mit *E. o. hellenica* die Durchschnittsgröße leicht nach oben verschoben. Anhand unseres Materials zeigen sich keine sehr ausgeprägten Unterschiede zwischen Ma und Ne. Allenfalls bei den Männchen von Ne läßt sich ein Trend zu einer kleineren Durchschnittsgröße vermuten, was aber anhand umfangreicheren Materials bestätigt werden müßte. In die von uns ermittelten Größenbereiche fallen auch 20 von CRUCIATI et al. (1990) ausgemessene *E. orbicularis* aus der Gegend von Alexandroupolis (Fundortgruppe Ma). Die größten Stücke, von denen berichtet wird, erreichen Panzerlängen von 12,8 cm.

b) Index Carapaxlänge/Kopflänge (CL/KL)

Alle vier Mischpopulationen liegen bei diesem Index zwischen den reinrassigen Unterarten *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* (Abb. 5). Bei der Po-Fundortgruppe ähneln die Männchen eher der Nominatform, die Weibchen dagegen mehr *E. o. hellenica*. Bei den balkanischen Fundortgruppen zeigt sich ein abgestufter Merkmalsübergang von Nord nach Süd hin zu einem relativ

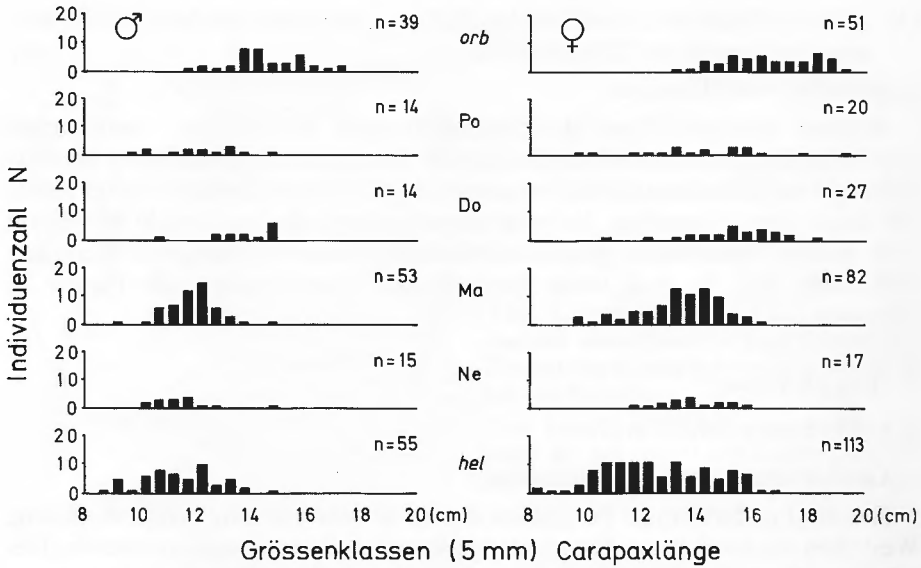
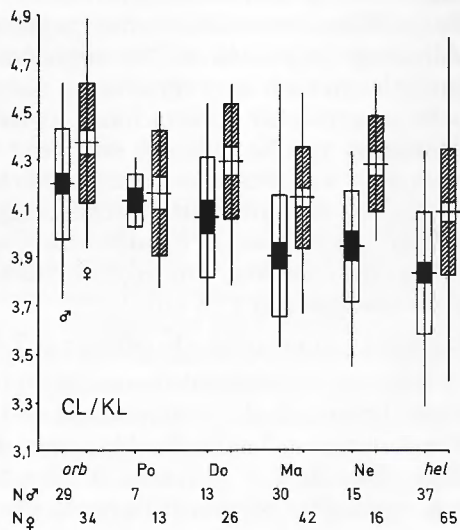


Abb. 4. Verteilung der Carapaxlängen bei den verschiedenen Fundortgruppen (Po, Do, Ma, Ne), *Emys o. orbicularis* (orb) und *E. o. hellenica* (hel). Für Abkürzungen siehe Text. Bei der Fundortgruppe Po wurden Daten von MAZZOTTI (1990) von 6 ♂♂ und 7 ♀♀ aus Alfonsine (nördlich von Ravenna, Italien) hinzugenommen.

Distribution of carapace size classes in the groups of localities (Po, Do, Ma, Ne), of *Emys o. orbicularis* (orb), and of *E. o. hellenica* (hel). For abbreviations, see text. In the group Po, scores of 6 ♂♂ and 7 ♀♀ (Alfonsine, N of Ravenna, Italy) from MAZZOTTI (1990) were added.

Abb. 5. Variabilität des Index CL/KL (Carapaxlänge/Kopflänge). Eingezeichnet sind für jede Fundortgruppe bzw. Unterart nach ♂♂ und ♀♀ getrennt: die absolute Wertespanne (senkrechter Strich), der Mittelwert (horizontaler Strich), ein Standardfehler ober- und unterhalb des Mittelwertes (innerer schwarzer/weißer Balken bei ♂♂/♀♀) und eine Standardabweichung ober- und unterhalb des Mittelwertes (äußerer weißer/schraffierter Balken bei ♂♂/♀♀). Für Abkürzungen siehe Text.

Variability of the index CL/KL (carapace length/head length). In each group or subspecies, the following scores are plotted for ♂♂ and ♀♀ separately: range (vertical line), mean (horizontal line), one standard error above and below the mean (interior black/white bar in ♂♂/♀♀), one standard deviation above and below the mean (outer white/hatched bar in ♂♂/♀♀). For abbreviations see text.



größeren Kopf. Vor allem die Weibchen von Fundortgruppe Ne fallen aber etwas aus diesem Schema, da sie verglichen mit Ma und *E. o. hellenica* kleinköpfig sind.

c) Index Carapaxlänge/Kopfbreite (CL/KB)

Im Unterschied zum vorherigen Index zeigt sich hier bei den Mischpopulationen vom Balkan ein perfekt abgestufter Merkmalsübergang von der schmalköpfigen *E. o. orbicularis* hin zur breatköpfigen *E. o. hellenica*. Auch die Population aus der Po-Ebene vermittelt zwischen den reinen Unterarten (Abb. 6).

d) Index Plastronlänge/Interanalnahtlänge (PL/AnL \times 10)

Alle Intergrades-Populationen ähneln sehr stark *E. o. hellenica* (Abb. 7). Bei keiner einzigen kommt es zu einer deutlichen Mittelwertsverschiebung in Richtung auf *E. o. orbicularis*. Ausschließlich bei Fundortgruppe Do existiert erstaunlicherweise ein auffälliger Geschlechtsunterschied: Weibchen besitzen deutlich längere Interanalnähte als Männchen.

3.2 Färbung

a) Zeichnung der Kopfoberseite

Die Tiere aus der Po-Ebene vermitteln zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica*, wobei für Weibchen eine gefleckte Kopfzeichnung recht charakteristisch ist (Abb. 8). Für noch genauere Aussagen wäre eine größere Stichprobe erforderlich. Im balkanischen Intergradationsgürtel ist nach FRITZ (1992) die Kopfoberseite umso geschlechtspezifischer gezeichnet, je näher man an das Verbreitungsgebiet von reinrassigen *E. o. hellenica* herankommt. Bei den Männchen bestätigt sich dies sehr schön. Von Nord nach Süd nimmt der Anteil von Männchen mit gelbgefleckter Kopffärbung ab, und der Anteil mit retikulierter Färbung steigt. Aus der Fundortgruppe Ne liegen uns schließlich überhaupt keine Männchen mit geflecktem Kopf vor. Jedoch fällt die Fundortgruppe Do hinsichtlich der Weibchen überraschend aus der Reihe. Hier tritt ein Geschlechtsdichromatismus auf, der nahezu das Ausmaß von *E. o. hellenica* erreicht. Dies wird allerdings durch zwei Unterschiede abgemildert: 1. zeigen die Männchen von Do meist nur eine Übergangsfärbung zwischen der gepunkteten und der retikulierten Kopfzeichnung und 2. kommt immer noch ein deutlicher Prozentsatz von Männchen mit „weibchentypischer“ Fleckenzeichnung vor.

b) Kehlfärbung

Die sehr auffällige Variabilität bei den norditalienischen Exemplaren (Po) wurde schon von FRITZ (1992) erwähnt. In derselben Lokalpopulation können Tiere mit dunkler Kehle neben solchen mit einfarbig gelber vorkommen (Mündungsgebiet des Piave und Bucht von Venedig). Aus Chirignago bei Mestre liegen uns zwei Männchen und zwei Weibchen mit ganz gelber Kehle vor (BMNH 1887.8.26.3-6). Die Häufigkeitsunterschiede zwischen den Geschlechtern (Abb. 9) sind bei dieser Fundortgruppe möglicherweise durch die geringe Individuenzahl verursachte Artefakte. Bei den drei balkanischen Fundortgruppen zeigt sich ein abgestufter Merkmalsübergang von Nord nach Süd zu

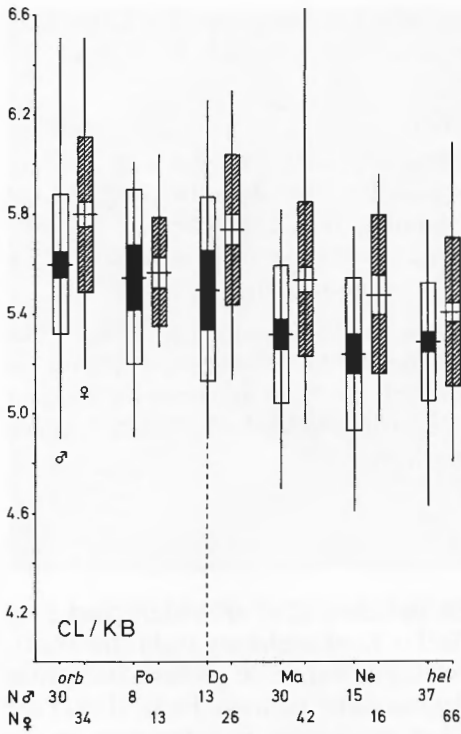


Abb. 6. Variabilität des Index CL/KB (Carapaxlänge/Kopfbreite). Für weitere Abkürzungen und Erläuterungen siehe Text und Abb. 5. Die gestrichelte Linie bei Do gibt einen Ausreißerwert an. Dieses ungewöhnlich breitköpfige ♂ wurde bei der Berechnung der statistischen Parameter nicht berücksichtigt.

Variability of the index CL/KB (carapace length/head width). For other abbreviations and explanations, see text and fig. 5. The aberrant broad-headed specimen in group Do is indicated only by the broken line.

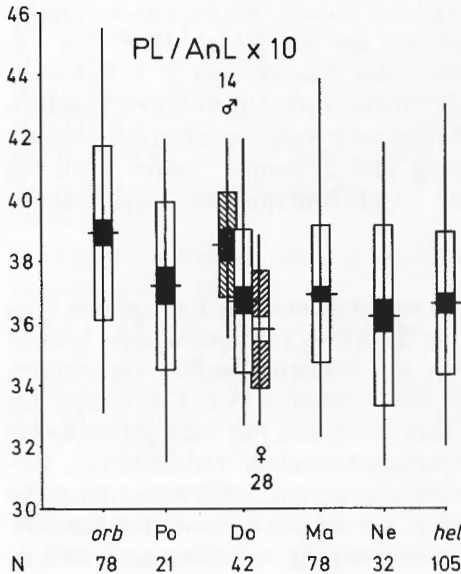
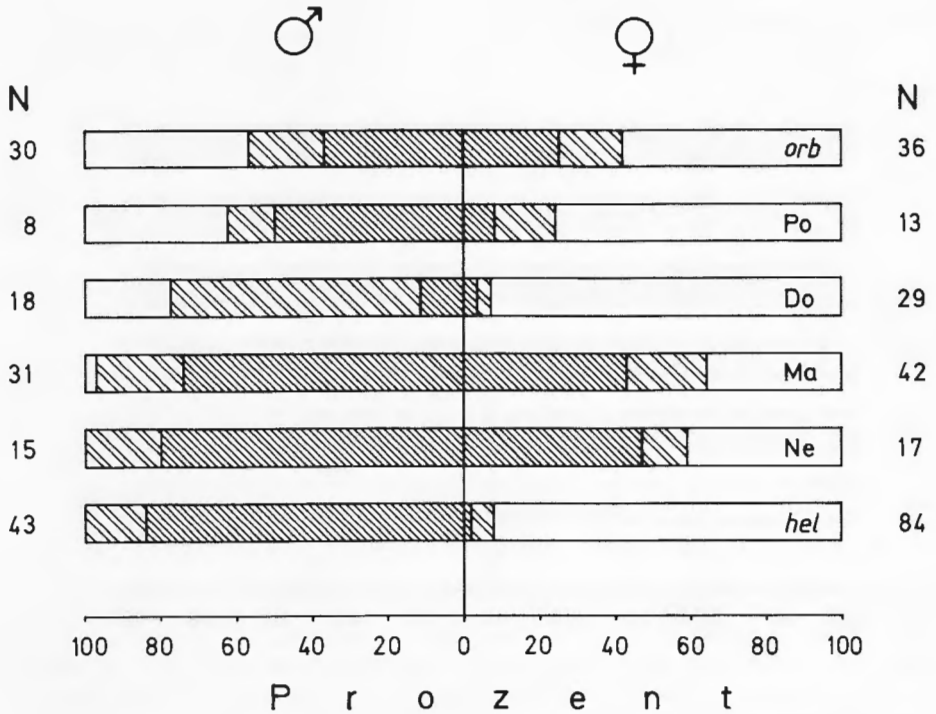


Abb. 7. Variabilität des Index PL/AnL x 10 (Plastronlänge/Interanalnahtlänge x 10). Für weitere Abkürzungen und Erläuterungen siehe Abb. 5 und Text. Bei den weiß-schwarz dargestellten Diagrammen sind Werte von ♂♂ und ♀♀ kombiniert.

Variability of the index PL/AnL x 10 (plastral length/length of interanal seam x 10). For additional abbreviations and explanations, see fig. 5 and text. In the black-and-white diagrams the values of ♂♂ and ♀♀ are combined.



Dorsale Kopfzeichnung

retikuliert
 intermediär
 gefleckt

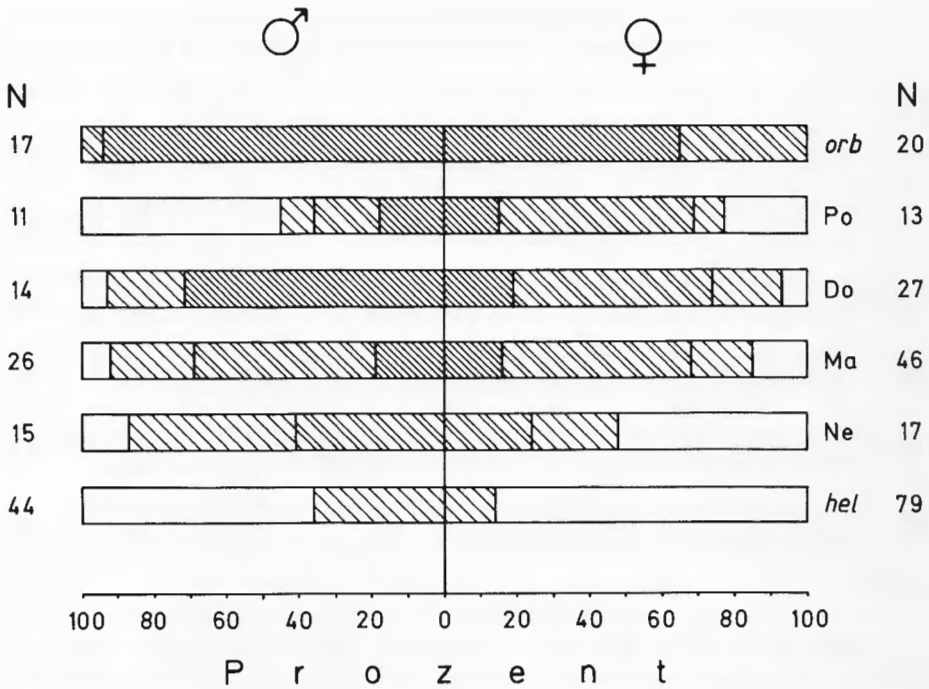
Abb. 8. Prozentuale Verteilung der verschiedenen Färbungstypen der Kopfoberseite. Für Abkürzungen siehe Text.

Percentage of dorsal head patterns. For abbreviations, see text.

einer helleren Kehle. Wie bei den reinrassigen Unterarten besteht bei den Männchen eine Tendenz zu einer dunkleren Färbung (Abb. 9).

c) Carapaxfärbung

Nach unseren Befunden beträgt bei *E. o. hellenica* der Prozentsatz von Tieren mit heller Carapaxfärbung (*maculosa*-Färbung) nur etwa 5 %. Eine relativ helle Übergangsfärbung fanden wir noch bei weiteren runden 10 %. Bei *E. o. orbicularis* tritt die *maculosa*-Morphe überhaupt nicht auf. Bis auf ein einziges Exemplar aus Mittelfrankreich sind alle Tiere ausgesprochen dunkel gefärbt. Da bei *E. o. hellenica* die hellen Färbungstypen statistisch relativ selten sind, bedürfte es wesentlich größerer Serien, um bei den Mischpopulationen regionale Unterschiede feststellen zu können. Erwähnenswert ist, daß wir nur bei Ma und Ne Tiere der hellen Färbungsvarianten fanden. In manchen



Kehlfärbung

- dunkel
- gelb-schwarz
- schwarz-gelb
- gelb

Abb. 9. Prozentuale Verteilung der verschiedenen Färbungstypen der Kehle. Für Abkürzungen siehe Text.

Percentage of throat colour patterns. For abbreviations, see text.

Lokalpopulationen können diese vielleicht sogar dominieren. So liegen uns von zwei Fundorten ausschließlich Tiere der *maculosa*-Morphe vor (Svilengrad, Bulgarien, ZSM 99/1934, 2 ♂♂, 3 ♀♀; Porto Lagos, Griechenland, MHNG 1058:11-12, 2 ♀♀; vgl. FRITZ 1989, 1992). Die Fundortgruppen Po und Do zeigen durchweg eine dunkle Färbung wie die Nominatform (Abb. 10).

d) Plastronfärbung:

Hier kann es zu gravierenden ontogenetischen Veränderungen kommen (Altersmelanismus!), die bei kleinen Stichproben stark verzerrend wirken können. So ist zu vermuten, daß das völlige Fehlen von Tieren mit dunklem bzw. dunklerem Plastron bei den Fundortgruppen Ne und Po auf ein derartiges Artefakt zurückzuführen ist. Auch muß hervorgehoben werden, daß bei den

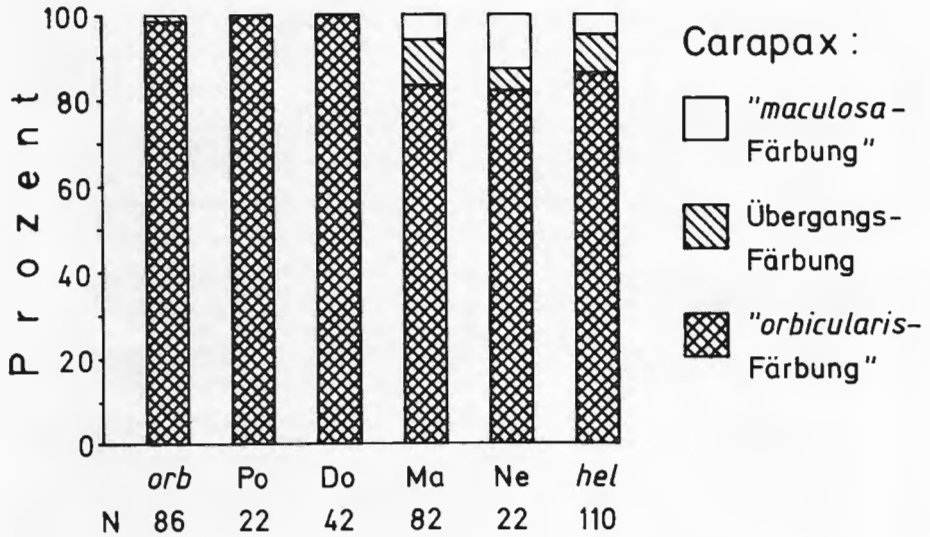
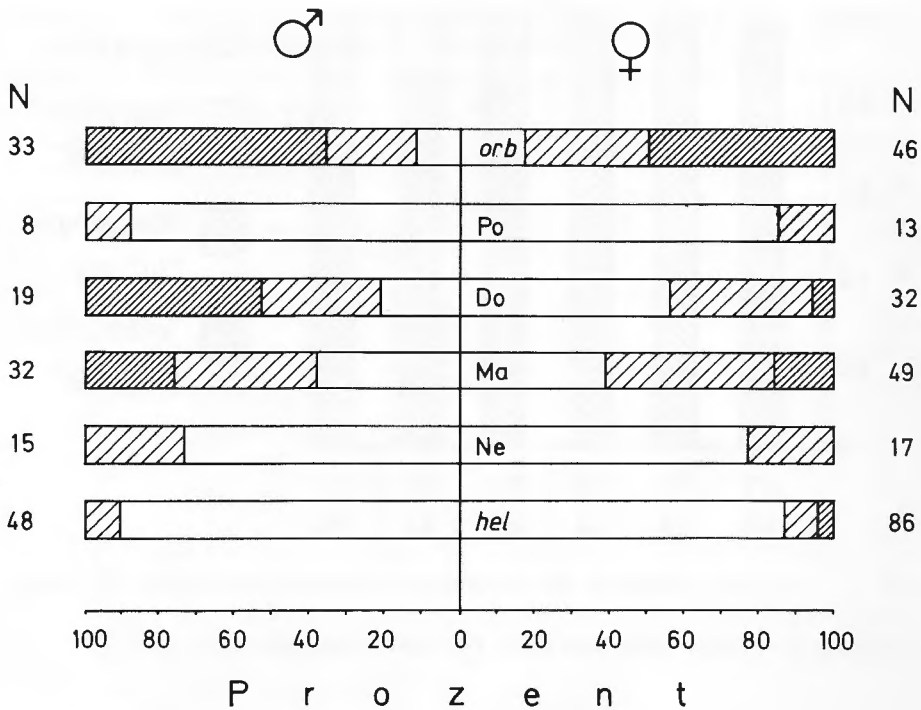


Abb. 10. Prozentuale Verteilung der verschiedenen Carapax-Färbungstypen. Für Abkürzungen siehe Text.

Percentage of carapace colouration types. For abbreviations, see text.

untersuchten Populationen große Unterschiede bei der Bauchpanzerfärbung existieren, die nach unserem Schema von Färbungstypen nicht erfaßt werden. Vor allem bei ♂♂ der Nominatform und der Fundortgruppe Do kommt oft eine dunkle Plastronfärbung vor, die aus im Alter verschmelzenden schwarzen Strichen besteht. Diese strahlen von den Areolen jedes einzelnen Schildes radiär aus (Abb. 3a). Eine solche Zeichnung findet man außer bei *E. o. orbicularis*, *E. o. colchica* und der Population im türkisch-syrischen Amik-Maraş-Graben kaum. Bei *E. o. hellenica* und den Fundortgruppen Po und Ne treten in der Kategorie „hell“ hauptsächlich Tiere mit einfarbig gelbem Plastron auf, während die anderen Populationen bei „hell“ meist noch kräftige dunkle Makel besitzen. Dunkle Färbungselemente sind bei *E. o. hellenica* außerdem häufiger als bei der Nominatform verwaschen, was eingeschränkt auch für die südlichen intermediären Populationen gilt. Trotz dieser Einschränkungen ist offenkundig, daß die Tiere aus der Po-Ebene mit ihrer hellen Bauchpanzerfärbung sehr stark *E. o. hellenica* ähneln (vgl. auch Abb. 3). Bei den Männchen der balkanischen Fundortgruppen zeigt sich von Nord nach Süd ein Ansteigen der hellen Färbungsanteile. Dieser Trend wiederholt sich weniger deutlich bei den weiblichen Tieren (Abb. 11). Hier fällt die relativ helle Färbung der Weibchen aus dem Donau-Gebiet auf. Verglichen mit den dazugehörigen Männchen muß sogar von einem ausgeprägten Sexualdichromatismus gesprochen werden, der in diesem Ausmaß den anderen Populationen fehlt. Am ehesten neigen noch die Männchen der Nominatform zu einem dunkleren Plastron. Dies ist jedoch statistisch weniger auffällig (Abb. 11). Erwähnt



Plastronfärbung

hell
 mittel
 dunkel

Abb. 11. Prozentuale Verteilung der verschiedenen Plastron-Färbungstypen. Für Abkürzungen siehe Text.

Percentage of plastral patterns. For abbreviations, see text.

werden muß auch, daß jüngere ♀♀ besonders bei der Donaupopulation eine an die westmediterranen Unterarten erinnernde Bauchpanzerzeichnung zeigen können. Sie besteht aus isolierten Einzelflecken an den Distalnähten vor allem der Pectoralia und Abdominalia (Abb. 3c).

e) Irisfarbe bei Männchen

Die in FRITZ (1992) erstmals erwähnten Unterschiede zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* konnten von uns mittlerweile anhand lebender Tiere vielfach bestätigt werden. Inzwischen wurde uns ein Männchen mit rotbrauner Iris von einem südöstlich von Istrien gelegenen Fundort bekannt (Insel Cres, Belegfotos von M. GRABERT). Dies zeigt, daß bei der Irisfarbe ein gewisser Einfluß der Nominatform noch über Istrien hinaus wirksam ist (Abb. 12). Bei einem Männchen von Sithonia (Chalkidike, Griechenland) besitzt die rötliche Iris einen sehr eigentümlichen, perlmuttartigen Schimmer. Vermutlich ist die rötliche Irisfärbung ein dominantes Merkmal, da bei den Fundortgruppen Do, Ma und Ne ausschließlich dieser Färbungstyp auftritt.

Irisfarbe bei Männchen:

● rötlich ▲ weiß-gelblich

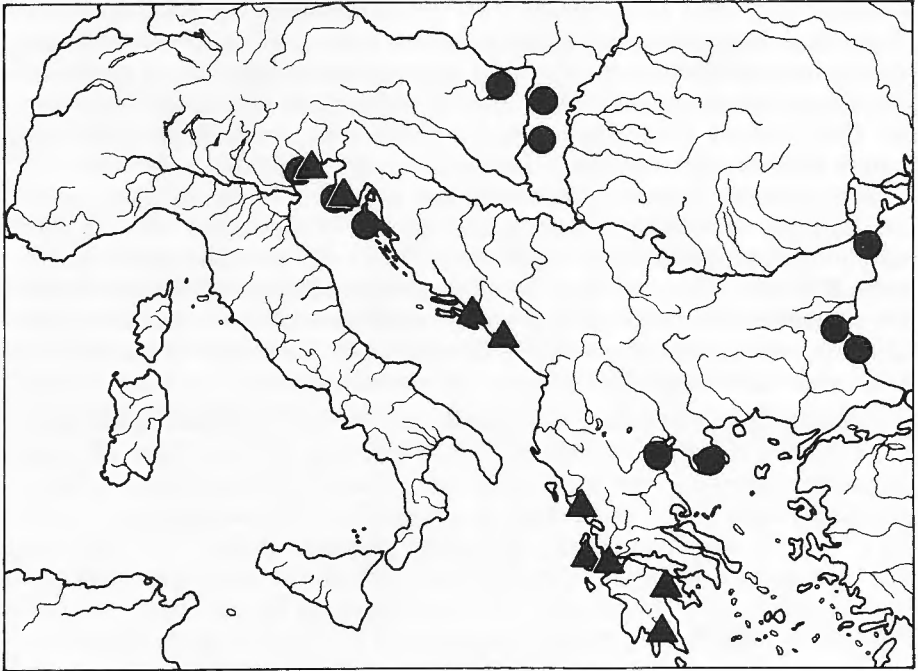


Abb. 12. Geographische Verteilung der Irisfarbe bei Männchen. Sumpfschildkröten aus Italien südlich der Po-Ebene, aus Deutschland, Frankreich und Nordafrika sind nicht berücksichtigt.

Geographic distribution of different iris colours in males. Pond turtles from Italy south of the Po Plain, Germany, France, and North Africa are not considered.

4. Diskussion

Die vorliegende Arbeit erbrachte über die Variabilität in den beiden sekundären Intergradationszonen von *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* (Po-Ebene, Balkan) zahlreiche neue Details. Die Sumpfschildkröten aus der Po-Ebene sind von der Färbung und vielleicht auch von der Größe her wesentlich heterogener als die Exemplare aus den einzelnen Fundortgruppen im balkanischen Intergradationsgebiet. Besonders erwähnenswert sind Stücke aus der Gegend Venedigs, die sich morphologisch absolut nicht von reinrassigen *E. o. hellenica* unterscheiden lassen. In derselben Region und nahe der Piave-Mündung kommen aber auch Tiere vor, die schon allein von der Färbung her als deutliche Intergrades angesprochen werden müssen (dunkle Kehlfärbung, FRITZ 1992; Abb. 3b). Diese Heterogenität spiegelt sich auch in der unterschiedlichen Irisfärbung von Männchen und möglicherweise auch in auffällig variablen Panzerlängen wider (Abb. 4, 12).

Die in der Po-Ebene zu beobachtende Variabilität läßt sich keinesfalls auf eine Aussetzung oder Verwilderung von allochthonen Tieren zurückführen. Venedig wird zwar immer wieder als Handelszentrum der ab dem letzten Drittel des 19. Jahrhunderts in Mitteleuropa zum Kauf angebotenen Sumpfschildkröten erwähnt. Zeitgenössische Autoren bezeichnen jedoch explizit die Umgebung Venedigs, namentlich Mestre, als Herkunftsort dieser Tiere (FRIEDEL 1874, DAHMS 1912). Da in der Po-Ebene selbst heute noch stellenweise extrem individuenreiche Populationen der Sumpfschildkröte vorkommen, bestand in früheren Zeiten mit Sicherheit erst recht kein Grund für eine zusätzliche Einfuhr. In Übereinstimmung mit FRITZ (1992) deuten wir die große morphologische Spannweite vielmehr als Indiz für eine Intergradation zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* jüngerer Datums als auf dem Balkan. Wir vermuten, daß in der Po-Ebene von der mediterranen Küste ins kontinentalere Landesinnere eine Abnahme des Einflusses von *E. o. hellenica* zugunsten eines *E. o. orbicularis*-artigeren Phänotyps zu verzeichnen ist.

Auf dem Balkan ist generell von Nord nach Süd ein Merkmalswandel von *E. o. orbicularis* hin zu *E. o. hellenica* zu beobachten. Er trägt durch die naturräumlichen Barrieren, die letztendlich mit zu unserer Fundortgruppen-Definition beigetragen haben, einen von Fundortgruppe zu Fundortgruppe abgestuften Charakter. Eine Ausnahme von diesem gleichgerichteten, von Nord nach Süd verlaufenden Merkmalswandel stellt allerdings der in einigen Merkmalen ausgeprägte Sexualdimorphismus der Fundortgruppe Do dar. Hinsichtlich der Kopffärbung ähnelt diese Population viel mehr *E. o. hellenica* als die südlicheren Fundortgruppen Ma und Ne. Abgeschwächt ist ähnliches auch bei der Plastronfärbung zu beobachten. Der Index $PL/AnL \times 10$ zeigt sogar ausschließlich bei Do eine Geschlechtsspezifität, nicht aber bei den reinrassigen Unterarten oder den übrigen Fundortgruppen. Dieses Phänomen läßt sich nicht völlig befriedigend interpretieren. Da im letzten Glazial praktisch die gesamte Fläche der Donau-Tiefländer bis fast zum Delta mit Permafrostböden bzw. langer jahreszeitlicher Gefrorenis bedeckt war (FRENZEL 1968), läßt sich eine Reliktpopulation in diesem Gebiet ausschließen. Die Kleinstrefugien, die anderen thermophilen Formen wie *Nymphaea lotus* oder der Wasserschnecke *Melanopsis pareysi* (Prosobranchia) ein Überleben ermöglichten (BĂNĂRESCU & BOȘCAIU 1978), waren für *E. orbicularis* sicher bedeutungslos. Vielleicht stellt daher der überraschende Sexualdimorphismus der Donaupopulation eine sehr junge postglaziale Errungenschaft dar, bei der ein Foundereffekt in diesen durch Gebirge relativ stark isolierten Gebieten eine Rolle gespielt hat.

Weiterer Forschungsbedarf besteht vor allem noch hinsichtlich des Status der Vorkommen am Plattensee, in der Hortobágy-Puszta, im Bodrog-Theiss-Gebiet, in Siebenbürgen sowie nördlich der Karpaten entlang der Donau-Nebenflüsse Pruth und Sereth. In diesen Gebieten ist ähnlich wie an der Save (FRITZ 1992) mit einem allmählich nachlassenden *hellenica*-Einschlag zu rechnen. Die uns bekannten Stücke sind phänotypisch entweder überhaupt nicht von *E. o. orbicularis* zu unterscheiden (Plattensee, Ungarn, MTKD 33708, 1 ♂) oder der Nominatform so ähnlich (Iași, Rumänien, ZSM 53/1959, ZSM-LM 1/1962, 11/1962, 1 ♂, 3 ♀♀; Roman, Rumänien, SMF 33855, 1 ♂; Debrecen,

Ungarn, ZSM 100/1934:1-7, 5 ♂♂, 2 ♀♀), daß es letztendlich Ermessenssache ist, sie noch als Intergrades oder schon als reinrassige *E. o. orbicularis* zu betrachten. Es ist dabei allerdings ein Problem, daß auch einzelne Stücke aus anderen Gebieten des Donau-Einzugsbereichs phänotypisch kaum von reinrassigen *E. o. orbicularis* zu unterscheiden sind (vgl. auch Abb. 12 in FRITZ 1994). Für sichere Aussagen bedürfte es hier aussagekräftiger, repräsentativer Serien aus den einzelnen Lokalpopulationen. Wir stellen hier die Vorkommen vom Plattensee und aus der Umgebung Debrecens provisorisch zur Nominatform. Die Sumpfschildkröten von Pruth und Sereth betrachten wir dagegen als Intergrades, da drei der fünf uns vorliegenden Stücke eine ganz oder fast ganz gelbe Kehle besitzen. Unsere Auffassung wird dadurch bekräftigt, daß FUHN & VANCEA (1961), denen viel Material von Iaşi vorlag, für Rumänien eine maximale Carapaxlänge von 16,3 cm für Männchen und 17,1 cm für Weibchen angeben. Dies liegt deutlich unter den Maximalwerten reinrassiger *E. o. orbicularis* (FRITZ 1994). Für Ungarn gibt DELY (1978) für Männchen dagegen eine Panzerlänge bis zu 19,5 cm an, was im Bereich sehr großer Stücke der Nominatform liegt und von Intergrades wahrscheinlich nie erreicht wird.

Bei unserer südlichsten Fundortgruppe Ne stammen die größten und dunkelsten Exemplare aus dem Katlanowo-See bei Skopje (Mazedonien, ZSM 121/1918:1-4, 1 ♂, 3 ♀♀). Dies ist erstaunlich, da speziell im Wardartal weiter südlich Tiere mit stärker *hellenica*-artigem Habitus vorkommen. Die Möglichkeit eines Austausches zwischen dem nördlichen Wardargebiet und der Donaupopulation über das Tal der Südmorawa ist hier nicht völlig von der Hand zu weisen. Über eine ganz ähnliche Route ist *Testudo hermanni* bis zum Eisernen Tor vorgedrungen (vgl. Karte bei RADOVANOVIĆ 1951) und die ichthyofaunistischen Beziehungen vom Wardar zum Donausystem sind altbekannt (BĂNĂRESCU 1960, 1992). Im Ungarischen Tiefland wird die Donaupopulation durch das Dinarische Gebirge ansonsten sehr effektiv von den *E. o. hellenica* an der Adriaküste abgeschirmt. Schon TOMASINI (1894), WERNER (1899) und der 1925 verstorbene VEITH (herausgegeben 1991) brachten die auffällige Verschiedenheit der adriatischen und inländischen Populationen des Balkans mit taxonomischen Unterschieden und einer verschiedenen Besiedlungsgeschichte in Zusammenhang. Dieses Wissen geriet aber für lange Zeit in Vergessenheit, bis einer von uns fast hundert Jahre später zu ganz ähnlichen Resultaten kam (FRITZ 1992). Sie lassen uns heute die Donaupopulation als postglazial entstandene Mischform zwischen einer pontischen Unterart, *E. o. orbicularis*, und der ostmediterranen *E. o. hellenica* verstehen. Allerdings haben die Sumpfschildkröten von der Donau schon ein gewisses Maß an morphologischer Eigenständigkeit erworben, wie die vorliegende Untersuchung zeigt.

Die Fundortgruppen Ma und Ne sind südliche Varianten mit einem stärkeren Einschlag von *E. o. hellenica*, die in wahrscheinlich demselben Intergradationsprozeß entstanden sind. Ihre Verbreitung überlagert heute das ältere, präglaziale Areal von *E. o. hellenica*, das sich im Pliozän von Griechenland über das Ägäisfestland bis zum westlichen Kleinasien erstreckte (FRITZ 1993a, FRITZ & FREYTAG 1993). Die Intergradation in der Westägäis könnte möglicherweise aber schon älter als das Würmglazial sein, da nicht vollkommen auszuschließen

ist, daß in diesem Gebiet ein eigenes Glazialrefugium bestand, in dem eine Mischform zwischen *E. o. hellenica* und *E. o. orbicularis* überdauert hat.

Wie in anderen Teilen des Areals von *E. orbicularis* stellt das rezente Verbreitungsmuster auf dem Balkan ein kompliziertes Mosaik dar. Es resultiert aus verschiedenen alten Disjunktionen, Arealfluktuationen, Differenzierungs- und Vermischungsvorgängen, die teilweise noch in das Tertiär hineinreichen. Es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, wollte man hierauf detailliert eingehen. Dies soll an anderer Stelle erfolgen (FRITZ in Vorbereitung). Hier soll ein Ausblick auf die relativ leicht rekonstruierbaren Verhältnisse in den nördlicheren Gebieten der Balkan-Halbinsel genügen. Dort herrschen wie im übrigen nördlicheren Eurasien durch die völligen, kaltzeitlichen Auslöschungen und warmzeitlichen Neubesiedlungen vergleichsweise einfache Verhältnisse vor. Nach einem erstmals von FRITZ (1992) entwickelten Modell trafen sich auf der Balkan-Halbinsel im frühen Postglazial zwei völlig getrennte, von Süden (*hellenica*) und Osten (*orbicularis*) her kommende und nach Mitteleuropa gerichtete Besiedlungsströme. Als direkte Folge ihrer Begegnung kam es zur Ausbildung eines zunächst sicher nur schmalen Intergradationsgürtels. Darauf folgte eine Phase der Nivellierung, verbunden mit gegenläufigen Gen-Einwanderungen in Richtung auf die reinrassigen Populationen, wodurch es zu einer Ausweitung des Intergradationsgebietes vor allem donauaufwärts kam. Dieses letztere Bild bietet sich heute. Dabei blieben die reinrassigen Unterarten, abgeschirmt durch geographische Barrieren, in großen Gebieten erhalten. *E. o. orbicularis* besiedelt nördlich des Karpatenbogens ein gewaltiges Gebiet, das sich von Mitteleuropa nach Osten bis in die Gegend des Aralsees erstreckt. *E. o. hellenica* kommt in mehreren isolierten Regionen auf dem Peloponnes, dem Westbalkan, im westlichen Kleinasien und auf der Krim vor, wobei die Abtrennung der kleinasiatischen Vorkommen wahrscheinlich sogar schon frühpleistozänen Ursprungs ist.

Wie die sekundäre Intergradation zwischen *E. o. orbicularis* und *E. o. hellenica* auf dem Balkan zeigt, besteht offenbar trotz der bedeutenden morphologischen Unterschiede zwischen beiden noch eine völlige genetische Kompatibilität. MAYR (1967: Kapitel 13) hat überzeugend ausgeführt, daß bei solchen Unterarten mit einer immer weiteren Ausdehnung des Intergradationsgürtels zu rechnen ist, wie es auch für die Sumpfschildkröte angenommen werden muß. Im Laufe der Zeit müßten sich sogar in einer theoretischen, barrierefreien Landschaft durch den gegenseitigen Genaustausch die vorhandenen Unterschiede völlig verwischen. In der Realität wird dieser Zustand in Südosteuropa durch die reiche Gliederung durch Gebirgszüge und Meeresarme nie erreicht werden. Vielmehr ist anzunehmen, daß es bei einer bevorstehenden erneuten katathermen Klima-Entwicklung zu einer Auslöschung der verbindenden Mischpopulationen kommen wird. Dies müßte dann sogar zu einer weiteren Profilierung der wieder voneinander isolierten Reliktpopulationen beitragen, so wie es im Pleistozän mit Bestimmtheit schon wiederholt geschehen ist.

Danksagung

Wir danken den Kuratoren der im Text genannten Museumssammlungen für die Möglichkeit, von ihnen verwaltetes Material untersuchen zu dürfen. H. ABERLE, Vaihingen/Enz, D. CAPOLONGO, Roccarainola, M. GRABERT, Welzheim, J. MAIER, Esslingen, A. NÖLLERT, Jena, H. RUMMLER, Aichwald und Dr. F. SCHAEFFEL, Tübingen, erlaubten uns, von ihnen gehaltene Sumpfschildkröten zu untersuchen oder überliehen uns Fotografien. B. FARKAS, Budapest, übersetzte ungarische Literatur für uns.

Schriften

- BĂNĂRESCU, P. (1960): Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süßwasserfischfauna der europäisch-mediterranen Unterregion. – Arch. Hydrobiol., Stuttgart, **57**(1/2): 16-134.
- (1992): Zoogeography of Fresh Waters. Volume 2. Distribution and Dispersal of Freshwater Animals in North America and Eurasia. – Wiesbaden (Aula), S. 519-1091.
- & N. BOŞCAIU (1978): Biogeographie. Fauna und Flora der Erde und ihre geschichtliche Entwicklung. – Jena (Gustav Fischer), 392 S.
- CRUCITI, P., A. CAMPESE & M. MALORI (1990): Popolazioni sintopiche di *Emys orbicularis* e *Mauremys caspica* nella Tracia, Grecia Orientale (Reptilia: Testudines: Emydidae). – Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino, **8**(1): 187-196.
- DAHMS, P. (1912): Über das Vorkommen der Sumpfschildkröte in Westpreußen (3. Mitteilung). – Bericht Westpreuß. bot.-zool. Ver., Danzig, **35**: 131-144.
- DELY, O.G. (1978): Hüllök – Reptilia. – Magyarországi Allatvilágra/Fauna Hungariae, Budapest, **20**(4): 1-120.
- DÜRIGEN, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien. – Magdeburg (Creutz), VI, 676 S., 12 Tafeln.
- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. – Wiesbaden (Franz Steiner), 326 S., 2 Einlege-Karten.
- FRIEDEL, E. (1874): Thierleben und Thierpflege in Italien. VII. Venedig. – Zool. Garten, Frankfurt a.M., **15**(9): 347-351.
- FRITZ, U. (1989): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 1. Eine neue Unterart der Europäischen Sumpfschildkröte aus Kleinasien *Emys orbicularis luteofusca* subsp. nov. – Salamandra, Bonn, **25**(3/4): 143-168.
- (1992): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 2. Variabilität in Osteuropa und Redefinition von *Emys orbicularis orbicularis* (LINNAEUS, 1758) und *E. o. hellenica* (VALENCIENNES, 1832). – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, **47**(5): 37-77.
- (1993a): Weitere Mitteilung zur innerartlichen Variabilität, Chorologie und Zoogeographie von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758) in Kleinasien (Testudines: Cryptodira: Emydidae). – Herpetozoa, Wien, **6**(1/2): 37-55.
- (1993b): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 3. Zwei neue Unterarten von der Iberischen Halbinsel und aus Nordafrika, *Emys orbicularis fritzjuergenobsti* subsp. nov. und *E. o. occidentalis* subsp. nov. – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, **47**(11): 131-155.
- (1994): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 4. Variabilität und Zoogeographie im pontokaspischen Gebiet mit Beschreibung von drei neuen Unterarten – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, **48**(4): 53-93.
- & O. FREYTAG (1993): The distribution of *Mauremys* in Asia Minor, and first record of *M. caspica caspica* (GMELIN, 1774) for the internally drained central basin of Anatolia (Testudines: Cryptodira: Bataguridae). – Herpetozoa, Wien, **6**(3/4): 97-103.

- FUHN, I.E. & Ş. VANCEA (1961): Fauna Republicii Populare Romîne. Vol. XIV, Fasc. 2. Reptilia (Țestoase, Șopîrle, Șerpi). – Bukarest (Ed. Acad. Rep. Pop. Romîne), 352 + 1 S.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. – Hamburg (Paul Parey), 617 S.
- (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – Hamburg (Paul Parey), 370 S.
- MAZZOTTI, S. (1990): Studio di una popolazione di *Emys orbicularis* L. – Natura e Montagna, Bologna, **39**(3/4): 25-28.
- RADOVANOVIĆ, M. (1951): Vodozemci i gmizavci naše zemlje. – Belgrad (Srpsko Biološko Društvo), 249 S.
- TOMASINI, O. VON (1894): Skizzen aus dem Reptilienleben Bosniens und der Hercegowina. – Wiss. Mitt. Bosn. Herceg., Sarajewo, **2**: 560-661.
- VEITH, G. (hrsg. 1991): Die Reptilien Bosniens und der Herzegowina, Teil I. – Herpetozoa, Wien, **3**(3/4): 97-196.
- WERNER, F. (1899): Beiträge zur Kenntnis der Reptilien- und Batrachierfauna der Balkanhalbinsel. – Wiss. Mitt. Bosn. Herceg., Sarajewo, **6**: 817-841.

Eingangsdatum: 18. Juni 1994

Verfasser: Uwe FRITZ, Wilhelma, Zoologisch-Botanischer Garten, Postfach 50 12 27, D-70342 Stuttgart (Korrespondenzadresse) und Institut für Zoologie (220), Universität Hohenheim, D-70593 Stuttgart & Dipl.-Biol. FRITZ JÜRGEN OBST, Staatliches Museum für Tierkunde, Augustusstraße 2, D-01067 Dresden.