ZUR PHYLOGENIE AFRIKANISCHER VIPERN (REPTILIA: SERPENTES: VIPERIDAE)

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt
von

Hans-Werner Herrmann
aus Biedenkopf

Dipl. Dat. 9,5,95

Marburg/Lahn 1995

Inhalt

1. Einleitung 1
1.1. Systematik 2
1.1.1. Die Schlangen der Familie Viperidae 2
1.1.2. Die afrikanischen Viperngattungen 7
1.1.3. Artenliste afrikanischer Vipern und deren geographische Verbreitung 11
1.1.4. Historischer Überblick über die Taxonomie der Arten 27
1.2. Methodik 30
1.2.1. Molekulare Systematik 30
1.2.2. "Morphologische" Systematik 34
1.2.3. Andere Merkmalskomplexe in der herpetologischen Systematik 36
1.2.4. Biogeographie 36
1.3. Zielsetzung 37

2. Material und Methoden 39
2.1. Material 39
2.1.1. Blut- und Gewebeproben 39
2.1.2. Morphologische Merkmale 41
2.2. Molekulare Methoden 48
2.2.1. Immunologische Methode 48
2.2.1.1. Antigenpräparation 48
2.2.1.2. Reinheitskontrolle 50
2.2.1.3. Antiserenproduktion 50
2.2.1.4. Quantitativer Präzipitintest 52
2.2.1.5. Äquivalenzpunktfindung 52
2.2.1.6. Titerbestimmung 54
2.2.2. DNA-DNA-Hybridisierung 55
2.2.2.1. DNA-Isolation 55
2.2.2.2. Fragmentierung der DNA 57
2.2.2.3. Größenbestimmung der DNA-Fragmente 58
2.2.2.4. Reassoziationskinetik 58
2.2.2.5. Isolierung der nichtrepetitiven DNA 59
2.2.2.6. Radioaktive Markierung der "Tracer"-DNA mit ^{32}P 61
2.2.2.7. Präparation der DNA-DNA-Hybride 62
2.2.3. Auswertungsmethoden der molekularen Daten 62
2.2.3.1. Berechnung der immunologischen Distanzen 62
2.2.3.2. Ausschluß ungeeigneter IDs 63

2.2.3.3. Reziprozität der Daten 63
2.2.3.4. Korrektur der IDs wegen nichtzufälliger Abweichungen ("nonrandom elements") 64
2.2.3.5. Test auf unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit ("relative rate test") 65
2.2.3.6. Auswertung der Rohdaten der DNA-DNA-Hybridisierung 66
2.2.3.7. Stammbaumrekonstruktion 67
2.3. Auswertung der morphologischen Daten 69
2.4. Methodenkritik 72
2.4.1. Immunologische Methode und DNA-DNA-Hybridisierung 72
2.4.2. Distanzdaten-Auswertung 73
2.4.3. Auswertung morphologischer Daten mit Computerprogrammen 75

3. Ergebnisse 77
3.1. Molekulare Ergebnisse 77
3.1.1. Immunologische Ergebnisse 77
3.1.1.1. Immunologische Distanzen 77
3.1.1.2. Korrektur der unterschiedlichen Differenzierungsfähigkeit der Antiseren ("nonrandom elements") 79
3.1.1.3. Relative Evolutionsgeschwindigkeit der verschiedenen Albumine ("relative rate test") 83
3.1.1.4. Diskussion der IDs und der Korrekturen 85
3.1.1.5. Rekonstruktion eines Dendrogrammes nach FITCH & MARGOLIASH 86
3.1.1.6. Rekonstruktion eines Dendrogrammes mittels Clusteranalyse 91
3.1.1.7. Diskussion der auf immunologischen Albuminvergleichen beruhenden Dendrogramme 91
3.1.2. Ergebnisse der DNA-DNA-Hybridisierung 95
3.1.2.1. NPH (normalisierte prozentuale Hybridisation) und thermische Elutionsprofile 95
3.1.2.2. Diskussion der Fehlerquellen 98
3.2. Morphologische Strukturen 102
3.2.1. Kritische Bewertung der Merkmale und Berechnung der Kladogramme 102
3.2.2. Diskussion der Kladogramme 115

4. Vergleich und Synthese der morphologischen und molekularen Ergebnisse 121

5. Fossilien und historische Biogeographie 127

6. Schlußbetrachtung 131

7. Zusammenfassung 133

8. Danksagung 135

9. Literatur 137

Anhang A 144

Anhang B 166

Anhang C 175

1. Einleitung

Giftschlangen allgemein und Vipern im besonderen stehen seit langem im Blickfeld der Herpetologen und anderer Wissenschaftler. Dies beruht zum einen auf Ihrer Giftigkeit und der damit vergleichsweise großen Bedeutung für den Menschen und zum anderen auf ihrer Formenvielfalt und Schönheit, die sie zu einer besonders attraktiven Schlangengruppe machen. Trotz der intensiven Untersuchung und Analyse morphologischer Strukturen sind die Verwandtschaftsverhältnisse vieler Giftschlangengruppen weder auf Art- noch auf Gattungs- und Unterfamilienbeziehungsweise Familienniveau befriedigend geklärt. Es entsteht der Eindruck, daß die konventionellen morphologischen Untersuchungen keinen wesentlichen Beitrag zur Aufklärung der Phylogenie zum Beispiel der Viperidae mehr liefern können.

Innerhalb der Viperidae sind es insbesondere die Viperinae, bei denen sehr unterschiedliche, auf morphologischen Analysen basierende, Hypothesen zur Verwandtschaft und Stammesgeschichte ihrer Hauptgruppen existieren (besonders GROOMBRIDGE 1980, ASHE & MARX 1988). Um einen Fortschritt in der Ergründung der Phylogenie der Viperinae zu erreichen, scheint die molekulare Systematik geeignet. Insbesondere albumin-immunologische Untersuchungen haben sich in der Vergangenheit bewährt. Auch die DNA-DNA-Hybridisierung hat phylogenetisch wichtige Erkenntnisse geliefert. Die bereits in großer Zahl vorhandenen morphologischen Daten betreffend, empfiehlt sich eine erneute kritische Interpretation derselben, bei der die eigentliche Findung des Verwandtschaftsmusters mittels rational arbeitender Computerprogramme geschehen soll. Dies kann zu neuen phylogenetischen Hypothesen führen, was dann in einer Synthese mit den molekularen Ergebnissen vielleicht etwas mehr Licht auf die Stammesgeschichte der Viperinae wirft.

Da die paläarktischen Viperinae in früheren Arbeiten (HERRMANN 1990, HERRMANN et al. 1987, 1992a, 1992b, JOGER et al. 1992) albumin-immunologisch bearbeitet wurden, soll es in dieser Arbeit um die molekularsystematische Untersuchung der afrikanischen Vipern gehen. Außerdem sollen morphologische Daten erneuten Analysen unterzogen und reinterpretiert werden.

1.1. Systematik

1.1.1. Die Schlangen der Familie Viperidae

Die Familie Viperidae (mit den Unterfamilien Azemiopinae, Crotalinae und Viperinae, nach LIEM et al. 1971) besteht heute aus ungefähr 210 rezenten Arten.

In älteren Klassifikationen und Listen ("checklists") findet man häufig die Atractaspidinae (sogenannte Erdottern) als Unterfamilie der Viperidae. Nach albumin-immunologischen Untersuchungen CADLEs (1982) zeigt diese Gruppe aber keinerlei nähere phylogenetische Beziehung zu den Vipern und ist näher mit den Colubridae (Nattern, sehr wahrscheinlich "unnatürliche" Sammelgruppe) und den Elapidae (Giftnattern) verwandt. Heute wird sie als eigenständige Familie Atractaspididae geführt.

Charakteristisch für dieViperidae sensu lato ist ein hoch entwickeltes Giftsystem, das sowohl die Produktion des Giftes in Giftdrüsen umfaßt, welche wiederum Speicheldrüsen homolog sind, als auch das weit entwickelte Applikationssystem, welches einer effektiven Injektion des Giftes in Beutetiere oder Feinde dient. Dieses Giftinjektionssystem wird allgemein als guter Beleg für die Monophylie der Viperidae betrachtet (z.B. GROOMBRIDGE 1980). Das System besteht aus einem stark verkürzten Maxillare, das an seiner proximalen Spitze sehr beweglich mit dem Präfrontale und dieses wiederum auf gleiche Art mit dem Frontale verbunden ist (lediglich bei *Azemiops* und *Causus* besteht eine festere Verbindung von Präfrontale und Frontale). Am distalen Ende des Maxillare befindet sich ein langer röhrenförmiger (solenoglypher) Giftzahn. Neben diesem funktionsfähigen Zahn befinden sich meist mehrere Zähne in verschiedenen Entwicklungsstufen am Maxillare. Nur der voll ausgebildete und funktionsfähige Giftzahn, der in einem der beiden median und lateral auf dem Maxillare befindlichen Zahnsockel lokalisiert ist, ist zu einer bestimmten Zeit aktiv. Durch das Zusammenwirken dieser Konstruktion und verschiedener dazugehöriger Muskeln (M. constrictor internus dorsalis-Komplex und M. pterygoides) wird das "Aufklappen" des oft recht langen Giftzahns aus der Ruhelage (parallel zum Oberkiefer) in die Aktionslage (rechtwinklig zum Oberkiefer) bewirkt. Beim Schließen des Mundes wird der Zahn durch entsprechende Drehung des Maxillare zurück in die Ruhestellung gebracht. Der Giftzahn steht durch einen sekundären Giftkanal mit einer akzessorischen Drüse in Verbindung, die wiederum durch den primären Giftkanal mit der eigentlichen Giftdrüse verbunden ist. Die großen Giftdrüsen und die assoziierten Muskeln sind in vielen Fällen für das von dorsal dreieckige Aussehen des Kopfes verantwortlich. Vor allem in der sehr beweglichen Maxillare-

Giftzahn-Konstruktion unterscheiden sich die Viperiden (Abb 1a) von der zweiten großen Giftschlangengruppe, den Elapiden (z.B. Kobras) (Abb.1b).

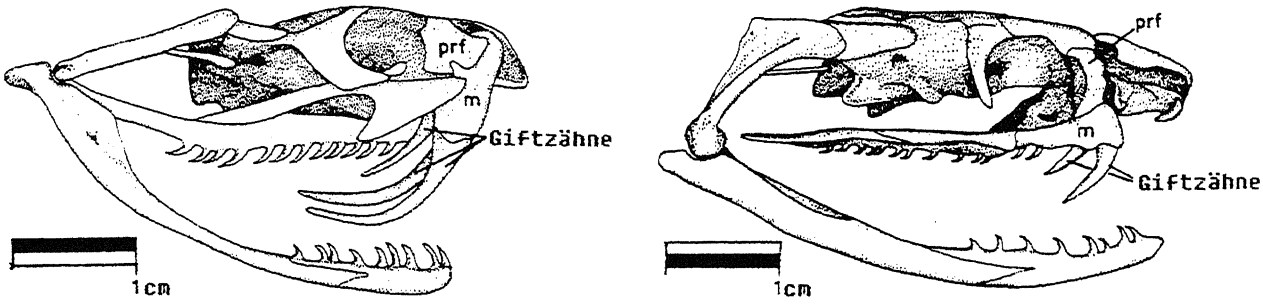


Abb. 1. Schädel einer Viperidae (*Bitis arietans*, links) und einer Elapide (*Naja haje*, rechts). Nach C.K. BRAIN delin. in BROADLEY 1990. m = Maxillare, prf = Präfrontale.

Die Elapiden haben relativ kurze, feststehende Giftzähne und ein vergleichsweise langes Maxillare.

Der hochentwickelte Giftproduktions- und Applikationskomplex in Verbindung mit einem relativ großen Kopf (mit z.T. flexibel verbundenen Kieferknochen) und einem relativ großen Körperumfang erlaubt den Viperiden die Jagd auf und das Verschlingen relativ großer Beutetiere. Diese Tatsache veranlaßte DOWLING & DUELLMANN (1978) zu folgender Aussage: "The venomous vipers appear to be the ultimate development of efficiency in snake structure to allow the capture, killing, and swallowing of large prey animals". Der oben beschriebene Merkmalskomplex ist bei allen Viperiden sehr ähnlich ausgebildet. Hinweise auf eine konvergente Entwicklung dieser Strukturen gibt es nicht. Verglichen mit anderen Schlangenfamilien scheint es sich um ein stark abgeleitetes Merkmal zu handeln. Das für die Viperidae sensu lato typische Giftsystem ist ein hochwertig synapomorpher Merkmalskomplex. Dies spricht für eine strikte Monophylie der Viperidae sensu lato (GROOMBRIDGE 1980).

Die Viperidae sensu lato umfassen vor allem zwei Hauptgruppen, die Crotalinae (Grubenottern, ca. 140 Arten) und die Viperinae (Eigentliche Vipern, ca. 70 Arten). Die Crotalinae sind durch eine einzige Synapomorphie, das Grubenorgan (ein Wärmesinnesorgan), charakterisiert. Für die Viperinae (inklusive *Causus*) konnte trotz einer Vielzahl untersuchter Merkmale bislang keine Synapomorphie gefunden werden (GROOMBRIDGE 1980, ASHE & MARX 1988). Demnach ist bisher kein sicherer Hinweis für die Monophylie der Viperinae vorhanden. LIEM et al. (1971) analysierten die Kopfanatomie der seltenen, monotypischen Gattung *Azemiops* und stellten die Art *A. fae* in eine eigene Unterfamilie, die Azemiopinae. Aufgrund der untersuchten Merkmale wurde

ein früher Abzweig von der Hauptlinie der Viperiden postuliert. Azemiops weist einige abgeleitete Merkmale auf, zeigt aber auch viele ursprüngliche Merkmale, die sowohl bei einigen Arten der Crotalinen als auch der Viperinen zu finden sind. Da die Phylogenie der drei Unterfamilien anhand von Synapomorphien nicht zu ergründen war, wurde deren stammesgeschichtliche Beziehungen als trichotomes Kladogramm dargestellt (siehe auch GROOMBRIDGE 1980).

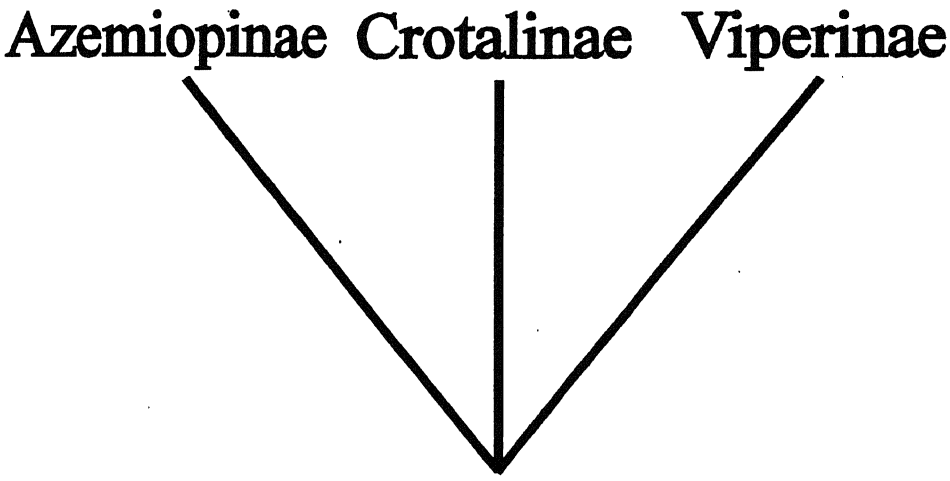


Abb.2. Trichotomes Kladogramm der Unterfamilien der Viperidae nach den Ergebnissen von LIEM et al. 1971 (siehe auch GROOMBRIDGE 1980, S. 26).

Aus den oben genannten Beziehungen ergibt sich folgende Gliederung:

Familie	**Viperidae**
Unterfamilie	Azemiopinae (monotypisch, *Azemiops feae*)
Unterfamilie	Crotalinae (Grubenottern, ca. 140 Arten)
Unterfamilie	Viperinae (Eigentliche Vipern, ca. 70 Arten).

Diese Einteilung wurde auch von weiteren Autoren vertreten (UNDERWOOD 1979, WELCH & HARDING 1980, CADLE 1987, MCDOWELL 1987). KLEMMER (1963), DOWLING & JENNER (1988) und GOLAY et al. (1993) betrachten die Crotaliden und Viperiden als eigenständige Familien und führen *Azemiops* als Unterfamilie der Viperidae.

GROOMBRIDGE (1984) beschrieb einen der Gattung *Causus* eigenen Verlauf der Carotidarterie. Nach ihm zeigen alle Viperinae (hier: sensu strictu) außer der Gattung *Causus* einen Carotidenverlauf, der dem einiger "primitiver" Schlangengruppen entspricht. Die Merkmalsausprägung bei den Viperinae sensu strictu wird von GROOMBRIDGE als Merkmalsreversion

und damit als Autapomorphie gewertet. Dies legt nahe, daß man der Gattung *Causus* auf höherem klassifikatorischem Niveau bis auf weiteres eigenständigen Status zuerkennen sollte und der Carotidaterienverlauf der Viperinae sensu stricto eine Synapomorphie dieser Gruppe ist. CADLE (1992) untersuchte die phylogenetischen Beziehungen der vier Hauptgruppen der Viperidae, nämlich Crotalinae, Viperinae, *Azemiops* und *Causus*, mittels immunologischen Vergleichen der Blutserumalbumine (Abb. 3).

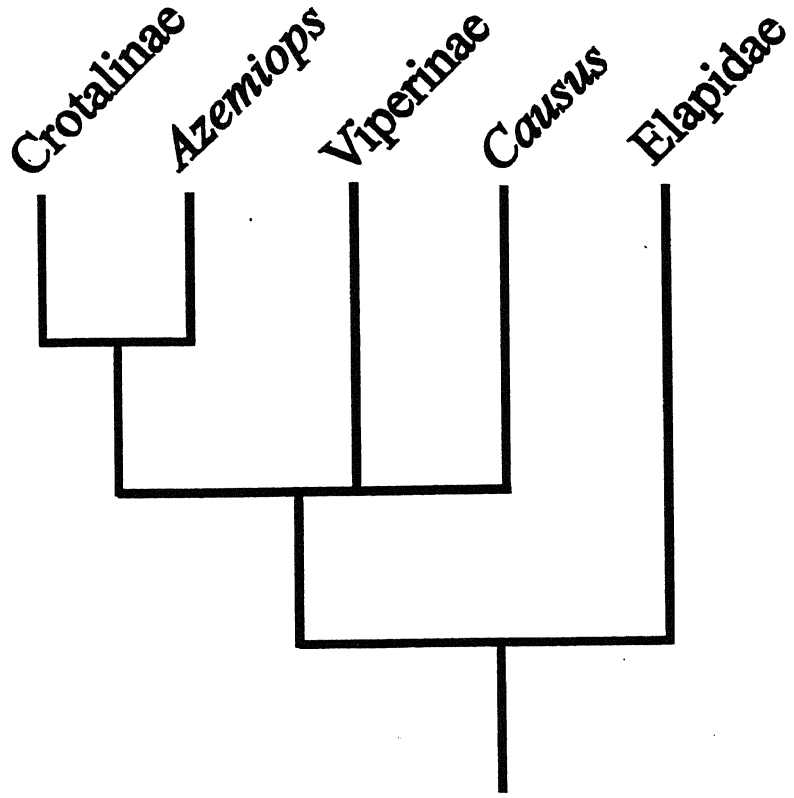


Abb. 3. Dendrogramm der Hauptgruppen der Viperidae, ermittelt durch den immunologischen Vergleich der Serumalbumine ausgewählter Arten (stark vereinfacht nach CADLE 1992). Die untersuchten Arten sind: Crotalinae (*Crotalus enyo*, *Bothrops atrox*), *Azemiops fae*, Viperinae (*Bitis nasicornis*) und *Causus rhombeatus*. Die Elapidae wurden als Außengruppe benutzt. Es wurden Mischantigene und -antiseren ("gepoolte Seren") von bzw. gegen die Albumine sieben verschiedener Elapidengattungen verwendet. Das ungelöste Schwestergruppenverhältnis von *Causus* ist als Trichotomie dargestellt.

Er kam zu dem Ergebnis, daß Crotalinen und *Azemiops* monophyletisch sind. Einige seiner Daten lassen vermuten, daß *Azemiops* sogar eine Position innerhalb der Crotalinae innehaben könnte. Dieses Möglichkeit ist bis dato sehr spekulativ und hätte, falls zutreffend, eine völlige

Neuinterpretation der Evolution des Grubenorgans zur Folge. Dieses Ergebnis läßt die schon von LIEM et al. (1971) gefundenen, den Crotalinen und *Azemiops* gemeinsamen morphologischen Merkmale als synapomorph erscheinen. Gemeinsamkeiten zwischen *Azemiops* und Viperinen müßten demnach als symplesiomorph gedeutet werden.

GROOMBRIDGE (1980) schließt aus seiner kladistischen Analyse, daß *Causus* deutlich von den Viperinae sensu stricto getrennt ist. Er kommt zu dem in Abb. 4 dargestellten Kladogramm.

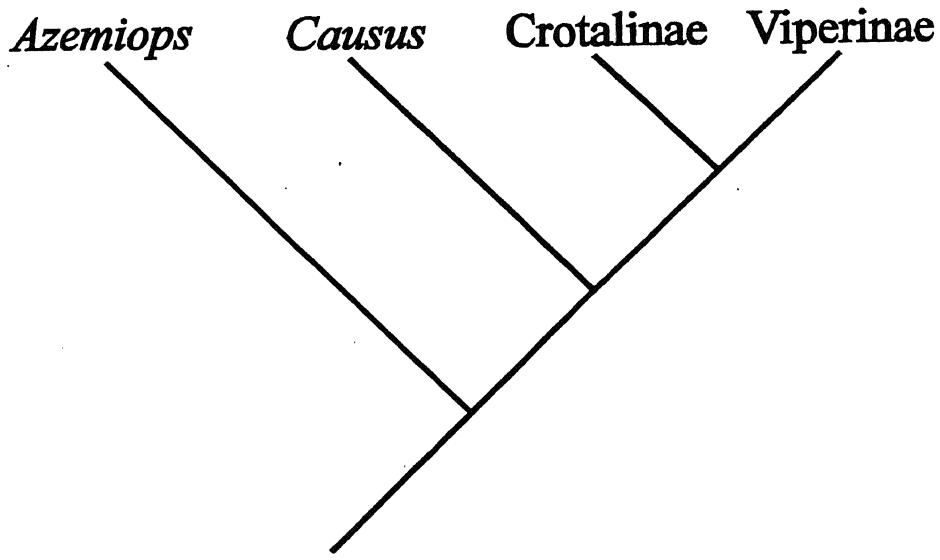


Abb. 4. Kladogramm der Hauptlinien der Viperiden nach GROOMBRIDGE 1980.

Die Positionen von *Azemiops* und *Causus* in Abb. 3 und 4 unterscheiden sich deutlich. Einen anderen Ansatz zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen zwischen Crotalinen (hier *Agkistrodon bilineatus*), *Azemiops* und Viperinen (hier *Vipera ammodytes*) wählten KNIGHT & MINDELL (1993). Sie untersuchten mtDNA-Sequenzen, nämlich die 12S und 16S rRNA-Gene. Die Gattung *Causus* wurde nicht untersucht. Azemiops und die Crotalinen sind nach ihren Ergebnissen wie schon bei CADLE (1992) monophyletisch.

Unter Beachtung aller bisher referierten neuen Arbeiten zur Phylogenie der Viperidae scheint mir die folgende Einteilung den gegenwärtigen Kenntnisstand am besten wiederzugeben:

Familie	**Viperidae**
Unterfamilie	Azemiopinae (monotypisch, *Azemiops feae* nur sehr lokal in Südostasien)
Unterfamilie	Causinae (Krötenottern, 6 Arten nur in Afrika südlich der Sahara)

Unterfamilie Crotalinae (Grubenottern, ca. 140 Arten in Asien, Nord- und Südamerika)

Unterfamilie Viperinae (Eigentliche Vipern, ca. 70 Arten in Afrika, Asien und Europa).

Diese Klassifizierung wurde schon von HOGE & ROMANO-HOGE (1979), allerdings ohne Angabe von Gründen, verwendet.

Es muß beachtet werden, daß die stammesgeschichtlichen Beziehungen der oben genannten Unterfamilien gegenwärtig nur ansatzweise verstanden werden (eine Situation, die auch für die höheren Kategorien der Schlangenkassifikation allgemein zutrifft). Lediglich für Azemiopinae und Crotalinae konnten bis dato engere Beziehungen nachgewiesen werden. Die Monophylie der Viperinae und Crotalinae ist nicht zweifelsfrei begründet. Nur eine einzige Synapomorphie (Verlauf der Carotiden) charakterisiert die Viperinae nach Abtrennung von *Causus* als monophyletische Gruppe. Die einzige für die Crotalinae bekannte Synapomorphie ist das schon oben genannte Grubenorgan, ein Sinnesorgan, das zum Wahrnehmen von Wärmestrahlung dient. Aufgrund der Komplexität dieses Merkmals wurde eine Konvergenz- oder Parallelentwicklung in mehreren Linien ausgeschlossen. Dennoch, ähnliche Wärmesinnesorgane gibt es bereits unabhängig voneinander bei Boas und Pythons.

Zur ökologischen Einnischung der Vipernarten läßt sich bemerken, daß eine große Anzahl unterschiedlichster Habitate besiedelt wird. Die meisten Arten sind terrestrisch, eine nicht unbedeutende Zahl ist arboricol. Rein aquatische Arten gibt es nicht. Die Nahrung besteht in den meisten Fällen aus Wirbeltieren (vorwiegend Amphibien, Reptilien, Vögel und Kleinsäuger). Die größte Artenvielfalt wird in tropischen und subtropischen Gebieten erreicht. Lediglich die Kreuzotter (*Vipera berus*) dringt in Skandinavien bis zum Polarkreis (ca. 70^0 nördlicher Breite) vor, und die Lanzenotter *Bothrops ammodytoides* kommt bis weit nach Patagonien hinein (ca. 50^0 südlicher Breite) vor.

1.1.2. Die afrikanischen Viperngattungen

Die in Afrika vorkommenden Arten der Viperidae gehören ausnahmslos zu den Unterfamilien Viperinae und Causinae. Insgesamt gibt es in Afrika acht Gattungen, von denen vier rein äthiopisch (afrotropisch) verbreitet sind und vier paläarktische Faunenelemente darstellen. Von den Letzteren dringt lediglich *Echis* bis weit in die Äthiopis vor (u.a. in Kenia). Umgekehrt ist *Bitis arietans* als einzige äthiopische Art in Reliktvorkommen im Süden Marokkos und Arabiens zu

finden. In Tab. 1. sind die Gattungen, die Artenzahl und der Verbreitungschwerpunkt nach Faunenregionen dargestellt.

Gattung	Anzahl der afrikanischen Arten	Verbreitung
Adenorhinos	1	äthiopisch
Atheris	9	äthiopisch
Bitis	13[1]	äthiopisch[2]
Causus	6	äthiopisch
Cerastes	2	saharosarabisch
Echis	6[3]	saharosindisch
Macrovipera	3	paläarktisch
Vipera	2	paläarktisch

Tab. 1. In Afrika vorkommende Gattungen der Viperidae nebst afrikanischen Artenzahlen (nach GOLAY et al. 1993) und Verbreitungsschwerpunkt nach Faunenregion. [1] Eine bislang unbeschriebene *Bitis*-Art aus dem Südwesten Äthiopiens (BÖHME,W. & J.B. RASSMUSEN, pers. Mitteilung) ist noch nicht berücksichtigt. [2] *B. arietans* hat ein Reliktvorkommen in der Paläarktis. [3] Die intragenerische Taxonomie von *Echis* ist nach wie vor unbefriedigend bearbeitet. Das gegenwärtige Artenkonzept ist nur als vorläufig zu betrachten.

Die phylogenetischen Beziehungen der in Afrika vorkommenden Gattungen der Viperidae waren mehrmals Gegenstand von Untersuchungen. Diese galten allerdings der Stammesgeschichte und Beziehungen der Viperinae (incl. *Causus* und *Azemiops*). Nur drei monotypische Gattungen der eigentlichen Viperinae sind nicht in Afrika vertreten. Dabei handelt es sich um *Daboia*, *Eristicophis* und *Pseudocerastes*, die alle stammesgeschichtliche Nähe zu *Macrovipera* aufweisen und eindeutig der paläarktischen Gruppe zugehörig sind (MARX & RABB 1965, GROOMBRIDGE 1980, HERRMANN et al. 1992).

MARX & RABB (1965) untersuchten eine Anzahl morphologischer Merkmale und betrachteten auch zoogeographische Aspekte. Die von ihnen erarbeitete Hypothese (Abb. 5.) weist mehrere ungelöste Polytomien auf.

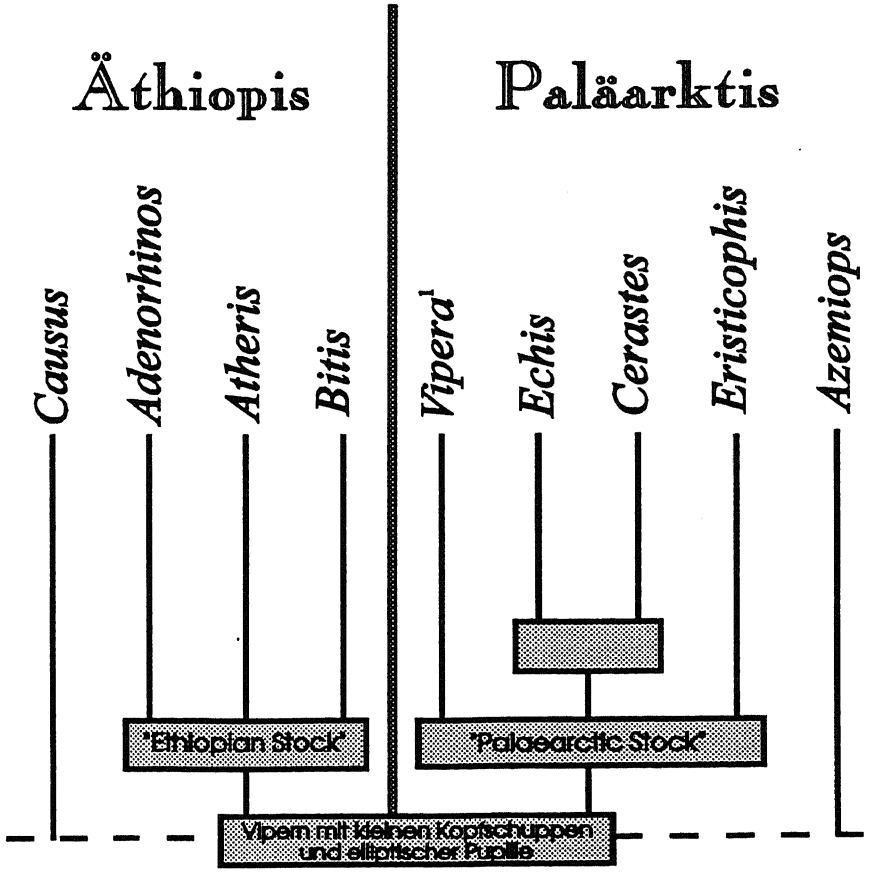


Abb. 5. Hypothetische Phylogenie der Viperinen nach MARX & RABB (1965). [1] *Vipera* hier incl. *Daboia*, *Macrovipera* und *Pseudocerastes*.

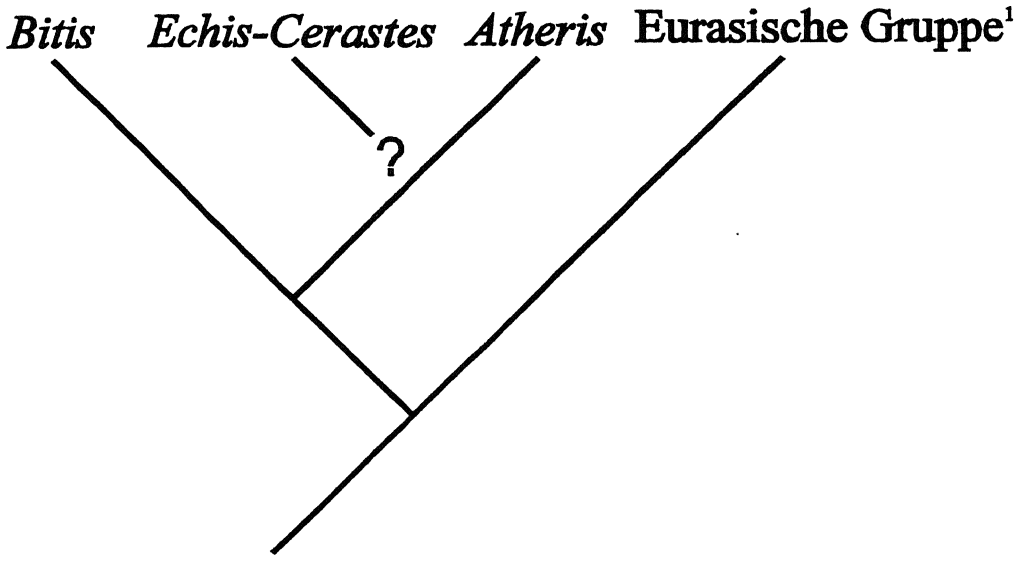


Abb. 6. Hypothese der kladistischen Beziehungen der Hauptlinien der Viperinae nach GROOMBRIDGE (1980). Beachte die unsichere Position der *Echis-Cerastes*-Gruppe. [1] Die eurasische Gruppe besteht aus *Vipera* s.l. (incl. *Daboia*, *Macrovipera*, *Vipera*), *Eristicophis* und *Pseudocerastes*.

Nachfolgend unternahm GROOMBRIDGE (1980) eine kladistische Analyse der Viperinae. Er untersuchte insgesamt 55 morphologische Merkmale und kam zu dem in Abb. 6. dargestellten Ergebnis.

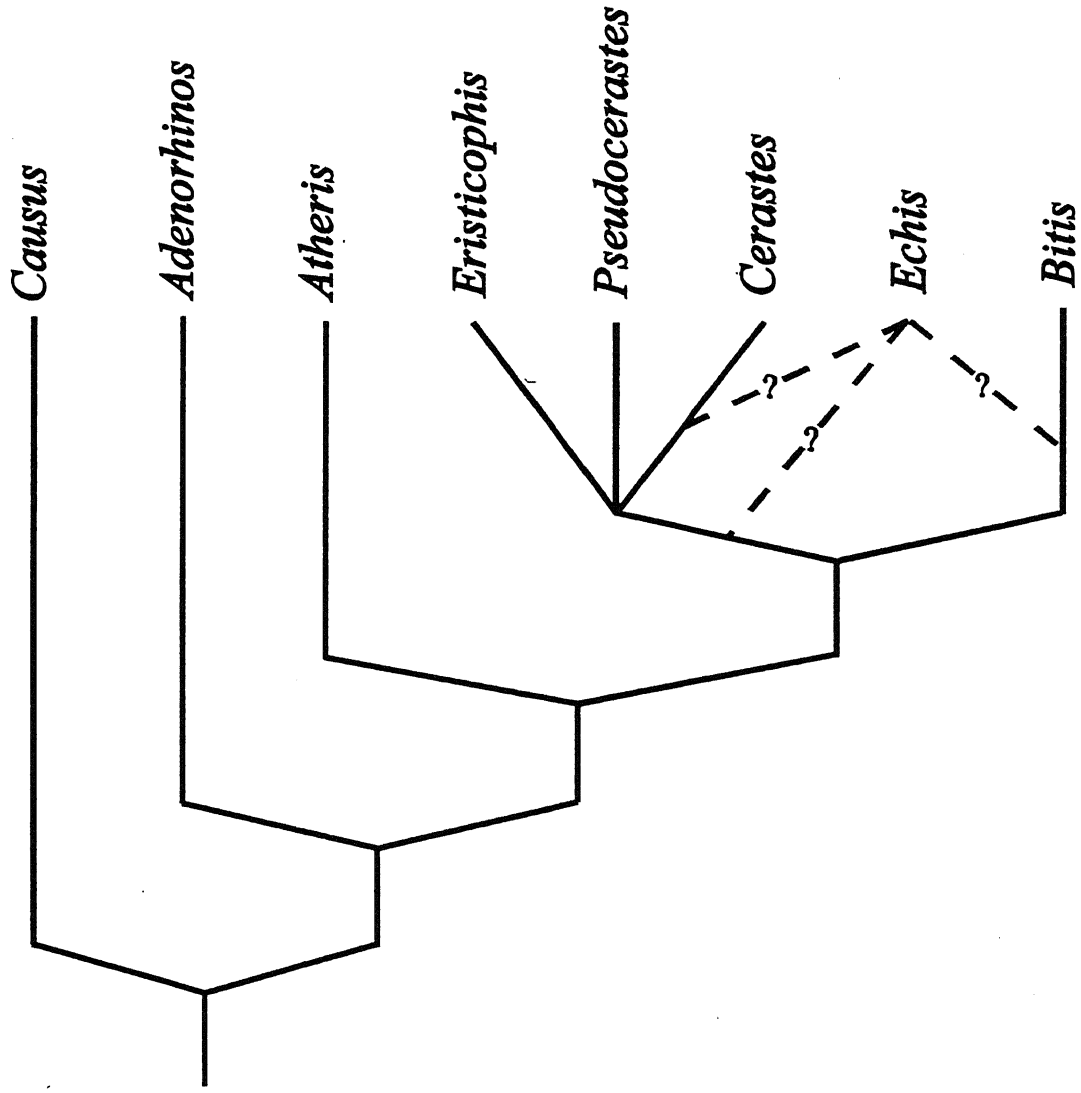


Abb. 7. Vereinfachtes Kladogramm nach ASHE & MARX (1988). Beachte die ungelöste Trichotomie (*Eristicophis*, *Pseudocerastes*, *Cerastes*) und die unsichere Position von *Echis*. Die Gattung *Vipera* s.l. (incl. *Daboia*, *Macrovipera*, *Vipera*) ist aus dem Kladogramm ausgeklammert, weil sie nach der zugrundeliegenden Analyse stark fragmentiert und polyphyletisch ist.

Trotz der großen Zahl untersuchter Merkmale konnte die eindeutige Position der *Echis-Cerastes*-Gruppe nicht ermittelt werden. Obwohl sich GROOMBRIDGE letztlich aufgrund von Merkmalswertungen für das in Abb. 6. dargestellte Verzweigungsmuster entschied, diskutierte er auch verschiedene andere mögliche Hypothesen (siehe diese Arbeit Kapitel 4.).

ASHE & MARX (1988) versuchten erneut eine kladistische Analyse der Viperinae, diesmal unter Betrachtung von insgesamt 66 morphologischen Merkmalen und unter Verwendung eines "kladistischen" Computerprogramms (QTREE). Ihr Dendrogramm ist in Abb. 7. dargestellt.

Die Unterschiedlichkeit der oben dargestellten Ergebnisse verschiedener Analysen und damit der Interpretation der Stammesgeschichte der Viperinae ist beachtlich. Um weiterführende Erkenntnisse zu diesem Fragenkomplex zu erlangen, scheint es ratsam, andere als die in den oben angeführten Arbeiten verwendeten Merkmale zu untersuchen. Diese neuen Merkmale sollten möglichst unabhängig von bisher untersuchten Merkmalskomplexen sein, die ausschließlich aus morphologischen, insbesondere Beschuppungsmerkmalen, anatomischen Merkmalen, Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen etc. bestanden. Somit gibt es zwar verschiedene Hypothesen zur Stammesgeschichte afrikanischer Vipern, leider aber sind diese in ihren Aussagen so unterschiedlich, daß die Situation auf Gattungsniveau nach wie vor als ungeklärt gelten muß. Welche der Hypothesen die bessere Annäherung an die realen Verhältnisse darstellt, wird sich nur durch die Gewinnung neuer Daten und Hinweise entscheiden lassen.

1.1.3. Artenliste afrikanischer Vipern und deren geographische Verbreitung

Nachfolgend soll anhand einer kommentierten Artenliste ein alphabetischer Überblick der heute allgemein akzeptierten Arten und Unterarten gegeben werden. Auf die Angabe einer vollständigen Synonymieliste und von Typusmaterial wird verzichtet. Synonyme werden nur dort genannt, wo es erst in jüngerer Zeit zu Veränderungen kam. Die geographische Verbreitung wird meist nach politischen Einheiten (Staaten) und nicht nach natürlicherweise abgrenzbaren Gebieten angegeben. Um die geographische Einordnung zu präzisieren, werden in einigen Fällen wenige Angaben zum Habitat des betreffenden Taxons gemacht. Die Artenliste folgt in Bereichen der Alpha-Taxonomie der Liste von GOLAY et al. (1993). Die höheren Kategorien (Familie und Unterfamilie) betreffend orientiert sie sich an der in Kapitel 1.1.1. diskutierten Einteilung.

VIPERIDAE GRAY, 1825

CAUSINAE

Causus Wagler, 1830

Verbreitung: Afrika südlich der Sahara.

Habitat: Savannengebiete in der Nähe von Gewässern, ernähren sich vorwiegend von Anuren, terrestrisch.

Typusart: *Causus rhombeatus*

Causus bilineatus Boulenger, 1905

Verbreitung: Angola, nordwestliches Sambia, Zaire (Shaba-Provinz) und Ruanda.

Causus defilippii (Jan, 1863) (Abb. 8.)

Verbreitung: Kenia entlang der Küste bis Tansania, Malawi, Sambia, Simbabwe und Mosambique bis Südafrika (Transvaal und Natal).

Causus lichtensteini (Jan, 1859)

Verbreitung: Kenia und Uganda westlich bis Guinea, südlich bis zum nördlichen Angola und nordwestlichen Sambia.

Habitat: auch in Regenwäldern.

Causus maculatus (Hallowell, 1842)

Synonym: Bei LAURENT (1956) als *Causus rhombeatus maculatus* geführt.

Verbreitung: von Senegal östlich bis Tschad, Zentralafrikanische Republik, westliches Äthiopien, Zaire und Angola.

Habitat: auch in Regenwäldern.

Causus resimus (W.Peters, 1862)

Verbreitung: Nigeria östlich bis Sudan, Somalia, Kenia, Uganda, nordwestliches Tansania, nordöstliches Zaire, Ruanda, Burundi, isolierte Populationen in Angola.

Causus rhombeatus (Lichtenstein, 1823)

Verbreitung: von Südafrika und Angola nördlich bis Sudan und Äthiopien im Osten und Nigeria im Westen.

VIPERINAE

Adenorhinos Marx & Rabb, 1965

Verbreitung: Tansania.
Habitat: Bergregenwälder, terrestrisch.
Typusart: *Adenorhinos barbouri*

Adenorhinos barbouri (Loveridge, 1930)
Synonym: Bei LOVERIDGE (1930) als *Atheris barbouri* geführt.
Verbreitung: zentrales Tansania (Uzungwe- und Ukinga-Gebirge).
Habitat: vielleicht grabend.

Atheris Cope, 1862

Verbreitung: tropisches Afrika.
Habitat: meist arboricol, teilweise montan, Greifschwanz.
Typusart: *Atheris chlorechis*

Atheris ceratophorus Werner, 1895
Verbreitung: Tansania (Usambara- und Uzungwe-Gebirge, vielleicht Uluguru-Gebirge).
Habitat: Montanwälder, arboricol.

Atheris chlorechis (Pel, 1851) (Abb. 9.)
Verbreitung: Guinea-Bissau, Guinea, Sierra Leone, Liberia, Elfenbeinküste, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Gabun und Äquatorial-Guinea.
Habitat: Tieflandregenwälder, arboricol.

Atheris desaixi Ashe, 1968 (Abb. 10.)
Verbreitung: Kenia (Mount Kenya).
Habitat: Bergregenwald, arboricol.

Atheris hindi (Boulenger, 1910)
Synonyme: Bei SCHWARZ (1936) als *Vipera hindei* , bei KRAMER (1961) als *Bitis hindii* geführt.

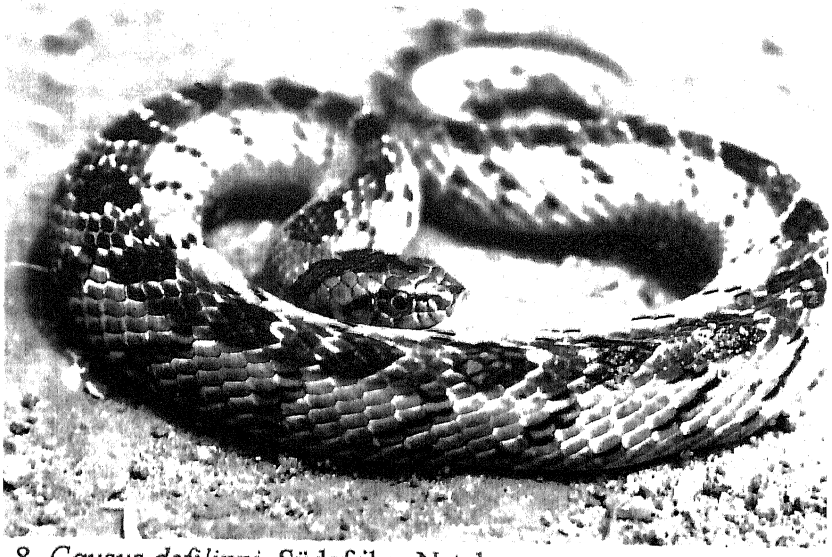


Abb. 8. *Causus defilippi*, Südafrika: Natal.

Abb. 9. *Atheris chlorechis*, Togo.

Abb. 10. *Atheris desaixi*, Kenia: Mt. Kenya.

Verbreitung: Kenia (Kinangop- und Aberdare-Gebirge).
Habitat: montane Moorgebiete und Baumheidezonen oberhalb der Baumgrenze, terrestrisch, kein Greifschwanz.

Atheris hispidus Laurent, 1955 (Abb. 11.)
Synonym: *Atheris squamiger* De Witte 1941 (part.).
Verbreitung: Zaire, südwestliches Uganda und westliches Kenia (Kagamega-Wald).
Habitat: Regenwälder, arboricol.

Atheris katangensis De Witte, 1953
Verbreitung: Zaire (Shaba-Provinz).
Habitat: Bergwälder, arboricol.

Atheris nitschei Tornier, 1902 (Abb. 12.)
Verbreitung: östliches Zentralafrika.
Habitat: montane Regenwälder und Feuchtgebiete, arboreal.
Atheris nitschei nitschei Tornier, 1902
Synonym: Bei BOULENGER (1906) als *Atheris woosnami* geführt.
Verbreitung: Uganda, westliches Tansania, Ruanda, Burundi, Zaire (Kivu- und Shaba-Provinzen).
Atheris nitschei rungweensis Bogert 1940
Verbreitung: südwestliches Tansania (Rungwe-Gebirge), nordöstliches Sambia und nördliches Malawi.

Atheris squamiger (Hallowell, 1854) (Abb. 13.)
Verbreitung: tropisches Afrika
Habitat: Wälder verschiedener Höhenstufen, arboricol.
Atheris squamiger squamiger (Hallowell, 1854)
Verbreitung: Ghana bis Kamerun, Zaire, Uganda, westliches Kenia und Angola.
Atheris squamiger anisolepis Mocquard, 1887
Verbreitung: südlicher Kongo bis nördliches Angola.
Atheris squamiger robustus Laurent, 1956
Verbreitung: Zaire (Ituri-Wald in der Provinz Orientale).

Abb. 11.
Atheris hispidus
Kenia: Kagamega.

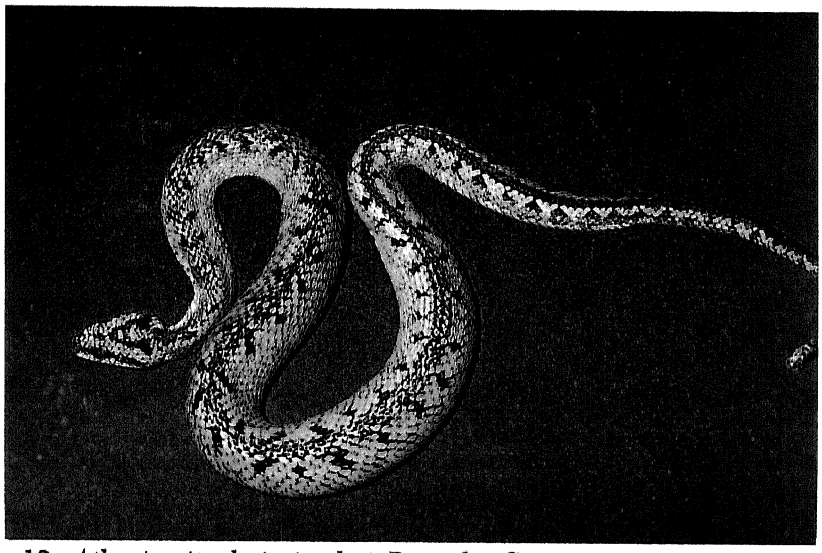


Abb. 12. *Atheris nitschei nitschei*, Ruanda: Cyangugu.

Abb. 10.
Atheris squamiger squamiger
Kenia: Kagamega.

Atheris superciliaris (W. Peters, 1854) (Abb. 14.)

Synonyme: Bei PETERS (1854) als *Vipera superciliaris* , bei KRAMER (1961) als *Bitis superciliaris* geführt.

Verbreitung: Mosambik, Malawi und südliches Tansania.

Habitat: Feuchtgebiete, terrestrisch, kein Greifschwanz.

Bitis Gray, 1842

Verbreitung: Afrika und südliches Arabien.

Habitat: von extremen Sandwüsten bis tropischen Regenwäldern, terrestrisch.

Typusart: *Bitis arietans*

Bitis arietans (Merrem, 1820)

Verbreitung: Afrika und südliches Arabien.

Habitat: meist in semiariden Gebieten, sehr anpassungsfähig.

Bitis arietans arietans (Merrem, 1820)

Verbreitung: Von Südafrika nördlich bis zum Sudan und Äthiopien im Osten und Marokko im Westen, auch südwestliches Arabien.

Bitis arietans somalica Parker, 1949

Verbreitung: Somalia, südöstliches Äthiopien und nordöstliches Kenia.

Bitis atropos (Linnaeus, 1758) (Abb. 15.)

Synonyme: Bei FITZSIMONS (1959) als *Bitis atropos unicolor*, bei GANS (1978) als *Bitis atropoides* geführt.

Verbreitung: Südafrika, Lesotho, Swaziland, Simbabwe.

Habitat: mehrere isolierte Populationen, die vorwiegend Bergwiesen bewohnen; die Population in der Kap-Provinz ist auch auf Meereshöhe verbreitet und lebt dort in typischer Fynbos-Vegetation.

Bitis caudalis (A. Smith, 1849) (Abb. 16. bis 18.)

Verbreitung: Namibia und südliches Angola östlich bis Südafrika, Botswana und südliches Simbabwe.

Habitat: aride und semiaride Gebiete, isolierte Population in den Magaliesbergen nahe Pretoria.

Abb. 14. *Atheris superciliaris*, Malawi: nahe Malawisee (Photo: U. Joger).

Abb. 15. *Bitis atropos*, Südafrika: Drakensberge, zwei Farbphasen einer Population.

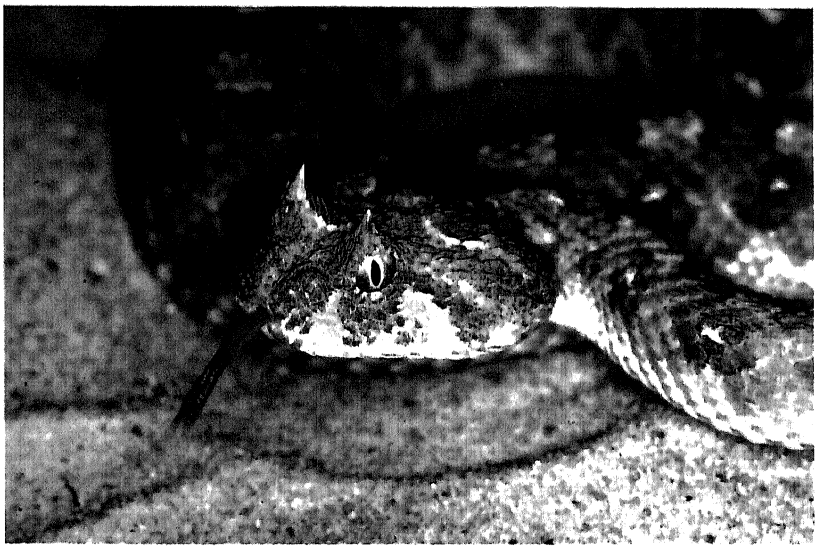


Abb. 16. *Bitis caudalis*, Südafrika: Kapprovinz.

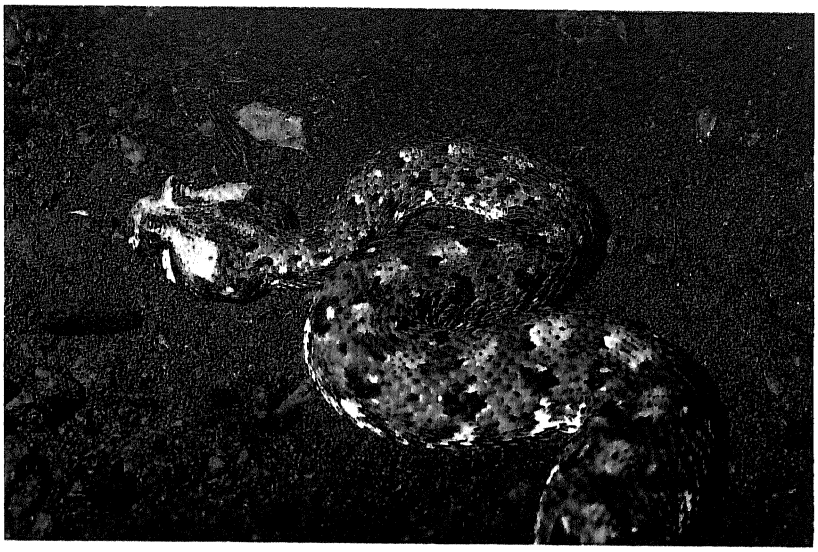


Abb. 17. *Bitis caudalis*, Namibia: Aus.

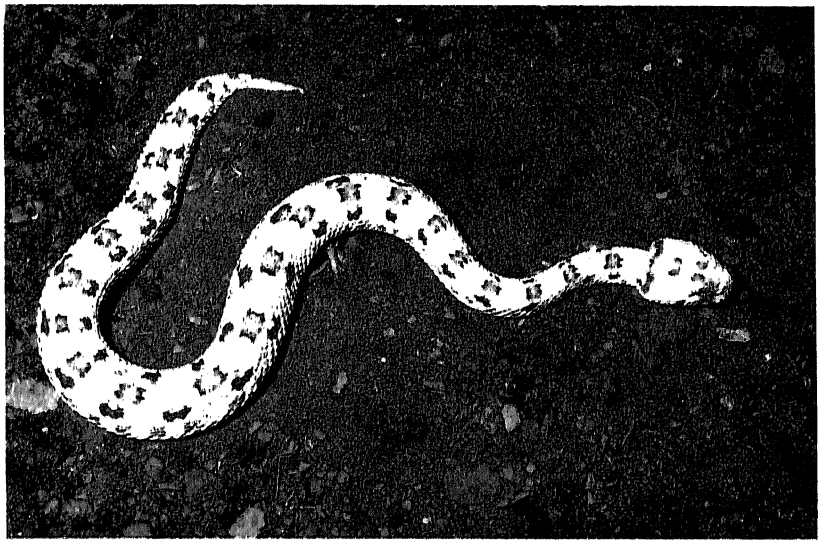


Abb. 18. *Bitis caudalis*, Namibia: Swakopmund.

Abb. 19. *Bitis cornuta cornuta*, Namibia: Lüderitz.

Bitis cornuta (Daudin, 1803) (Abb. 19.)
Verbreitung: südliches Namibia und Südafrika (Kap-Provinz).
Habitat: aride und semiaride Gebiete, oft mit Strauch- oder Buschvegetation.
Bitis cornuta cornuta (Daudin, 1803)
Verbreitung: südliches Namibia und Südafrika (westliche Kap-Provinz).
Bitis cornuta albanica Hewitt, 1937
Verbreitung: Südafrika (südliche Kap-Provinz).

Bitis gabonica (Dumeril, Bibron & Dumeril, 1854) (Abb. 20.)
Verbreitung: tropisches Afrika im Osten bis Südafrika (Zululand).
Habitat: Wälder.
Bitis gabonica gabonica (Dumeril, Bibron & Dumeril, 1854)
Verbreitung: südliches Nigeria, südlicher Sudan, Uganda, Tansania, Gabun, Kamerun, Kongo, Zentralafrikanische Republik, Zaire, Angola, Sambia, Malawi, östliches Simbabwe, Mosambik und Südafrika (Zululand).
Bitis gabonica rhinoceros (Schlegel, 1855)
Verbreitung: Guinea, Guinea-Bissau, Liberia, Sierra Leone, Elfenbeinküste, Ghana und Togo.

Bitis heraldica (Bocage, 1889)
Verbreitung: zentrales Angola.
Habitat: Grasland in colliner Landschaft.

Bitis inornata (A. Smith, 1838)
Verbreitung: Südafrika (Kap-Provinz).
Habitat: montane Stein- und Felsgebiete, lediglich zwei isolierte Vorkommen.

Bitis nasicornis (Shaw, 1802) (Abb. 21.)
Verbreitung: südlicher Sudan, westliches Kenia, Uganda westlich über Zaire und Angola bis Guinea.
Habitat: feuchte Wälder, vorwiegend primärer und sekundärer Regenwald, auch Galeriewälder.

Bitis parviocula Böhme, 1977
Verbreitung: südwestliches Äthiopien.
Habitat: Regenwald.

Abb. 20. *Bitis gabonica gabonica*, Zaire: Kivu, Irangi.

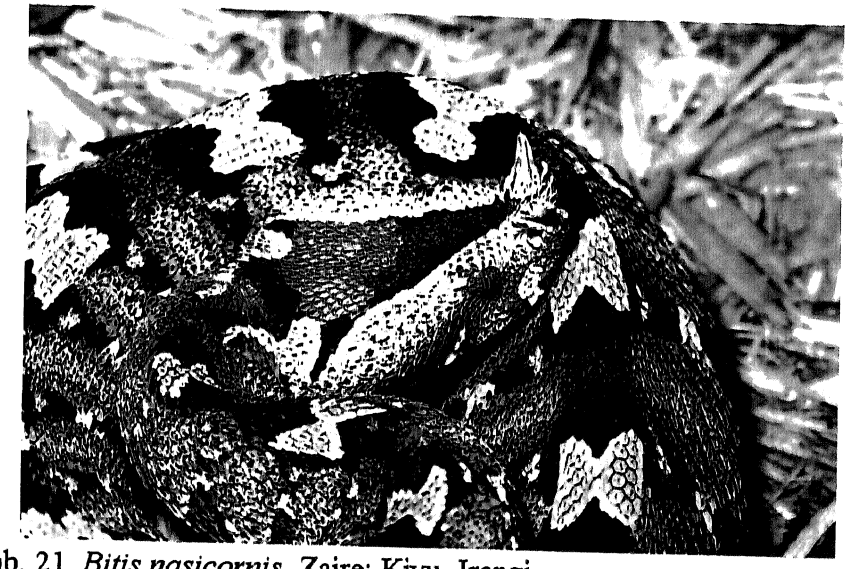


Abb. 21. *Bitis nasicornis*, Zaire: Kivu, Irangi.

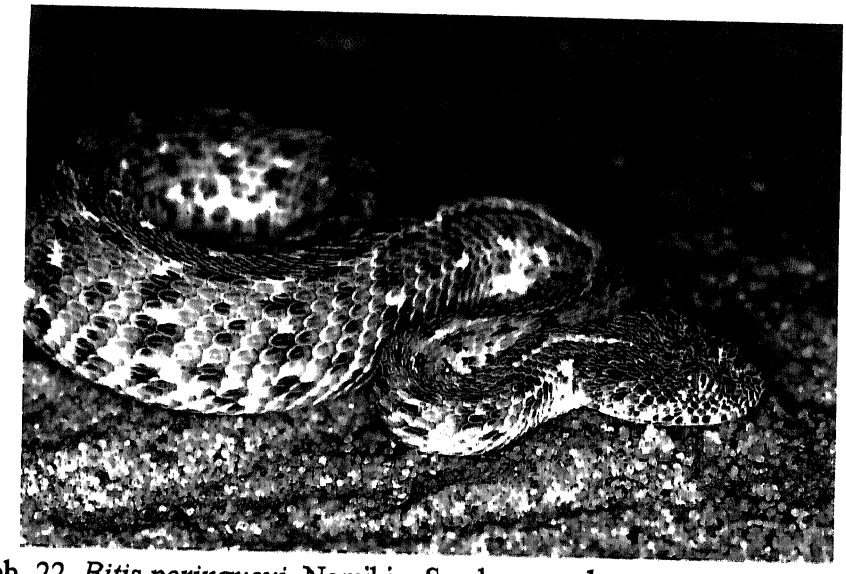


Abb. 22. *Bitis peringueyi*, Namibia: Swakopmund.

Bitis peringueyi (Boulenger, 1888) (Abb. 22.)
Verbreitung: Namibia und südliches Angola (Namib).
Habitat: nur in Sanddünenfeldern.

Bitis schneideri (Boettger, 1886) (Abb. 23.)
Synonyme: Bei BOULENGER (1896) als *Bitis caudalis* , bei FITZSIMONS (1950) als *Bitis peringueyi* und bei FITZSIMONS (1962) als *Bitis paucisquamata* geführt.
Verbreitung: südliches Namibia und nordwestliches Südafrika (Kap-Provinz).
Habitat: südliche Übergangsgebiete der Namib, in Küstennähe.

Bitis worthingtoni Parker, 1932
Verbreitung: Hochland Kenias (Lake Naivasha).
Habitat: lichter Trockenwald.

Bitis xeropaga Haacke, 1975 (Abb. 24.)
Verbreitung: südliches Namibia und nordwestliches Südafrika (Kap-Provinz).
Habitat: steinige Hügel mit sehr spärlicher Vegetation in ariden Gebieten.

Cerastes Laurenti, 1768

Verbreitung: nördliches Afrika über Arabien bis Irak.
Habitat: aride Gebiete, Sandwüsten.
Typusart: *Cerastes cerastes*

Cerastes cerastes (Linnaeus, 1758) (Abb. 25.)
Verbreitung: Ägypten, Sudan, Libyen, Tunesien, Algerien, Marokko, Sahrawi-Republik, Mauretanien, Mali, Niger, Tschad, ganz Arabien bis Irak, Israel.
Habitat: Sahara und Übergangsgebiete, Wüsten und Halbwüsten.

Cerastes vipera (Linnaeus, 1758) (Abb. 26.)
Verbreitung: Ägypten, Libyen, Tunesien, Algerien, Marokko, Sahrawi-Republik, Mauretanien, Mali, Niger und Israel (Negev).
Habitat: Sandwüste, Dünen.

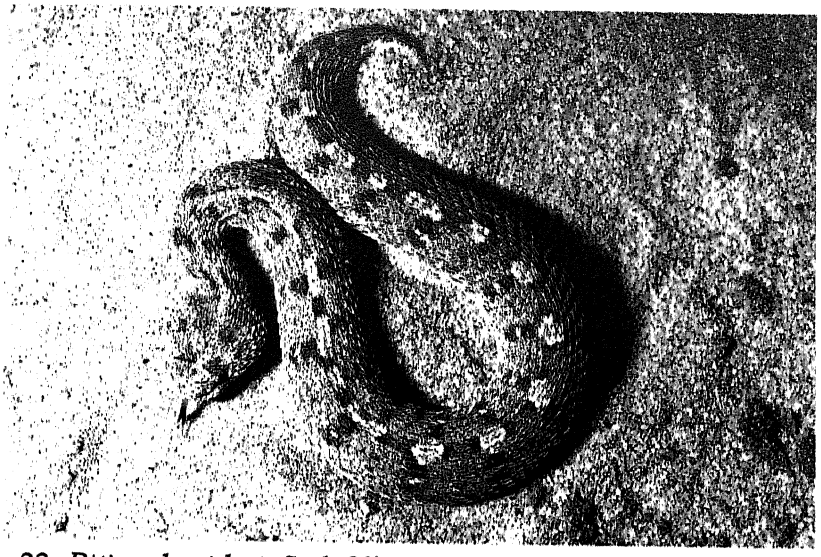


Abb. 23. *Bitis schneideri*, Südafrika: Kapprovinz, Kleinsee.

Abb. 24. *Bitis xeropaga*, Südafrika: Kapprovinz, Aggenys.

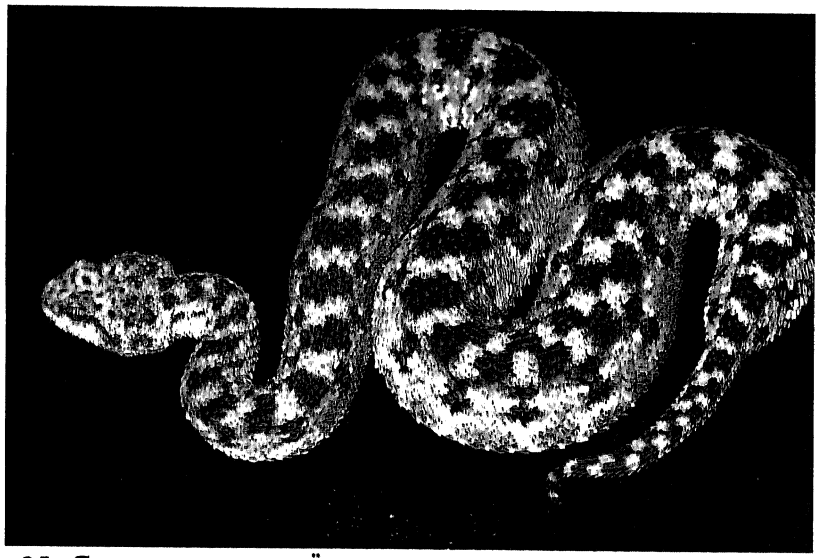


Abb. 25. *Cerastes cerastes*, Ägypten: Sinai.

Echis Merrem, 1820

Verbreitung: Afrika nördlich des Äquators, östlich über Arabien und Iran bis Usbekistan, Afghanistan, Indien und Sri Lanka.
Habitate: semiaride und aride Gebiete.
Typusart: *Echis carinatus* (Abb. 27.)

Echis coloratus Günther, 1878
Synonyme: Bei BOULENGER (1896) als *Echis froenatus* , bei CHERLIN 1990 als*Echis arenicola arenicola* geführt.
Verbreitung: östliches Ägypten und Arabien (Sokotra?).
Habitate: Halbwüsten.

Echis hughesi Cherlin, 1990
Verbreitung: Somalia (nördlich Migiurtinia in der Nähe von Meledin).

Echis jogeri Cherlin, 1990
Verbreitung: westliches und zentrales Mali.

Echis leucogaster Roman, 1972
Synonym: Bei CHERLIN (1990) als *Echis arenicola leucogaster* geführt.
Verbreitung: Mauretanien, südliches Algerien (Hoggar), Burkina-Faso, Niger, Nigeria, Mali.
Habitat: Halbwüsten der Sahel-Zone.

Echis ocellatus Stemmler, 1970
Verbreitung: Mauretanien, Senegal, Nigeria, Tschad, Mali, Elfenbeinküste, Burkina Faso, Ghana, Niger, Togo, Benin, Kamerun, Zentralafrikanische Republik.
Habitat: Trockensavanne.

Echis pyramidum (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827)
Verbreitung: nordöstliches Afrika von Algerien bis nördliches Kenia, auch südwestliches Arabien.
Habitat: aride und semiaride Gebiete.
Echis pyramidum pyramidum (Geoffroy Saint-Hilaire, 1827)
Synonyme: Bei CHERLIN (1990) als *Echis khosatzkii*, *Echis pyramidum lucidus*, *Echis varia varia*, *Echis varia borkini und Echis varia darevskii* geführt.
Verbreitung: Somalia, Äthiopien, Eritrea, Sudan, Ägypten, Libyen, Algerien, Tunesien und süd-

westliches Arabien.

Echis pyramidum aliaborri Drewes & Sacherer, 1974

Synonym: Bei CHERLIN (1990) als *Echis varia aliaborri* geführt.

Verbreitung: nördliches Kenia (Wajir Distrikt).

Echis pyramidum leakeyi Stemmler & Sochurek, 1969

Synonym: Bei HUGHES (1983) als *Echis leakeyi* geführt.

Verbreitung: nordwestliches Kenia.

Macrovipera T. Reuss, 1927

Synonyme: Bei KLEMMER (1963) als *Vipera* , bei OBST (1983) als *Daboia* geführt.

Verbreitung: nordwestliches Afrika (Marokko, Algerien, Tunesien, Libyen), Naher Osten (Griechenland, Türkei, Syrien, Irak, Iran), mittleres Asien (Aserbeidschan, Turkmenistan, Kirgisien, Kasachstan, Tadschikistan, Afghanistan, Pakistan, Indien (Kaschmir)).

Habitat: meist semiaride Gebiete mit vorwiegend mediterranem oder kontinentalem Klima.

Typusart: *Macrovipera lebetina*

Macrovipera deserti (J. Anderson, 1892)

Verbreitung: Algerien (südlich des Atlas-Gebirges), Tunesien und Libyen.

Habitate: Halbwüstengebiete.

Macrovipera lebetina (Linnaeus, 1758)

Verbreitung: nördliches Algerien, Tunesien, Naher Osten, mittleres Asien.

Habitate: Trockengebiete mediterraner und kontinentaler Prägung.

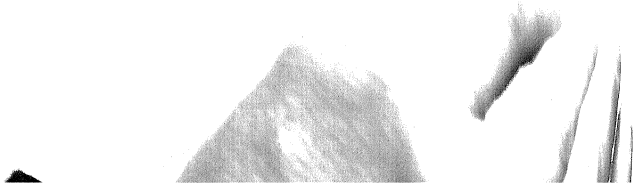
In Afrika nur: *Macrovipera lebetina transmediterranea* (Nilson & Andrén, 1988)

Verbreitung: nördliches Algerien (Algiers und Djebel Murdjado, nahe Oran) und Tunesien (Tunis?).

Macrovipera mauritanica (A.M.C. Dumeril & Bibron in Guichenot, 1848) (Abb. 28.)

Verbreitung: Marokko, Algerien und Tunesien nördlich des Atlas-Gebirges.

Habitat: Gebirge mit mediterranem Klima.



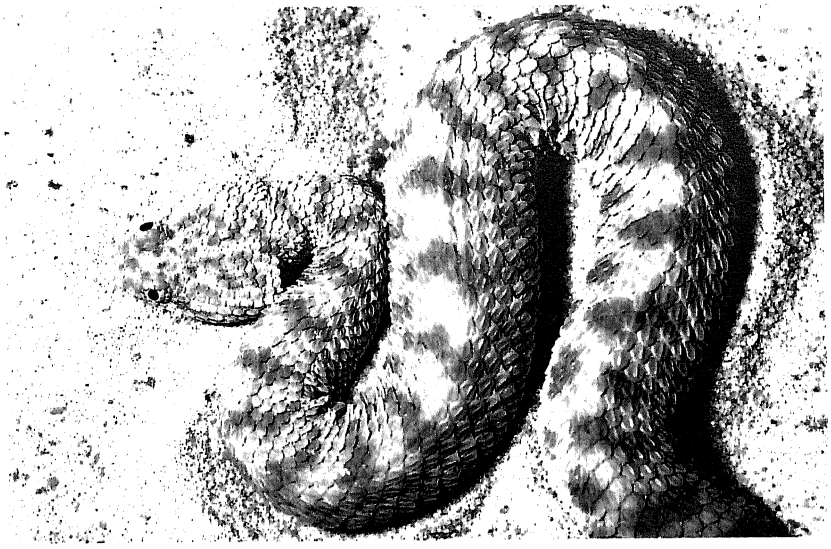


Abb. 26. *Cerastes vipera*, Marokko: Erfoud.

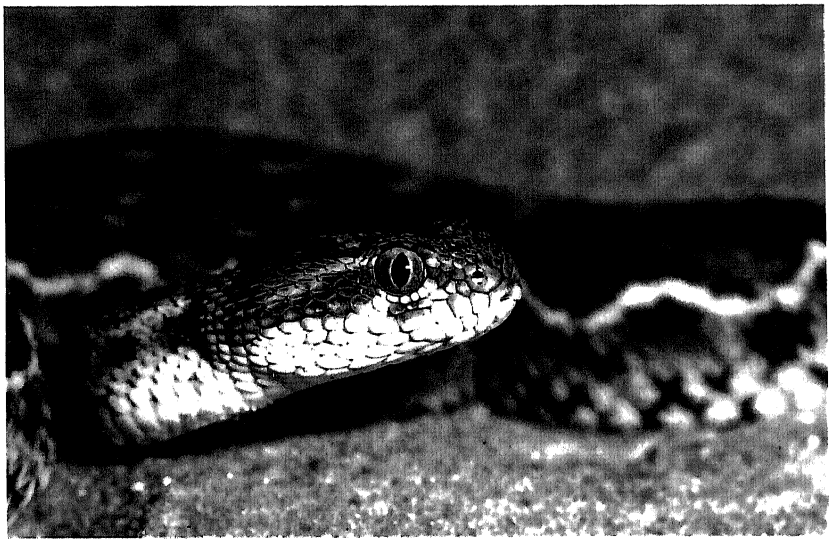


Abb. 27. *Echis* cf. *carinatus*

Abb. 28. *Macrovipera mauritanica*, Marokko (Photo: G. Nilson).

Vipera Laurenti, 1768

Verbreitung: Europa und nördliches Asien bis Sachalin, nordwestliches Afrika (Marokko, Algerien und Tunesien), südlich bis Libanon, nördlichem Iran, nördlichem Korea.
Habitat: sehr unterschiedlich von Küstennähe bis Hochgebirge.
Typusart: *Vipera aspis*

Vipera latastei Bosca, 1878
Verbreitung: Portugal, Spanien, Marokko, Algerien, Tunesien.
Habitat: mediterrane Trockengebiete.
In Afrika nur: *Vipera latastei gaditana* Saint Girons, 1977
Verbreitung: zentrales Portugal, südwestliches Spanien, nördliches und zentrales Marokko, nördliches Algerien und nördliches Tunesien.

Vipera monticola Saint Girons, 1953
Synonym: Bei KLEMMER (1963) *Vipera latastei monticola*
Verbreitung: Marokko (Hoher Atlas).
Habitat: Hochgebirgswiesen und Geröllfelder in der Nähe des Djebel Toubkal.

1.1.4. Historischer Überblick über die Taxonomie der Arten

Einige Arten der in dieser Arbeit behandelten Vipern waren schon Linné bekannt (*Coluber atropos, Coluber cerastes, Coluber vipera, Coluber lebetinus* Linnaeus, 1758).

Weitere Arten wurden besonders während der Phase intensiver Kolonialisierung in Afrika entdeckt und beschrieben. Dies geschah aufgrund von Aufsammlungen in den Kolonialgebieten, aber auch während der Durchführung von Expeditionen, die zur Erkundung bislang unerschlossener Gebiete unternommen wurden. Diese Arbeiten waren meist faunistisch orientiert. Wichtige Beispiele sind in Tabelle 2. genannt.

Einige Arten wurden auch noch in jüngerer Zeit beschrieben. Genannt sei hier zum Beispiel *Atheris desaixi*, der 1968 von ASHE vom Mount Kenia beschrieben wurde. Diese Art kommt nur in einem recht abgelegenen und eng umgrenzten Gebiet vor, was ihre späte Entdeckung erklärt.

Tabelle 2. Liste einiger Arten, die während oder in Folge der Kolonialisierung Afrikas beschrieben wurden. Die Arten sind mit den in der Originalbeschreibung verwandten Namen aufgeführt. Sofern sie heute nicht mehr für die betreffende Form verwandet werden, stehen sie in Anführungszeichen.

Art	**Autor und Jahr**	**behandeltes Gebiet**
"Atheris" barbouri	LOVERIDGE 1930	"Tanganyika Territory"
Atheris ceratophorus	WERNER 1895	Usambara, Deutschostafrika
Atheris katangensis	DE WITTE 1953	l'Upemba, Belgischer Kongo
Atheris nitschei	TORNIER 1902	Deutschostafrika
"Vipera" superciliaris	PETERS 1854	Mosambik
"Vipera" schneideri	BOETTGER 1886	(Deutsch-) Südwestafrika
Bitis worthingtoni	PARKER 1932	ostafrikanische Seen
Causus bilineatus	BOULENGER 1905	Angola
Causus resimus	PETERS 1862	Sennar, Sudan
"Vipera lebetina var.*" deserti*	ANDERSON 1892	"Barbary", Tunesien?
"Echidna" mauritanica	DUMERIL & BIBRON 1848	Algerien

Ähnliches gilt für *Bitis parviocula*, eine erst 1977 von BÖHME anhand eines einzigen (überfahrenen!) Exemplars beschriebene "Groß-*Bitis*". Daß diese eigentlich sehr auffällige Art erst so spät entdeckt wurde, läßt sich nur durch die Entlegenheit der Terra typica und lange währende Unruhen in dieser Region des südwestlichen Äthiopiens erklären. Spektakulär ist die Existenz einer weiteren, bisher unbeschriebenen "Groß-*Bitis*", im gleichen Gebiet, bei der es sich sehr wahrscheinlich ebenfalls um eine "gute" Art handelt (BÖHME, pers. Mitt.).

Weiterhin ist die von HAACKE 1975 beschriebene *Bitis xeropaga* zu nennen. Hier ist allerdings nicht vorrangig die Verbreitung derselben für die späte Beschreibung der Art verantwortlich. Vielmehr wurden *xeropaga*-Exemplare früher häufig mit *Bitis caudalis* verwechselt und eben als *caudalis* betrachtet.

In der Gattung *Echis* sind durch die Revision CHERLINs (1990) mehrere neue Arten beschrieben. Es scheint typisch für die Gattung *Echis* zu sein, daß sich ihre Formen aufgrund morphologischer Merkmale nur schwer voneinander abgrenzen lassen.. Dies verhinderte lange Zeit die befriedigende systematische Bearbeitung dieser Gattung, und auch nach CHERLINs Revision ist immer noch mit einer gewissen Dynamik auf intragenerischem Niveau zu rechnen.

Systematische Arbeiten, die sich mit den Beziehungen der afrikanischen Vipern oder den Viperidae sensu stricto insgesamt beschäftigten, gab es nur wenige.
Zunächst ist die Arbeit von MARX & RABB (1965) zu nennen. Diese Arbeit kann als erster Versuch gewertet werden, die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Viperidae zu ergründen. 1980 unternahm dann GROOMBRIDGE im Rahmen einer Promotionsarbeit eine sehr umfassende und detaillierte streng kladistische Analyse der Viperidae sensu stricto auf Artniveau (siehe Abb 29. und Abb. 30. für seine Verwandtschaftshypothesen der Gattungen *Bitis* und *Atheris*). Diese Arbeit wurde leider nie vollständig publiziert.

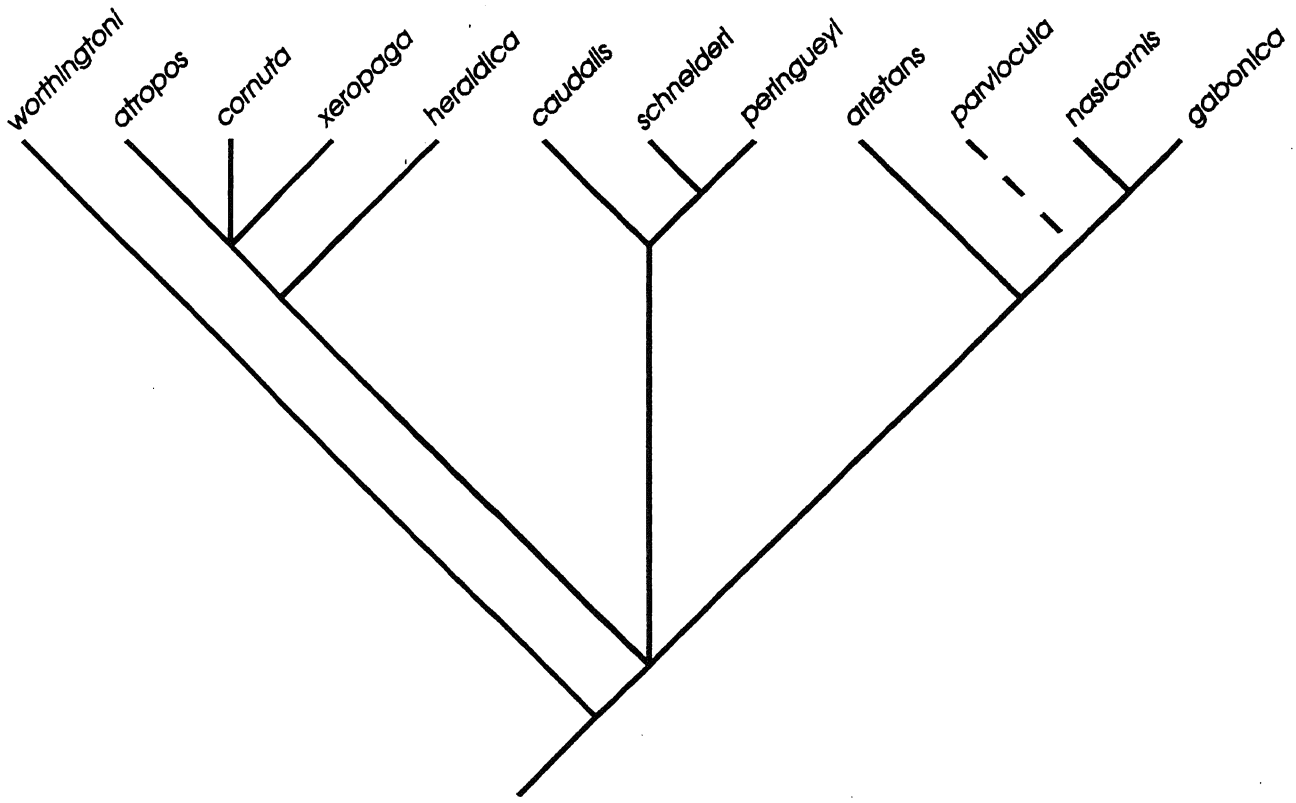


Abb. 29. Verwandtschaftshypothese der Arten in der Gattung *Bitis* nach einer kladistischen Analyse von GROOMBRIDGE (1980).

Nur so ist es zu erklären, daß MARX et al. (1988) und ASHE & MARX (1988) diese Arbeit nicht berücksichtigen und bei ihrer ebenfalls sehr umfangreichen Untersuchung der Viperidae mit insgesamt 66 vorwiegend morphologischen Merkmalen zu einer in vielen Teilen sehr differenten Interpretation der Phylogenie dieser Schlangengruppe gelangen.

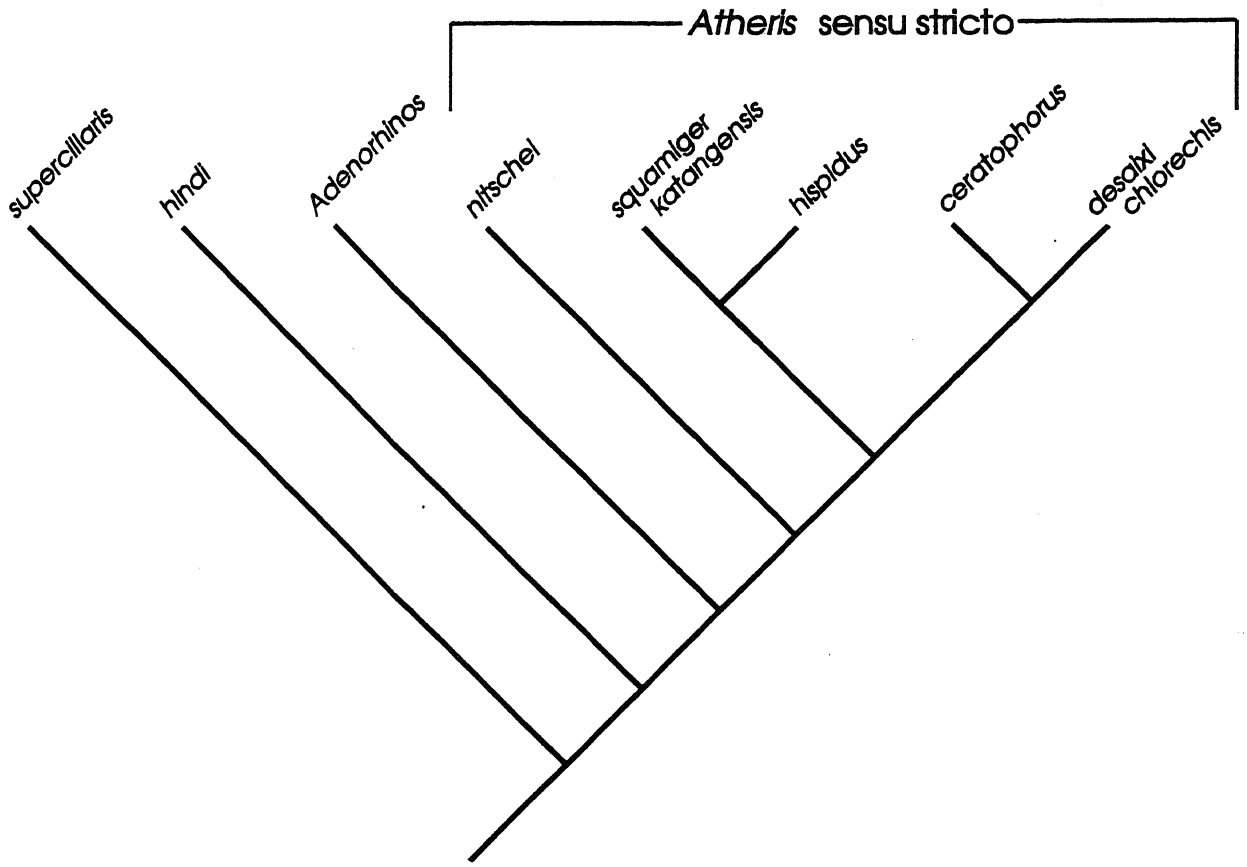


Abb. 30. Verwandtschaftshypothese der Arten in der Gattung *Atheris* sensu stricto und *Adenorhinos* nach einer kladistischen Analyse von GROOMBRIDGE (1980). Die Arten *superciliaris* und *hindi* wurden von ihm unter der Gattungsbezeichnung *"Atheris"* geführt. Die arboricolen Arten nennt er *Atheris* sensu str..

1.2. Methodik

1.2.1. Molekulare Systematik

Allgemein wurden bis in die sechziger Jahre dieses Jahrhunderts vorwiegend morphologische und zum Teil verhaltenskundliche Methoden zur Untersuchung der Systematik und Phylogenie einzelner Tiergruppen herangezogen. Dies geschieht auch heute noch, allerdings mit immer weiter entwickelten Methoden und Möglichkeiten. Besonders der Einsatz von Computern hat die Analyse der vorwiegend morphologischen Daten stark verändert.

Der Einsatz molekularer Methoden begann bereits um die Jahrhundertwende. NUTTALL veröffentlichte 1904 erste Ergebnisse vergleichender Immunologie. Immunologische Techniken begannen zwischen 1960 und 1970 wirklich populär zu werden. Besonders der immunologische Vergleich von Serumalbuminen wurde häufig durchgeführt. Dieses Protein erwies sich als besonders geeignet, um Fragen auf Gattungs- und Untergattungsniveau zu ergründen. In der Herpetologie wurden solche immunologischen Serumalbuminvergleiche vor allem von MAXSON et al. (1975, 1979, 1982, 1984) vorwiegend mit Anuren und CADLE (1982, 1984, 1988) vorwiegend mit Schlangen durchgeführt. Beide verwandten die Mikrokomplementfixierung (MCF) als immunologische Methode. Etwas verschieden davon ist die von JOGER (1984, 1985, 1986, 1990) eingesetzte Methode des Präzipitintests, der mit verschiedenen Reptiliengruppen wie zum Beispiel Geckos und Agamen arbeitete. Das untersuchte Serumalbumin ist relativ groß, kommt bei gesunden Tieren in entsprechender Menge im Blutserum vor und ist leicht zu gewinnen und zu isolieren. Außerdem hat es genau den Auflösungsbereich (das heißt eine Aminosäuresubstitutionsrate) der zu Fragen der Art- und Gattungssystematik bei Vertebraten wichtig ist.

Neben den immunologischen Methoden gewann aber auch die Isoenzymelektrophorese an großer Bedeutung. Hier werden Proteine elektrophoretisch getrennt und spezifisch gefärbt. Diese Methode war und ist vielleicht die am weitesten verbreitete molekulare Methode in der Systematik (HILLIS & MORITZ 1990). Zu nennen ist auch die Verwendung von cytogenetischen oder karyologischen Methoden. Bei diesen Methoden geht es um Chromosomen des Metaphasekerns, die auf Morphologie und Anzahl und auch durch spezifisches Färben ("banding"-Techniken) oder durch Hybridisierung mit spezifischen DNA-Sonden untersucht werden. Diese Techniken erlauben die Abgrenzung diskreter Merkmale.

In jüngerer Zeit gewinnen besonders die Methoden an Bedeutung, die Nukleinsäurenvergleiche ermöglichen. Hier sind drei Methoden von besonderer Bedeutung, nämlich die Restriktionsenzymanalyse, die DNA-DNA-Hybridisierung und die DNA- und RNA-Sequenzierung.

Bei der Restriktionsenzymanalyse werden meist DNA-Stücke durch spezifische Restriktionsenzyme an bestimmten Stellen, die durch eine spezifische Sequenz charakterisiert sind, in kleinere Stücke "zerschnitten". Diese werden elektrophoretisch getrennt und ergeben je nach Länge der jeweiligen Teilstücke spezifische Muster im Elektrophoresegel.

Bei der DNA-DNA-Hybridisierung wird, stark vereinfacht ausgedrückt, die gesamte genomische DNA mit Ausnahme der repetitiven Sequenzen verglichen. Komplementäre DNA-Stränge zweier Arten werden hier hybridisiert und anschließend durch langsames Erhitzen wieder getrennt

("geschmolzen"). Die Energie, die notwendig ist, diese Stränge wieder zu trennen, ist direkt abhängig von der Anzahl der Nukleotidbasenpaarungen, also der Übereinstimmung der beiden Sequenzen.

Die dritte Methode, die DNA-Sequenzierung, kann als die aussagekräftigste aller molekularen Methoden in der Systematik betrachtet werden. Bei dieser Methode werden Gene der nuklearen DNA (nDNA) oder der mitochondrialen DNA (mtDNA) sequenziert. Besonders häufig wird die Sequenz des Cytochrom b-Gens der mtDNA entschlüsselt. Die Sequenzierung kann als ultimativ betrachtet werden, ergründet man doch hier genetische Information, der die Voraussetzung für die Expression aller anderen Strukturen, ob biochemisch oder morphologisch, ist. Die Möglichkeit der DNA-Sequenzierung hat aber erst in den allerletzten Jahren praktische Bedeutung für Systematiker erlangt. Erst mit der labormäßigen Einführung der Polymerasekettenreaktion ("polymerase chain reaction, PCR") als Routinemethode und Ersatz der Amplifikation der DNA durch Klonierung ist der Aufwand der Sequenzierung auf ein realisierbares Niveau gesunken. Die Sequenzierung ist sicherlich die Methode der Zukunft in der molekularen Systematik.

Vor dem methodischen Durchbruch in der DNA-Sequenzierung waren vor allem der immunologische Proteinvergleich durch MCF oder Präzipitintest und die DNA-DNA-Hybridisierung für Fragestellungen auf Art- bis Gattungsniveau interessant. Bei beiden Methoden handelt es sich um sogenannte indirekte Methoden oder Distanzmethoden, das heißt es werden nicht die eigentlichen Merkmale (Aminosäuren bzw. Nukleinsäuren) selbst beobachtet, sondern es wird lediglich ein relatives Maß der Übereinstimmung zweier untersuchter Sequenzen erlangt. Für Arbeiten auf niedrigerem taxonomischen Niveau, nämlich Unterart bis Artrang, fanden und finden Isoenzymelektrophorese und Restriktionsenzymanalyse Anwendung. Hier erhält man zwar auch nicht die Sequenz der untersuchten Strukturen, vergleicht aber genau abgrenzbare Merkmale, nämlich einzelne Proteine und DNA-Stücke.

Bei der Analyse der mit den verschiedenen Methoden gewonnen Daten gibt es folglich zwei streng getrennte Gruppen. Zum einen die Daten, bei denen einzelne Merkmale abgrenzbar sind, zum Beispiel bestimmte Proteine, DNA-Fragmente, Aminosäuren und Nukleinsäuren. Zum anderen die Gruppe der Distanzdaten, die lediglich einen Ähnlichkeitswert zwischen Genomen oder Proteinen liefert. Die erste Gruppe ist somit kladistisch auswertbar, das heißt bestimmte Einzelmerkmale sind erkennbar, und die Phylogenie einzelner Taxa ist (zumindest theoretisch) aufgrund von synapomorphen Merkmalen begründbar. Bei Distanzdaten sind die zugrundeliegenden Einzelmerkmale nicht erkennbar, die gefundene Ähnlichkeit zweier Proteine oder Nukleotidsequenzen können sowohl auf Synapomorphien als auch auf Symplesiomorphien beruhen. Folglich sind Distanzme-

thoden grundsätzlich phenetisch (PRAGER & WILSON 1993). Für die ausführliche Auseinandersetzung mit Distanzmethoden siehe auch Kapitel 2.4. (Methodenkritik).

Nicht unerwähnt bleiben darf hier die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. Diese, von KIMURA (1987) ausführlich diskutierte Theorie geht davon aus, daß die Fixierung der meisten Nukleotidsubstitutionen das Ergebnis zufälliger genetischer Drift ist und nicht das Ergebnis natürlicher Selektion. Dies heißt nicht, daß alle Mutationsfixierungen neutral sind. Es gibt positive Mutationen, wenn auch höchst selten. Belegt wird dies durch zum Beispiel die besonders hohe Rate fixierter Mutationen bei nicht oder nur gering funktionellen Polypeptiden im Vergleich zu sehr funktionellen Proteinen, bei denen die Mutationsrate sehr gering ist. Als weiteres Beispiel

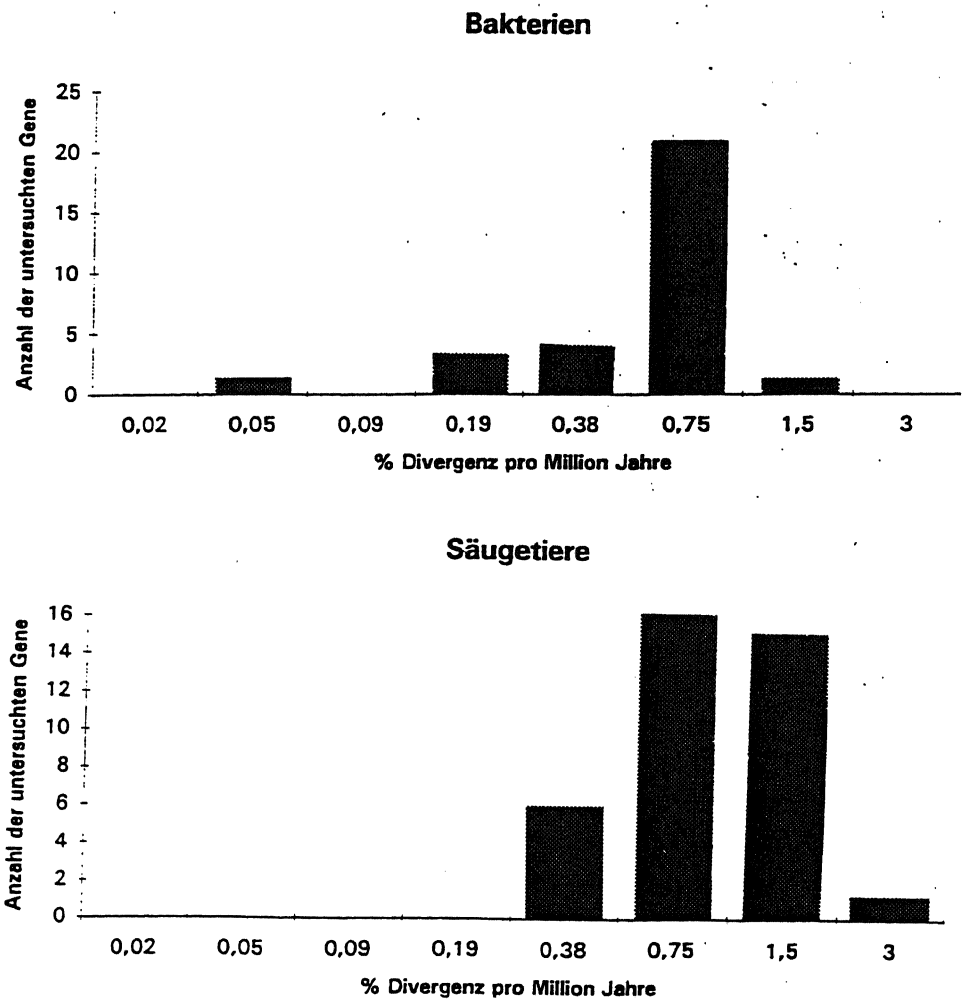


Abb. 31. Substitutionsraten an synonymcodierenden Stellen in Genen, die 30 Bakterien- (oben) und 38 Säugetierproteine (unten) codieren (nach WILSON et al. 1987).

mag die Redundanz des genetischen Codes dienen. Mutationen an der oft synonymen dritten Stelle eines Codons ereignen sich wesentlich häufiger als an der ersten oder zweiten Stelle. Introns und Pseudogene, ohne bekannte Funktion, weisen ebenfalls erstaunlich hohe Substitutionsraten auf. KIMURA (1983) vertritt die Meinung, daß die Evolutionsrate eines Proteins in Form von Aminosäuresubstitutionen pro Jahr und Position annähernd konstant ist, solange die Funktion des Moleküls im wesentlichen unverändert bleibt. Nach seiner Meinung ist die Molekularuhr (eine stochastische Uhr ähnlich dem radioaktiven Zerfall) also abhängig von der absoluten Zeit. Eine andere Meinung vertreten SIBLEY & AHLQUIST (1987), die aufgrund vieler DNA-DNA-Hybridisierungen bei Vögeln meinen, das "the average rate of DNA evolution tends to be uniform in many groups, but is modified by effects of generation time". WILSON et al. (1987) schließen sich aber wieder KIMURAs Meinung an und begründen es mit dem in Abb. 31 dargestellten Modell. Danach ist die absolute Evolutionsrate der synonym kodierenden Gene bei Balkterien (als Organismen mit sehr kurzen Generationszeiten) ungefähr 0,7% pro Million Jahre, bei nuklearen Genen von Säugetieren (als Organismen mit relativ langen Generationszeiten) ungefähr 1% pro Million Jahre. Diese Werte entsprechen sich trotz der enormen Unterschiede in den Generationszeiten sehr gut.

1.2.2. "Morphologische" Systematik

Der bei weitem überwiegende Anteil der systematischen Arbeiten in der Herpetologie basiert auf dem Vergleich morphologischer Strukturen. Dies können äußerlich sichtbare Merkmale wie zum Beispiel Reptilienschuppen, Zeichnungsmuster, Farben, die Hemipenes usw. sein oder innere Strukturen wie zum Beispiel die Ausbildung der Lungen, der Verlauf von Arterien, die Ausbildung der Schädelknochen, die Lage des Herzens usw..

Die zahlreichen Untersuchungen zur Morphologie von Reptilien und insbesondere von Schlangen haben mehrere praktische Gründe. Ein wesentlicher Vorteil ist die relativ große Menge in den verschiedenen Sammlungen zur Verfügung stehender Exemplare. Viele der äußeren Merkmale sind leicht zugänglich und oft auf den ersten Blick und ohne größeren methodischen Aufwand erkennbar. Um innere Strukturen zu untersuchen, wird allerdings schon eine entsprechende Präparation der Untersuchungsstücke und die Genehmigung des verwahrenden Instituts notwendig. Entsprechend gering ist auch der Anteil untersuchter innerer Strukturen verglichen mit der Gesamtzahl morphologischer Arbeiten.

Historisch oder chronologisch betrachtet beginnt die systematische Untersuchung einer bestimmten Schlangengruppe meist mit einer ersten Untersuchung der äußeren Morphologie. Spätere kommen dann osteologische Merkmale und die Untersuchung anderer innerer Organe oder auch die Morphologie der männlichen Kopulationsorgane (Hemipenes) hinzu. Bei einigen Schlangengruppen wurde dann noch die Ultrastruktur der Schuppenoberflächen elektronenmikroskopisch untersucht.

Trotz all dieser Möglichkeiten mit steigendem methodischen Aufwand endeten die verschiedenen Untersuchungen häufig in unterschiedlichen, teilweise sogar widersprüchlichen Verwandtschaftshypothesen. Die hier für die Untersuchung der Phylogenie afrikanischer Vipern relevanten Arbeiten von GROOMBRIDGE (1980) und die zweigeteilte Arbeit von MARX et al. (1988) (Merkmalsanalyse) und ASHE & MARX (1988) (phylogenetische Analyse) basieren überwiegend auf morphologischen Merkmalen. In Tab. 3. ist die Verteilung der Einzelmerkmale aufgeführt.

Tab. 3. Vergleichende Darstellung der in den Arbeiten von GROOMBRIDGE (1980) und MARX et al. (1988) untersuchten morphologischen Merkmale. Ziffern: Zahl der Merkmale.

Merkmalskomplex	**GROOMBRIDGE (1980)**	**MARX et al. (1988)**
äußere morphologische Merkmale:		
Beschuppung	14	29
Größe und Proportionen	1	4
Hemipenis	1	-
Färbung und Muster	1	-
weitere Merkmale	1	2
innere morphologische Merkmale:		
osteologische Merkmale	24	30
Verlauf von Blutgefäßen	3	-
Drüsen	2	-
Muskulatur	8	-
physiologische Merkmale:		
Reproduktionsmodus	-	1
gesamte Anzahl der Merkmale:	**55**	**66**

1.2.3. Andere Merkmalskomplexe in der herpetologischen Systematik

In neuerer Zeit wurden auch einige ethologische Merkmale in der Reptiliensystematik untersucht. So stellten BÖHME & BISCHOFF (1976) fest, daß bei einigen Lacertidengattungen die Stelle, an der das Männchen den Paarungsbiß beim Weibchen anbringt, nämlich in der Nackengegend oder an der Schwanzwurzel, ein gattungstypisches Merkmal darstellt. BÖHME (1988) und HORN et al. (1994) zeigten, daß die Körperstellung von männlichen Waranen beim Kommentkampf ("Ringkampf") von systematischer Bedeutung ist. Verhaltensmerkmale bei Schlangen und besonders bei Vipern sind bisher noch nicht taxonomisch bearbeitet worden. Man kann sich leicht vorstellen, welchen immensen Arbeitsaufwand eine vergleichende Untersuchung zum Beispiel des Paarungsverhaltens verschiedener Vipernarten bedeutet. Im natürlichen Habitat ist eine solche Untersuchung bei der versteckten Lebensweise der meisten Schlangen nahezu ausgeschlossen, und selbst Gefangenschaftsbeobachtungen erfordern viel Erfahrung und Zeit sowie hohen technischen Aufwand, will man wirklich mehrere Arten zur Paarung bringen.

Neben den ethologischen Merkmalen seien hier noch die ökologischen Merkmale genannt. Auf diesem Gebiet wurden besonders australische Schlangen auf ihre Nahrungspräferenzen hin untersucht (SHINE 1985, 1987, 1988). Dies geschah zwar vergleichend, wurde aber nicht im eigentlichen Sinne taxonomisch oder phylogenetisch ausgewertet.

1.2.4. Biogeographie

Biogeographie befaßt sich mit der geographischen Verbreitung von Organismen, sowohl Arten als auch höheren Taxa. Die historische Biogeographie steht in engem Zusammenhang mit phylogenetischen Analysen, da die genaue Kenntnis der Phylogenie einer bestimmten Gruppe eine wichtige Voraussetzung zur Interpretation der heutigen Verbreitung derselben und der damit verbundenen Verbreitungsgeschichte ist. Andrerseits ist die historische Biogeographie ausgezeichnet geeignet, phylogenetische Hypothesen zu testen, das heißt zu untersuchen, ob eine phylogenetische Hypothese durch biogeographische Hypothesen zu stützen ist oder ob die Interpretation von Phylogenese und Verbreitungsgeschichte zu sehr unterschiedlichen Mustern führt. Ausgesprochen wichtig ist in diesem Zusammenhang die Verfügbarkeit möglichst genauer geologischer und paläontologischer Daten. Die Rekonstruktion der Verbreitungsgeschichte eines Taxons wird durch Daten zum früheren Klima und Vegetation, durch Fossilien oder durch Wissen über vorhandene Ausbreitungskorridore (z.B. Landbrücken, Flüsse etc.) oder Ausbreitungsbarrieren (z.B. Gebirge, Wüsten etc.) wesentlich erleichtert oder erst ermöglicht.

Allopatrische Artbildung hängt direkt mit geographischen Prozessen zusammen. Geht man von einer disjunkten Verbreitung eines Taxons aus, so stellt sich die Frage nach dem Grund für diese Disjunktion. Hier kommen zwei Prinzipien in Frage: (a) primäre Separation (Ausbreitung und Etablierung einer Gründerpopulation in einem bisher nicht bewohnten Gebiet, "dispersal") oder (b) sekundäre Separation (Aufteilung des bisherigen Verbreitungsgebietes durch neue Ausbreitungsbarrieren, "vicariance").

In der Vergangenheit wurde oft das Entstehungszentrum eines Taxons dort vermutet, wo sich die größte Diversität rezenter Arten befindet. Aussagen dieser Art beruhen auf der "age and area hypothesis" von WILLIS (1922) und sind heute kaum haltbar (FUTUYMA 1986). Große Diversität kann zum Beispiel die Folge einer adaptiven Radiation sein, die geographisch unabhängig vom Entstehungszentrum eines Taxons ist.

In jüngerer Zeit nahm besonders die Bedeutung der sogenannten "vicariance biogeography" zu. Mit ihr beschäftigen sich mehrere Autoren, die eine enge Verbindung zur kladistischen Schule aufweisen (insbesondere NELSON & PLATNICK 1981). Hauptaussage dieses Forschungszweiges ist, daß wenn ein größeres Verbreitungsgebiet eines Taxons in mehrere kleine Gebiete zerteilt wird, die kladistischen (und damit phylogenetischen?) Beziehungen der beteiligten Taxa die geographische Teilungsgeschichte widerspiegeln. Eines der Hauptargumente ist das in vielen Fällen ähnliche geographische Verbreitungsmuster nicht näher verwandter Gruppen, die nach dieser Meinung nur die Folge eines Vikarianzgeschehens sein können.

1.3. Zielsetzung

Das Hauptanliegen der vorliegenden Arbeit gliedert sich in zwei Teile. Es sollen (a) die phylogenetischen Beziehungen afrikanischer Viperiden unter Verwendung molekularer Methoden untersucht werden, und es soll (b) die Anwendbarkeit molekularer Methoden im Vergleich zu morphologischen Methoden erneut überprüft werden. Neben diesen Zielsetzungen soll aber auch versucht werden, Hypothesen zur Biogeographie der afrikanischen Vipern zu erarbeiten.

Die (a) betreffenden Fragen lassen sich wie folgt differenzieren:

- Sind die afrikanischen Vipern monophyletisch?
- Welche phylogenetischen Beziehungen haben die afrikanischen Vipern zu den paläarktischen Vipern?
- Sind *Echis* und *Cerastes* Schwestertaxa?

- Ist die Gattung *Atheris* monophyletisch, und wo ist *Atheris superciliaris* phylogenetisch einzuordnen?
- Ist die Gattung *Bitis* monophyletisch, und welche Beziehungen existieren zwischen kleinen und großen *Bitis*-Arten?

Die (b) betreffenden Fragen sind:

- Hat sich die Evolution der Serumalbumine afrikanischer Vipern relativ konstant vollzogen, und entspricht sie der Molekularuhrhypothese KIMURAs?
- Wie ist die Übereinstimmung der durch die hier untersuchten molekularen Merkmale erlangten phylogenetischen Hypothesen mit den Verwandtschaftshypothesen von GROOMBRIDGE (s.l.) und ASHE et al. (s.l.), die vorwiegend auf morphologischen Merkmalen basieren?
- Ist eine Reinterpretation der morphologischen Merkmale dort möglich, wo die verschiedenen Autoren und diese Arbeit zu unterschiedlichen Ergebnissen gelangen?
- Ist eine ungefähre Bestimmung des Alters der verschiedenen afrikanischen Viperidentaxa möglich?

Außerdem soll folgende Frage beantwortet werden:

- Wie vollzog sich die Ausbreitungsgeschichte afrikanischer Vipern, und wie ist die heutige Verbreitung der afrikanischen Vipern zu verstehen?

Besondere Bedeutung hat der Aspekt, ob die hier verwendeten Methoden eine sinnvolle Ergänzung zu den oben genannten Arbeiten und den dort vertretenen Verwandtschaftshypothesen darstellen und ob auf einige der dort aufgeworfenen aber bisher unbeantwortet gebliebenen Fragen nun eine Antwort möglich ist.

2. Material und Methoden

2.1. Material

2.1.1. Blut- und Gewebeproben

Die für die molekularen Methoden benötigten Gewebe- und Blutproben standen von den in Tab. 4. aufgeführten Arten und Unterarten zur Verfügung.

Die weitaus meisten Arten konnten während mehrerer Afrikareisen gesammelt werden. Einige Tiere stammten aus kommerziellen Quellen oder aus der privaten Tierhaltung. In einigen Fällen wurden lediglich kleine Blutmengen (< 100 µl) durch Herzpunktion oder aus der Caudalvene am lebenden Tier entnommen. In der Regel wurden die betreffenden Tiere mit Chloroform oder Äther getötet, um anschließend Blut aus einem Aortenbogen oder einer Carotis zu entnehmen. Des weiteren wurde bei diesen Tieren Herz und Leber entnommen. Diese wurden anschließend bei -30^{0}C eingefroren oder lyophilisiert. Das entnommene Blut wurde bei 4^{0}C in einer Heraeus-Christ-Minifuge 10 Minuten bei 5500 Umin^{-1} zentrifugiert. Der Serumüberstand wurde anschließend abpipettiert und aliquotiert (ca. 100 µl je Probe). Blutserum und Blutzellen ("packed blood cells", PBC) wurden ebenfalls bei -30^{0}C tiefgefroren.

Antiseren gegen Serumalbumine wurden von allen Arten/Unterarten hergestellt, bei denen es die zur Verfügung stehende Blutserummenge erlaubte. Für einige Taxa reichte die verfügbare Blutserummenge nicht zur Produktion eines Antiserums aus. Die Anzahl der Individuen pro Taxon lag zwischen einem Exemplar (z.B. *Bitis xeropaga*) und vier Exemplaren (z.B. *Bitis peringueyi*) je Fundort.

Leider war es nicht möglich, alle für die Phylogenie der afrikanischen Vipern wichtigen Taxa lebend zu erhalten. Dies gilt für in systematischer Hinsicht besonders interessante Arten wie *Adenorhinos barbouri*, *Atheris hindii*, *Bitis worthingtoni* und *Bitis heraldica*. Diese Arten sind entweder sehr selten oder kommen in politischen Unruhegebieten vor, die zur Zeit nicht bereisbar sind. Aus den oben genannten Gründen war von Anfang an klar, das die Materialbeschaffung nur eklektisch erfolgen konnte und keine taxonomisch vollständige Blut- und Gewebesammlung erzielt werden würde.

Dennoch stellt das verfügbare Material einen repräsentativen Querschnitt der hier in Frage stehenden taxonomischen Gruppe dar und ermöglicht die Untersuchung der im Abschnitt 1.3. näher bezeichneten Probleme und Fragestellungen.

Tab. 4. Übersicht der Blutseren und Gewebeproben. Für die mit (✱) gekennzeichneten Taxa wurde ein Antiserum gegen das entsprechende Serumalbumin hergestellt. Gewebeproben oder PBC der mit (●) gekennzeichneten Taxa wurden zur DNA-Isolation und in der DNA-DNA-Hybridisierung verwendet. Die Fundorte sind so genau wie bekannt angegeben. [1]: Tiere aus dem Tierfachhandel. [2]: Tiere von privaten Tierhaltern. [3]: von U. Joger erhalten.

Art			Fundort
Viperidae:			
Atheris chlorechis			Togo[1]
Atheris desaixi			Kenia: Mt. Kenya[2]
Atheris hispidus			Kenia: Kagamega[2]
Atheris nitschei nitschei	✱	●	Ruanda: Cyangugu
Atheris squamiger squamiger	✱		Togo[1]
Atheris superciliaris	✱		Malawi: nahe Malawisee[3]
Bitis arietans			Namibia: Kaokoveld
	✱	●	Togo[1]
			Südafrika: Kapprovinz, Port Elizabeth
Bitis atropos			Südafrika: Drakensberge, Barberton
	✱		Südafrika: Drakensberge, Haenertsburg
Bitis caudalis	✱	●	Südafrika: Transvaal, Messina
			Südafrika: Transvaal, Magaliesberge
			Namibia: Swakopmund
			Namibia: Kaokoveld
Bitis cornuta cornuta	✱		Südafrika: Kapprovinz, Saldanah Bay[3]
			Südafrika: Nachzucht in Menschenobhut
			Namibia: Lüderitz
Bitis gabonica gabonica	✱		Südafrika: Natal, Mtubatuba
			Zaire: Kivu, Irangi
Bitis gabonica rhinoceros	✱		Togo[1]
Bitis nasicornis	✱		Togo[1]

Art			Fundort
Bitis nasicornis	*		Zaire: Kivu, Irangi
Bitis peringueyi	*		Namibia: Swakopmund
Bitis schneideri			Südafrika: Kapprovinz, Kleinsee
Bitis xeropaga			Südafrika: Kapprovinz, Aggenys
Causus defilippi			Südafrika: Natal
Causus resimus			Burundi[1]
Causus rhombeatus	*		Südafrika: Transvaal
Cerastes cerastes	*	●	Marokko: Zagora
	*		Jordanien: Wadi Araba
Cerastes vipera	*		Marokko: Erfoud[3]
	*		Ägypten: El Fayum
Daboia russelli russelli	*		Pakistan[1]
Echis leucogaster	*		Algerien: Hoggar
Echis ocellatus		●	Mali
Macrovipera deserti	*		Libyen: Djebel Nefusa[3]
Macrovipera schweizeri (Werner, 1935)		●	Griechenland: Kykladen, Milos[3]
Crotalidae:			
Bothrops neuwiedi Wagler, 1824		●	Südamerika[1]
Elapidae:			
Boulengerina cf. *annulata* (Buchholz & Peters, 1876)	*		Burundi[1]
Naja pallida (Boulenger, 1896)		●	Ägypten: Luxor

2.1.2. Morphologische Merkmale

Im Rahmen dieser Arbeit wurden keine morphologischen Merkmale untersucht. Doch sollen die von GROOMBRIDGE (1980) und MARX et al. (1988) untersuchten morphologischen Merkmale mittels des Computerprogramms HENNIG86 (FARRIS 1988), einem PC-DOS Programm für phylogenetische Analysen, reanalysiert werden.

Merkmale aus beiden oben angegebenen Arbeiten sollen nicht kumulativ benutzt werden. Durch die nach Autoren differenzierte Analyse kann es sein, daß gleiche Merkmale zweimal, nämlich pro Datensatz je einmal vorkommen. Hierbei handelt es sich nicht um Überschneidungen.

Die weiter unten aufgeführten Merkmale Nr. 1 bis 43 wurden aus der Arbeit von MARX et al. übernommen. Die Kodierung der verschiedenen Merkmalsausprägungen mußte an HENNIG86 angepaßt werden und ist zusammen mit den Transformationsreihen in Anhang 1a. dargestellt. Da mit diesem Programm nur bis zu zehn verschiedene Merkmalsausprägungen pro Merkmal berücksichtigt werden können, konnten die folgenden Merkmale mit mehr als zehn Ausprägungsstadien aus der zitierten Arbeit nicht berücksichtigt werden:

Nr. 16	Anzahl der Schuppenreihen in der Körpermitte
Nr. 25	Relative Länge des vorderen Teiles des Schädels
Nr. 26	Relative Breite des Schädels
Nr. 38	Relative Länge des Quadratums
Nr. 39	Relative Länge des Squamale zur Schädellänge
Nr. 41	Relative Länge "compound" (siehe MARX et al., S. 11)
Nr. 42	Relative Länge des Dentale
Nr. 45	Relative Länge des längsten maxillaren Zahns
Nr. 49	Anzahl der pterygoiden Zähne
Nr. 63	Anzahl der Circumocularia
Nr. 65	Relative Länge des Squamale zum Abstand vom Postorbitale
Nr. 66	Relative Länge der Frontalsutur

Die folgenden Merkmale waren für die Viperidae (Viperinae und Causinae) nicht informativ (d.h. autapomorph oder gleiche Ausprägung bei allen untersuchten Taxa):

Nr. 12	Augenposition zu Supralabialia
Nr. 17	Dorsalia glatt oder gekielt
Nr. 19	Apikale Gruben
Nr. 29	Lateraler Fortsatz des Palatinum
Nr. 34	Anterolateraler Flügel des Frontale
Nr. 35	Postorbitale
Nr. 36	Anterolateraler Fortsatz des Parietale
Nr. 44	Anzahl der maxillaren Zähne
Nr. 46	Position der Giftzähne und des Giftkanals

Nr. 47 Position vergrößerter maxillarer Zähne

Das Merkmal Nr. 30 (Foramen maxillare im Palatinum) war für die hier untersuchten Taxa nicht anwendbar.

Das den Fortpflanzungsmodus betreffende Merkmal Nr. 57 (MARX et al., in der vorliegenden Arbeit als Nr. 37 bezeichnet) ist kein morphologisches Merkmal, soll aber trotzdem hier aufgelistet werden.

Als Außengruppen wurden die Azemiopinae und Crotalinae untersucht. Da das Schwestergruppenverhältnis dieser Taxa zu den Viperinae und Causinae unklar ist, wurden auch die Colubridae als systematisch weiter entfernt stehende Außengruppe zur Wertung der untersuchten Merkmale herangezogen. Die Polarität und die Transformationsreihen wurden anhand von Außengruppenvergleichen ermittelt. Zur genaueren Vorgehensweise siehe MARX et al. (1988).

Um Merkmale beider nachfolgend verwendeter Datensätze eindeutig ansprechen zu können, wurde eine durchgehende Nummerierung vorgenommen. Zahlen in Klammern weisen auf die in der Originalarbeit benutzte Nummerierung hin (ab Merkmal Nr. 12). Die hier und im Anhang 1. aufgeführten informativen Merkmale sind von den genannten Autoren ohne Änderung bezüglich der Polarität, Transformation oder Wertigkeit übernommen worden. Eine kritische Interpretation derselben soll erst später geschehen. Dadurch kann es auch zu Doppelnennungen einzelner Merkmale kommen, die sowohl von MARX et al. als auch von GROOMBRIDGE untersucht wurden.

Merkmal **Nr. 1**: Dorsale Kopfbeschuppung
Merkmal **Nr. 2**: Rostralschild
Merkmal **Nr. 3**: Position des Nasalschildes
Merkmal **Nr. 4**: Einbuchtung des Nasalschildes
Merkmal **Nr. 5**: Position der Nasenöffnung im Nasalschild
Merkmal **Nr. 6**: Supranasale Hörner
Merkmal **Nr. 7**: Lorealschilder
Merkmal **Nr. 8**: Supraokulare Hörner
Merkmal **Nr. 9**: Vordere Temporalschilder
Merkmal **Nr. 10**: Schuppen zwischen Okularia und Labialia
Merkmal **Nr. 11**: Anzahl der Supralabialia
Merkmal **Nr. 12** (13): Augengröße
Merkmal **Nr. 13** (14): Mittlere Kehlbeschuppung

Merkmal Nr. 14 (15): Kielung der Gularia
Merkmal Nr. 15 (18): Gesägte Kiele auf lateralen Schuppen
Merkmal Nr. 16 (20): Anzahl der Ventralia
Merkmal Nr. 17 (21): Kielung der Ventralia
Merkmal Nr. 18 (22): Anzahl der Subcaudalia
Merkmal Nr. 19 (23): Kielung der Subcaudalia
Merkmal Nr. 20 (24): Subcaudalia einzeln oder paarig
Merkmal Nr. 21 (27): Caudaler Fortsatz am lateralen Arm der Prämaxilla
Merkmal Nr. 22 (28): Vomerring
Merkmal Nr. 23 (31): Palatinum-Pterygoid-Ausbildung
Merkmal Nr. 24 (32): Medianer Flügel des Präfrontale
Merkmal Nr. 25 (33): Dorsaler Fortsatz des Präfrontale
Merkmal Nr. 26 (37): Parietalknochen
Merkmal Nr. 27 (40): "compound process"
Merkmal Nr: 28 (43): Vorhandensein splenialer und angularer Knochen
Merkmal Nr. 29 (48): Anzahl der palatinen Zähne
Merkmal Nr. 30 (50): Anzahl der dentalen Zähne
Merkmal Nr. 31 (51): Position des Parietale relativ zum Postorbitale
Merkmal Nr. 32 (52): Dorsocaudaler Fortsatz des Prämaxillare
Merkmal Nr. 33 (53): Dorsocraniale Form des Ectopterygoids
Merkmal Nr. 34 (54): Pupillenform
Merkmal Nr. 35 (55): Supranasale Einstülpung
Merkmal Nr. 36 (56): Laterale Körperschuppenreihen
Merkmal Nr. 37 (57): Art der Fortpflanzung
Merkmal Nr. 38 (58): Kopf vom Hals abgesetzt?
Merkmal Nr. 39 (59): Anzahl der Schuppen, die das Nasalschild bilden
Merkmal Nr. 40 (60): Form der Dorsalia
Merkmal Nr. 41 (61): Kielung der Temporalia
Merkmal Nr. 42 (62): Schuppen zwischen Rostrale und Nasalia
Merkmal Nr. 43 (64): Form des Postorbitale

Die von GROOMBRIDGE (1980) untersuchten Merkmale sind im folgenden (Nr. 44 bis 88) aufgeführt. Die ursprüngliche Ausprägung eines Merkmals wird durch den Vergleich mit anderen caenophiden Schlangen außer Viperiden und Azemiops sowie der Berücksichtigung der Merkmalsausprägung bei Crotaliden und Viperiden ermittelt. Auf die genaue Beschreibung eines jeden Merkmals muß auch hier verzichtet werden. Für diese und die Begründung der Transformations-

UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK MARBURG

reihen und der aufgeführten Parallelentwicklungen muß auf GROOMBRIDGEs Arbeit verwiesen werden. Die für die Analyse mit HENNIG86 notwendige Codierung der Merkmalsausprägungen sowie Transformationreihen sind in Anhang 1b. dargestellt. Die in Klammern angegebenen Zahlen entsprechen der Numerierung in GROOMBRIDGEs Arbeit.

Merkmal **Nr. 44** (1): Teilung des Rostrale
Merkmal **Nr. 45** (2): Separation von Nasale und Rostrale
Merkmal **Nr. 46** (3): Supranasale Einstülpung
Merkmal **Nr. 47** (4): *Adenorhinos*-artiges Nasale
Merkmal **Nr. 48** (5): *Daboia russelli*-artige nasale Beschuppung
Merkmal **Nr. 49** (6): Nasalhörner
Merkmal **Nr. 50** (7): Circumokularschuppen
Merkmal **Nr. 51** (8): Form der Supraokulare
Merkmal **Nr. 52** (10): Fragmentierung der Kopfschilder
Merkmal **Nr. 53** (11): Kielung der Gularschuppen
Merkmal **Nr. 54** (12): Mikroornamentation der Schuppenoberfläche
Merkmal **Nr. 55** (13): Ausrichtung und Kielzahnung der Körperseitenschuppen
Merkmal **Nr. 56** (14): Ausrichtung der transversalen Schuppenreihen
Merkmal **Nr. 57** (15): Duplikation oder Fusion transversaler Schuppenreihen
Merkmal **Nr. 58** (16): Körpergröße und Proportionen
Merkmal **Nr. 59** (17): Superfiziales Palatinum
Merkmal **Nr. 60** (19): Hemipenis
Merkmal **Nr. 61** (20): Faziale Arteria carotis
Merkmal **Nr. 62** (21): Craniale Azygosvene
Merkmal **Nr. 63** (22): Lungen- und Pulmonalarterien
Merkmal **Nr. 64** (23): Maxillarpostorbitales Ligament
Merkmal **Nr. 65** (24): Giftdrüse
Merkmal **Nr. 66** (25): Muskel "X"
Merkmal **Nr. 67** (26): Musculus add. ext. profundus
Merkmal **Nr. 68** (27): M. hyotrachealis
Merkmal **Nr. 69** (29): Lateraler Zweig des M. retractor pterygoidei
Merkmal **Nr. 70** (30): Ansatzstelle des M. retractor pterygoideus
Merkmal **Nr. 71** (32): Caudale Verbindung des M. pterygoideus
Merkmal **Nr. 72** (33): "Compound"-Knochen: caudale Lamelle
Merkmal **Nr. 73** (34): Angulare und Spleniale
Merkmal **Nr. 74** (35): Prämaxille: Vomerfortsatz

Merkmal Nr **75** (36): Geteilte Prämaxille
Merkmal Nr. **76** (37): Horizontale craniale Knochenplatte der Septomaxille
Merkmal Nr. **77** (38): Lateraldorsaler Fortsatz der Septomaxille
Merkmal Nr. **78** (39): Ausrichtung des lateraldorsalen Fortsatzes des Septomaxillare
Merkmal Nr. **79** (41): Septomaxillare: vorderer Kamm
Merkmal Nr. **80** (42): Präfrontale-Frontale-Verbindung
Merkmal Nr. **81** (43): Form des Präfrontale
Merkmal Nr. **82** (44): Maxillare-Pterygoid-Verbindung
Merkmal Nr. **83** (45): Ectopterygoid
Merkmal Nr. **84** (46): Art der Palatinum-Pterygoid-Verbindung
Merkmal Nr. **85** (50): Dorsaler Teil des Postorbitale
Merkmal Nr. **86** (51): Distale Spitze des Postorbitale
Merkmal Nr. **87** (53): Ausbildung des Vidianschen Kanals
Merkmal Nr. **88** (54): Prooticum-Foramen

Die im folgenden aufgelisteten Merkmale wurden aufgrund von Schwierigkeiten bei der Homologisierung weder von GROOMBRIDGE noch hier für die phylogenetische Analyse berücksichtigt (die Nummern entsprechen GROOMBRIDGEs Nummerierung):

Merkmal Nr. 9:	Supraoculare Hörner
Merkmal Nr. 18:	Lingualer Fortsatz des Hyoids
Merkmal Nr. 28:	Occipitaler Teil des M. depressor mandibulae
Merkmal Nr. 40:	Foramen im Septomaxillare
Merkmal Nr. 49:	Postorbitale Region
Merkmal Nr. 52:	Separation des caudalen Teils des Vidianschen Foramens und des cerebralen Foramens
Merkmal Nr. 55:	Farbmuster

Die folgenden Merkmale stellen Autapomorphien einzelner Arten dar und wurden ebenfalls nicht für die phylogenetische Analyse berücksichtigt (Nummerierung nach GROOMBRIDGE):

Merkmal Nr. 31: Ursprung des M. add. ext. superficialis
Merkmal Nr. 47: Grad der Überlappung der Pterygoid-Palatinum-Verbindung
Merkmal Nr. 48: Cranialer Fortsatz des Palatinums

Die Merkmale wurden für die in Tab. 5. aufgeführten Arten untersucht.

Tab. 5. Liste der Arten, die im Rahmen der Arbeiten von GROOMBRIDGE (1980) und MARX et al. (1988) untersucht wurden. Nach der neueren Revision der Gattung *Echis* durch CHERLIN (1990) ist es in dieser Gattung zu grundlegenden Änderungen gekommen, die hier nicht berücksichtigt sind.

Art	GROOM-BRIDGE (1980)	MARX et al. (1988)
Adenorhinos barbouri	*	*
Atheris ceratophorus	*	
Atheris desaixi	*	
Atheris chlorechis	*	
Atheris hindi	*	*
Atheris katangensis	*	
Atheris nitschei	*	*
Atheris squamiger	*	*
Atheris superciliaris	*	*
Bitis arietans	*	*
Bitis atropos	*	*
Bitis caudalis	*	
Bitis cornuta	*	*
Bitis gabonica	*	*
Bitis heraldica	*	*
Bitis nasicornis	*	*
Bitis parviocula	*	
Bitis peringueyi	*	*
Bitis schneideri	*	
Bitis worthintoni	*	*
Bitis xeropaga	*	
Causus bilineatus	*	
Causus defilippii	*	*
Causus lichtensteini	*	*
Causus maculatus	*	
Causus resimus	*	*

Art	GROOM-BRIDGE (1980)	MARX et al. (1988)
Causus rhombeatus	*	*
Cerastes cerastes	*	*
Cerastes vipera	*	*
Daboia russelli	*	*
Echis carinatus (Schneider, 1801)	*	*
Echis leucogaster	*	
Echis ocellatus	*	
Echis coloratus (Günther, 1878)	*	*
Eristicophis macmahoni (Alcock & Finn, 1896)	*	*
Macrovipera lebetina (Linnaeus, 1758)	*	*
Pseudocerastes persicus (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)	*	*
Vipera ammodytes (Linnaeus, 1758)	*	*
Vipera aspis (Linnaeus, 1758)	*	*
Vipera berus (Linnaeus, 1758)	*	*
Vipera bornmuelleri Werner, 1898	*	
Vipera kaznakovi Nikolsky, 1909	*	
Vipera latastei Bosca, 1878	*	*
Vipera latifii Mertens, Darevsky & Klemmer 1967	*	
Vipera seoanei Lataste, 1879	*	
Vipera ursinii (Bonaparte, 1835)	*	*
Vipera xanthina (Gray, 1849)	*	*

2.2. Molekulare Methoden

2.2.1. Immunologische Methode

2.2.1.1. Antigenpräparation

Die Serumalbumine für die Antiserenproduktion wurden unter Verwendung präparativer Elektrophoresen aus den Blutseren isoliert (MAXSON ET AL. 1979, CADLE & SARICH 1981,

JOGER 1984, HERRMANN 1990). Antiseren wurden für alle Arten hergestellt, für die ausreichend Blutserumproben vorhanden waren.

Bei den Elektrophoresen handelte es sich um diskontinuierliche, vertikale Polyacrylamidgel-Plattenelektrophoresen (PAGE). Die Gelplatten bestanden aus einem 2,5%-igem Sammelgel (pH 7,8) und einem daran anschließenden 7,5%-igem Trenngel (pH 8,4). Verwendet wurde ein Tris-Glycin-Puffer mit einem pH-Wert von 8,7. In eine durchgehende Rinne wurden 20 l Blutserum gemischt mit 60 l Bromphenolblau-Saccharose-Lösung pro Gelplatte aufgetragen. Die Laufstrecke der Bromphenolblau-Front im Trenngel betrug 4,5 cm. Begonnen wurde jede Elektrophorese mit einer Spannung von 50 V und einer Stromstärke von ca. 60 mA für ca. 20 min. Nachdem die Serumprobe in das Sammelgel gewandert war, wurden die Werte auf 75 V und ca. 80 mA erhöht, bis die Bromphenolblau-Front das Trenngel erreichte. Dann wurden die Spannung auf 100 V erhöht. Die Stromstärke betrug ca. 115 bis 120 mA. Nach einer Strecke von 4,5 cm im Trenngel wurde die Elektrophorese beendet.

Gefärbt wurden die Proteine anschließend nach der Methode von HARTMAN & UDENFRIEND (1969) in einer 0,001%-igen Anilinonaphtalin-Sulfonat-Lösung (ANS). ANS bindet an den hydrophoben Stellen der Proteine und fluoreziert unter UV-Licht. Bei ANS kommt es abhängig von der Zeit zu Denaturierungserscheinungen der gefärbten Proteine. Da für die Antiserenherstellung aber weitgehend intakte (native) Albumine benötigt werden, mußte die Färbezeit möglichst kurz gehalten werden. Dies verhinderte auch die Diffusion der Proteine im Gel. Nach drei bis fünf Minuten Färbezeit wurden die gut erkennbare Albuminbande unter UV-Licht aus dem Gel geschnitten. Die Gelstücke wurden in Tris-Glycin-Puffer überführt. Das in den Gelstücken befindliche Albumin wurde in einer bei JOGER (1984) beschriebene "Elektrophorese"-Apparatur aus den Gelstücken eluiert. Das isolierte Albumin sammelte sich dem Stromfluß entsprechend in der Spitze von Kollodiumhülsen und konnte von dort in konzentrierter Form entnommen werden. Daran anschließend wurde die Proteinkonzentration nach der Methode von BRADFORD (1976) ermittelt. Es wurden durchweg gute bis sehr gute Albuminausbeuten erzielt.

Bei *Bitis arietans*-Proben wurden anstelle einer breiten Albuminbande zwei etwas schmalere Banden (im folgenden als *Bitis arietans* 1 und *Bitis arietans* 2 bezeichnet) gefunden. Diese wurden getrennt ausgeschnitten und zunächst wie zwei verschiedene Albumine behandelt. Erst das Ergebnis der Präzipitintests mit beiden Albuminen und den zugehörigen Antiseren konnte das "immunologische" Verhalten beider Albuminisomere klären.

2.2.1.2. Reinheitskontrolle

Die Reinheitskontrolle der Albumine erfolgte mittels Immunelektrophoresen. 1,25%-ige Agarosegele wurden auf Objekträger aufgebracht. Pro Objekträger wurden zwei Albuminproben von je 10 l Lösung in ausgestanzte Depots gegeben. Die Laufzeit der Elektrophorese betrug ca 5 h bei 140 V und bei Beginn ca 20 mA. Nach Abschluß der Elektrophorese wurde in eine ausgestanzte Rinne 100 l Anti-*Bitis arietans*-Vollserum (Antikörper für das gesamte Serumproteinspektrum) gegeben. Anschließend wurden die Gele in feuchte Kammern überführt und bei 37^0C über Nacht inkubiert. Nachdem das Antiserum im Gel diffundiert war und mit den isolierten Albuminen (hier Antigene) zusammengetroffen war, bildeten sich Antikörper-Antigen-Präzipitate. Diese haben eine charakteristische bogenförmige Form und wurden durch eine Färbung mit 0,2%-iger Serva Blau G-Lösung sichtbar gemacht.

Alle isolierten Albumine wiesen einen kräftigen Bogen auf, der in einigen Fällen von kleinen und lagegleichen Präzipitatbögen begleitet war. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um bei der ANS-Färbung oder aus anderen Gründen leicht denaturierte Albumine. Die getesteten Albuminisolate zeigten ausnahmslos nur Albuminbögen und waren somit für die Herstellung der monovalenten Antiseren geeignet.

2.2.1.3. Antiserenproduktion

Antiseren wurden gewonnen, indem pro Art und Albumin je ein bis sechs Kaninchen immunisiert wurden. Pro Kaninchen wurden 1 mg Antigen (Albumin) eingesetzt. Für *Bitis peringueyi*-, *Atheris squamiger*- und *Causus resimus*-Albumin standen nur je insgesamt 1mg Albumin zu Verfügung, so daß hier nur ein Kaninchen zur Antiserenproduktion verwendet wurde. Für *Bitis nasicornis*- und *Bitis caudalis*-Anti-Albumin-Antiseren wurden je drei Kaninchen verwendet, für *Bitis gabonica*-Anti-Albumin-Antiserum sechs Kaninchen. Für alle anderen Arten wurden je zwei Kaninchen eingesetzt. Es erfolgten alternierende Injektionen in die linke und rechte Oberschenkelmuskulatur der Kaninchen.

Die Herstellung der polyvalenten und monovalenten Antiseren unterschied sich wie folgt:

1. Polyvalentes Antiserum: Dieses diente zur Kontrolle der isolierten Albumine auf Reinheit. Hier ist eine möglichst hohe Sensibilität des Antserums erforderlich, um kleinste Verunreingungen durch andere Proteine erkennen zu können. Es genügt ein Antiserum gegen die Serumproteine nur einer Art herzustellen, da lediglich geprüft werden soll, ob nur Albumin in der Probe ist. Es

geht dabei nicht um interspezifische Vergleiche, sondern nur um die Reinheit der zu untersuchenden Probe. Als Blutserum zur Herstellung dieses Antiserum diente das Vollserum von *Bitis arietans*. 1 mg gelöster Vollserumproteine wurden in neun Aliquoten zu je 200 µl plus 100 µl komplettes Freundsches Adjuvans je Kaninchen verwendet. Freundsches Adjuvans ist eine Mineralölsuspension und verstärkt die Immunreaktion insbesondere auf gelöste Antigene. Freundsches Adjuvans komplett enthält abgetötete *Myobacterium tuberculosis* zur zusätzlichen Verstärkung der Immunantwort. Die Injektionen erfolgten am 1., 2., 3., 9., 16., 23., 37., 51. und 79 Tag. Am 89. Tag erfolgte die Gewinnung des Antiserums.

2. Monovalente Antiseren: Diese wurden für die Albuminvergleiche in quantitativen Präzipitintests hergestellt. Hier ist ebenfalls eine gute Reaktionsfähigkeit angestrebt. Diese soll aber ausschließlich auf einer Reaktion mit dem Antigen Albumin beruhen. Um nicht kleinste Verunreinigungen in zur Antiserenproduktion verwendeten Albuminlösungen überproportional zu betonen, wurde hier ein anderes Immunisierungsschema angewendet. Jeweils 1 mg Albumin wurde zu fünf gleichen Teilen aliquotiert. Pro Injektion wurden 200 µl Albuminlösung und 200 µl Freundsches Adjuvans (erste Injektion komplett, weitere Injektionen inkomplett (enthält keine Myobakterien)) eingesetzt. Die Injektionen erfolgten am 1., 21., 42., 63. und 84. Tag. Die Antiserengewinnung erfolgte am 91. Tag.

Nach der Entnahme wurde das Kaninchenblut zunächst eine Stunde bei Zimmertemperatur der Gerinnung überlassen. Danach wurde es über Nacht bei ca. 4oC aufbewahrt. Dies diente dem Zusammenziehen des Blutkuchens. Dieser wurde anschließend von der Gefäßwand gelöst und das Serum entnommen. Um im Serum befindliche zelluläre Bestandteile zu entfernen, wurde es bei 2500 U/min ca. 10 min zentrifugiert und der Überstand (Antiserum) zur weiteren Verwendung entnommen.

Waren zwei oder mehrere Antiseren (von zwei oder mehreren Kaninchen) für ein Albumin verfügbar, so wurden sie nach einer Kontrolle auf Monospezifität in reziproken Verhältnissen ihrer Reaktionsfähigkeit gemischt. Dies erschien notwendig, um eventuelle kaninchenspezifische (individuelle) Unterschiede in der Immunantwort und damit der Differenzierungsfähigkeit und der Reaktivität der Antiseren auszugleichen (PRAGER & WILSON 1971).

Die so gewonnen Antiseren wurden mit einem Bakterizid (Merthiolat, 1: 10.000) versetzt, aliquotiert und bei -30^{0}C eingefroren.

2.2.1.4. Quantitativer Präzipitintest

Von einer Anfangskonzentration von 10 bis 30 l Vollserum in 150 l physiologischer NaCl, das entspricht etwa 25 g Albumin, ausgehend, wurden in einer geometrischen Verdünnungsreihe sieben Verdünnungsstufen (je 50 l) bis hin zu etwa 0,4 g Albumin angesetzt. Die erste und letzte Verdünnungsstufe wurden dabei einfach, alle anderen doppelt angesetzt. Zu diesen Antigenlösungen werden jeweils 50 l Antiserum gegeben. Danach lief für ca. 18 h die Antigen-Antikörper-Reaktion bei Zimmertemperatur ab. Nach dieser Zeit wurde das Gemisch mittels einer HERAEUS CHRIST Minifuge bei 4^0C und ca. 6500 U/min 30 min lang zentrifugiert. Das Präzipitat befand sich anschließend als Pellet am Boden des Reaktionsgefäßes. Der Überstand wurde vorsichtig abpipettiert und 1 ml physiologische NaCl zugegeben. Mit einem elektrischen Rüttler wurden das Pellet und die NaCl-Lösung gemischt. Anschließend erfolgte erneut die Zentrifugation sowie das Entfernen des Überstandes. Dieser Waschvorgang wurde insgesamt dreimal wiederholt. Danach wurden 300 l 0,5 N NaOH auf das Pellet gegeben. Dies hatte die vollständige Hydrolyse des Präzipitates zur Folge. Die Lösung mit den frei vorliegenden Aminosäuren wurde in eine Quarzküvette gefüllt. Die Aminosäurekonzentration wurde mit Hilfe eines ZEISS DMR-10 Photometers durch Messen der Extinktion, das heißt der Verringerung der Lichtmenge beim Durchgang durch die Probe, bei 280 nm bestimmt. Nach dieser Methode konnten pro Versuch für ein Antiserum ein "homologer" und bis zu zwölf "heterologe" Tests durchgeführt werden. Im homologen Test wird als Antigen das Albumin verwendet, gegen welches das Antserum hergestellt wurde.

2.2.1.5. Äquivalenzpunktfindung

Der in Abb. 32. dargestellte typische eingipfelige Kurvenverlauf ("Heidelbergerkurve") zeigt die Reaktionsstärke abhängig von der Verdünnung des Antigens.

Die höchste Extinktion wird dann gemessen, wenn das größte Präzipitat vorhanden ist. Dies wiederum ist der Fall, wenn Antigendeterminanten und vorhandene Antikörper durch Besetzten aller Valenzen ein optimales dreidimensionales Netzwerk, das Präzipitat, bilden. Bei Antigen- oder Antikörperüberschuß bilden sich kleinere Komplexe. Die Äquivalenzpunkte geben Aufschluß über die Stärke der Antigen-Antikörper-Reaktion und damit der Ähnlichkeit der zugrundeliegenden Albumine.

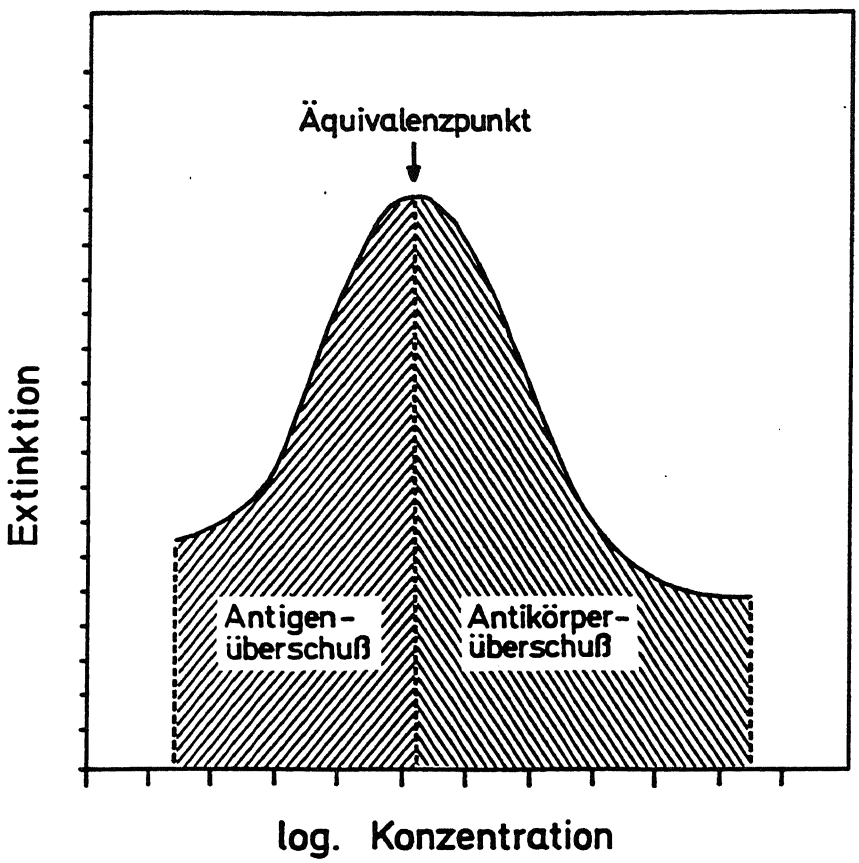


Abb. 32. Schematische Darstellung der Antikörper-Antigen-Relationen beim Präzipitintest. Die Antikörpermenge wird während des Gesamten Tests konstant gehalten. Die Antigenmenge wird geometrisch verdünnt, was auf der Abszisse als logarithmische Konzentration angegeben ist. Am Äquivalenzpunkt entsprechen sich die Antikörper-Antigen-Bindungstellen, so daß es zur optimalen Ausbildung eines Präzipitates kommt. Dort ist bei der photometrischen Bestimmung der Präzipitationsmenge (konzentration des Antigen-Antikörper-Komplexes) die Extinktion (bei 280 nm) am höchsten.

Die Äquivalenzpunkte wurden mathematisch und graphisch aus den gemessenen Extinktionen ermittelt. Dies geschah mit der Prozedur "open Q-splines" im Computerprogramm STATGRAPHICS® Version 6.0 (Statistical Graphics System). Dieses Programm errechnet durch Verwendung von Glättungspolynomen (Polynome fünfter Ordnung) interpolierende Punkte zwischen den Meßwerten (STATGRAPHICS Reference Manual (MANUGISTICS 1992). Die Äquivalenzwerte oder "peaks" der so erstellten Heidelbergerkurven wurden aus der Graphik abgelesen. Es wurden nur Kurven berücksichtigt, die die Charakteristik einer typischen Heidelbergerkurve aufwiesen.

2.2.1.6. Titerbestimmung

Zur Titerbestimmung wurde der Präzipitintest durchgeführt. Der in Tab. 6. angegebene Präzipitin-Titer entspricht der photometrischen Extinktion x 1000 am Äquivalenzpunkt bei homologer Reaktion und 50 l Antiserum.
Die Titer der verschiedenen Antiseren sind der Tabelle 6. zu entnehmen.

Tabelle 6. Reaktionsstärke der produzierten Antiseren.

Antiserum Kaninchen Nr.:	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
Art						
Atheris nitschei	746	582				
Atheris superciliaris	996	503				
Atheris squamiger	527					
Bitis arietans 1	651	540				
Bitis arietans 2	124	541				
Bitis atropos	962	700				
Bitis caudalis	307	388	172			
Bitis cornuta	678	800				
Bitis gabonica	1033	323	863	642	886	1007
Bitis nasicornis	1015	308	528			
Bitis peringueyi	213					
Causus resimus	203					
Causus rhombeatus	478	848				
Cerastes cerastes	1141	528	1120	1181		
Cerastes vipera	888	909	191	495		
Daboia russelli	541	661				
Echis ocellatus	723					
Macrovipera deserti	508					
Boulengerina spec.	468	309				

2.2.2. DNA-DNA-Hybridisierung

2.2.2.1. DNA-Isolierung

Als Quelle für die Isolierung der zellulären Desoxyribonukleinsäure (DNA) wurden zum einen Blutzellen, die bei der Zentrifugation des Blutes zur Gewinnung des Blutserums für die immunologischen Test ohnehin anfielen (PBC: "packed blood cells"), und zum anderen Lebergewebe verwendet. Die Isolierung erfolgte nach den Anleitungen von MANIATIS et al. (1982), WERMAN et al. (1990) und SIBLEY & AHLQUIST (1990).

Die Proben wurden zunächst lyophilisiert und dann in einem Mörser mit flüssigem Stickstoff ultratiefgefroren. Daraufhin wurden sie mit einem Pistell ca. 30 sek zu einem feinen Pulver zerrieben. Das Pulver wurde dann mit 20 ml 0,08 M NaCl, 0,01 M di-Na-EDTA gemischt. Der pH-Wert wurde auf 8,0 eingestellt. Die Lösung mit dem Pulver wurde anschließend mittels eines elektrischen Rüttlers gut gemischt. Danach wurde für 10 min bei 3000 U/min zentrifugiert und der Überstand dekantiert. Für je ca. 5 ml pelletierte Zellfragmente wurden 20 ml 0,15 M NaCl, 0,01 M di-Na-EDTA-Lösung zugegeben und auf einen pH von 8,0 eingestellt. Das Pellet wurde in der Lösung suspendiert. Nach ca. 10 bis 20 min wurde 3% (w/v) Natriumdodecylsulfat (SDS) zugegeben um die Zellkerne zu lysieren. Die Lyse der Kerne läßt sich leicht durch den enormen Anstieg der Viskosität der Lösung wahrnehmen. Dann wurde Pronase E in einer Konzentration von ca. 1 mg/ml zu der Lösung gegeben. Pronase E ist eine Proteinase, die aus einer Mischung proteolytischer Enzyme aus dem Bakterium *Streptomyces griseus* besteht. Eine "Selbstverdauung" der Pronase E ist notwendig, um in der Pronase E eventuell vorhande DNase zu hydrolisieren. Nach Zugabe der Pronase E wurde gut gemischt und die Lösung für ca. 18 h bei 37^0C im Wasserbad inkubiert. Anschließend wurden 10 ml Phenol und 10 ml Chloroform-Isoamylalkohol zugefügt und für 5 min gut gemischt. Phenol und Chloroform denaturieren Proteine und entfernen diese von der DNA. Isoamylalkohol verhindert das Aufschäumen des Detergents SDS und unterstützt die Entfernung der Proteine von der DNA.

Nachfolgend wurde für 10 min bei 3000 U/min zentrifugiert was eine trennung der Emulsion in drei Phasen zur Folge hat. Die obere, aquatische Phase enthält die DNA. Die mittlere Phase besteht aus denaturierten Proteinen und je nach Dicke noch vorhandener Phenol-Emulsion. Die Untere Phase besteht aus Phenol und Chloroform. Die untere Phase wird vorsichtig mit einer Pipette entnommen. Anschließend wurden zwei Volumen Chloroform-Isoamylakohol zugefügt, für 10 min geschüttelt und wieder zentrifugiert. Diese Extraktion wird bis zu dreimal wiederholt. Nach der letzten Extraktion wird erneut zentrifugiert, um ein Pellet der verbleibenden "mittleren"

Protein-Phenol-Phase zu bekommen. Die obere, aquatische Phase mit der DNA kann nun in ein anderes Gefäß dekantiert werden. Dazu wurden zwei Volumina -30^{0}C kaltes Ethanol gegeben. Daraufhin präzipitierte die DNA als schwach weißliche "Watte". Es folgte eine weitere Zentrifugation, bei der die präzipitierte DNA ein Pellet bildete. Der Überstand wurde dekantiert. Um das DNA-Pellet wirklich ethanolfrei zu bekommen, wurde es in einer Vakuumzentrifuge (SPEEDVAC) für weitere 20 min. getrocknet. Nachfolgend wurde das Pellet in 10 ml di-Natriumcitrat-Puffer (SSC) rehydriert. Dies kann je nach Trocknungsgrad der DNA mehrere Stunden bis Tage dauern. Nachdem die DNA rehydriert war, wurde RNase in einer Konzentration von 0,1 mg/ml zugegeben und 1 h bei 37^{0}C im Wasserbad inkubiert. Dann wurde mit Chloroform extrahiert, um die RNase zu denaturieren und die DNA erneut mit kaltem Ethanol präzipitiert, zentrifugiert und in 0,02 M Natriumacetat-Puffer suspendiert.

Die Reinheit der DNA wurde photometrisch geprüft. Dies geschah unter Einhaltung der Ausschlußgrenze:

$$\frac{A^{260}}{A^{280}} \geq 1{,}8$$

Dabei ist A^{280} die Absorption bei 260 nm (Maximum Nukleinsäuren) und A^{280} die Absorption bei 280 nm (Maximum Aminosäuren).

Die Konzentration der DNA wurde nach folgender Formel berechnet:

$$C = \frac{A^{260}(M)(d)}{E}$$

Dabei ist C die Konzentartion in mg/ml; A^{260} ist die Absorption bei 260 nm; M ist das mittlere Molekulargewicht der Nukleotide in der Probe (hier 320); d ist die Vergünnung, bei der die Absorption gemessen wird; E ist der molare Extinktionskoeffizient (hier 6420 für Nukleinsäuren mit ca. 43% GC-Gehalt).

Pro Art wurden zwischen 1 mg und 5 mg DNA isoliert.

2.2.2.2. Fragmentierung der DNA

Um reproduzierbare Reassoziierungsraten zu erhalten, ist es notwendig, die repetitiven Sequenzen der DNA zu entfernen. Dies läßt sich nur erreichen, wenn die als langer Strang vorliegende DNA in kurze Stücke geteilt wird, die etwa 200 bis 800 Nukleotidbasen mit einem Mittel von 500 Basen aufweisen sollten. Übermäßig viele sehr kurze Stücke können einen Effekt auf den Verlauf der "Schmelzkurve" haben und sich damit negativ auf das Gesamtergebnis auswirken. Fragmenthybride mit einer Länge von unter 100 Basen schmelzen sehr früh. Dies zeigt deutlich, daß die Verteilung der Fragmentgröße genauso wichtig ist wie das Mittel der Größe aller vorliegenden Fragmente (hier 500 Basen).

Im folgenden wird die Fragmentierung für die weitere "Verarbeitung" der DNA wie in Abschnitt 2.2.2.4. und 2.2.2.5. dargestellt erläutert.Die DNA wurde mit Hilfe von Ultraschall mechanisch fragmentiert. Um die langsträngige DNA zu fragmentieren, wurde 1 ml der DNA-Lösung mit einer Konzentration von 2 mg/ml in 0,02 M Natriumacetat in ein Reaktionsgefäß, welches sich in einem Eisbad befand, gegeben. Die Spitze des Ultraschallgerätes wurde so plaziert, daß sie das Reaktionsgefäß an keiner Stelle berührte. Danach wurden die Proben fünf Minuten lang ultrabeschallt. Nachfolgend wurde soviel Natriumacetat zugegeben, daß die Molarität auf 0,3 anstieg. Es folgte die Zugabe von einem Volumen eiskaltem 2-Propanol. Anschließend wurden die Proben für ca. eine Stunde im Gefrierschrank plaziert, was die Präzipitation der DNA-Fragmente unterstützte. Danach wurde bei 3000 U/min für ca. 5 min zentrifugiert. Das DNA-Pellet wurde anschließend luftgetrocknet und in 2 ml 0,48 M Phosphatpuffer (PB) rehydriert. Die Konzentration der DNA sollte ca. 2 mg/ml betragen. Die Proben wurden mit Chloroform extrahiert, um eventuell noch vorhandene Proteine zu entfernen. Nachfolgend wurden die im vorigen Kapitel beschriebenen photometrischen Messungen zur Prüfung der Reinheit der Proben durchgeführt. Zur Prüfung der Proben auf Verunreinigungen mit RNA wurde die "hyperchromicity" (Vergleich der Extinktion von einsträniger und doppelsträngiger DNA) gemessen. Dies geschah in einem GILFORD RESPONSE™ Photometer. Die Proben waren für die DNA-DNA-Hybridisierung geeignet, wenn die Grundlinie bei 60^0C nicht anstieg und die Probe mit einer "hyperchromicity" von mindestens 28% schmolz.

$$\frac{A^{260}(100^0C) - A^{260}(60^0C)}{A^{260}(100^0C)} \times 100 \geq 28\%$$

Eine Kontamination mit RNA würde die "hyperchromicity" reduzieren und die Steigung der Schmelzkurve verringern.

2.2.2.3. Größenbestimmung der DNA-Fragmente

Zur Kontrolle der in Abschnitt 2.2.2.2. beschriebenen Fragmentierung der DNA wurde eine Größenbestimmung der DNA-Fragmente durchgeführt. Diese erfolgte in einem Elektrophoreseverfahren. Die DNA-Stücke wurden elektrophoretisch getrennt und mit einem Marker bekannter Größe verglichen. Dieser bestand aus Bakteriophagen- oder Plasmid-DNA, die durch Restriktionsenzyme (HindIII, BstNI und HaeIII) in Teilstücke bekannter Größe "geschnitten" waren.

Es wurde ein 1,5%iges Agarosegel mit Ethidiumbromid als Färbemittel gegossen. Als Puffer wurde ein zehnfach verdünnter 10x TBE-Puffer verwendet. Der Probenpuffer, mit dem gemischt die DNA-Proben auf das Gel aufgetragen wurden, bestand aus Ficoll, Bromphenolblau, Dinatrium-EDTA und entionisiertem Wasser.

Nach Abschluß der elektrophoretischen Trennung wurden die Gele unter UV-Licht auf die Fragmentgröße der ultraschallbehandelten DNA hin untersucht. Dabei zeigte sich, daß die Fragmente eine Größe von durchschnittlich 500 Basen aufwiesen und Fragmente unter 200 Basen Größe nicht in nennenswertem Umfang vorhanden waren.

2.2.2.4. Reassoziationskinetik

Die Verteilung der repetitiven Sequenzen und der "single copy"-DNA im Gesamtgenom ist in Abb. 12. am Beispiel des Vogelgenoms dargestellt (aus SIBLEY & AHLQUIST 1990). Um die repetitiven Sequenzen aus der Gesamt-DNA entfernen zu können, wurde die Reassoziationskinetik der DNA beobachtet. Dies geschah, indem eine sogenannte C_0t-Kurve (Abb. 13) angefertigt wurde.

C_0t ist das Produkt aus der anfänglichen Konzentration der Nukleotide in Mol pro Liter und Inkubationszeit in Sekunden oder $C_0t = Msl^{-1}$.

Zunächst wurden die in 0,12 M Phosphatpuffer befindlichen doppelsträngigen DNA-Fragmente bei 100^0C geschmolzen und dann auf 60^0C abgekühlt. Vom Zeitpunkt des Erreichens von 60^0C wurde die Reassoziation der Einzelstränge durch die Abnahme der Absorption photometrisch in bestimmten Zeitintervallen gemessen. Diese gesamte Prozedur wurde für C_0t-Werte von 10^{-3} bis

1,0 angewandt und fand in einer Photometerküvette im Spektralphotometer statt. Für Werte zwischen 1,0 und 10^4 wurde ein Phosphatpuffer von 0,48 M verwendet. Diese Molarität läßt die Reassoziation um den Faktor 5,65 schneller ablaufen. Auch diese Proben wurden bei 100^0C für 5 min gekocht, dann auf 60^0C abgekühlt und verschieden lange inkubiert. Nach Ablauf der jeweiligen Zeit wurden sie in Trockeneis schockgefroren und bei -40^0C bis zur Analyse aufbewahrt. Nachdem alle Proben in dieser Art behandelt waren, wurden sie aufgetaut, die Molarität des Phosphatpuffers auf 0,12 eingestellt und bei 60^0C auf eine Hydroxyapatitsäule (HAP-Säule) aufgebracht. HAP bindet doppelsträngige DNA, einzelsträngige DNA aber nicht. Einzelstränge wurden mit 0,12 M Phosphatpuffer ausgewaschen, die Doppelstränge wurden nachfolgend mit 0,48 M Phosphatpuffer ausgewaschen. Anschließend wurden die Konzentrationen von einzelsträngiger bzw. doppelsträngiger DNA photometrisch ermittelt.

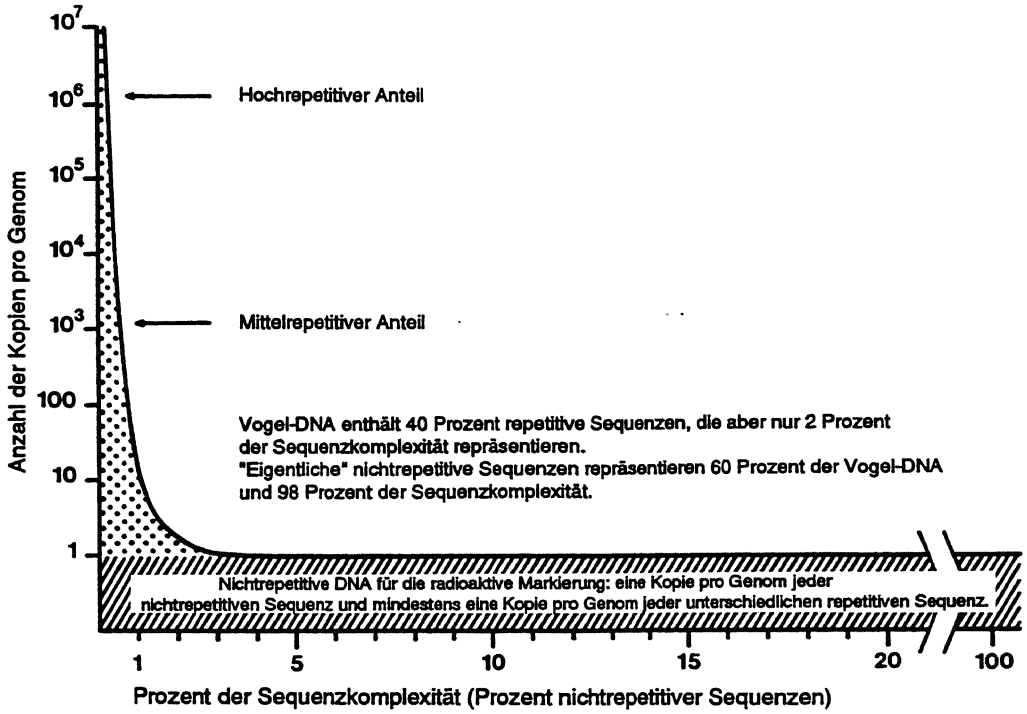


Abb. 33. Komplexität der Sequenzen des Vogelgenoms (aus SIBLEY & AHLQUIST 1990).

2.2.2.5. Isolierung der nichtrepetitiven DNA

Etwa 60-70% der nkDNA bestehen aus nichtrepetitiven Sequenzen. Diese enthalten aber 95-98% unterschiedliche Sequenzen, das heißt 95-98% der Sequenzkomplexität. Die repetitiven Sequen-

zen sind zwar mit 30-40% in der nkDNA vertreten, repräsentieren aber nur ca. 2-5% der unterschiedlichen Sequenzen. Des weiteren kann sich der Gehalt an repetitiver DNA von Art zu Art sehr stark unterscheiden (KOHNE 1970). Daraus folgt, daß nur die nichtrepetitive DNA im Hinblick auf die hier verwendete Methode phylogenetisch informativ ist.

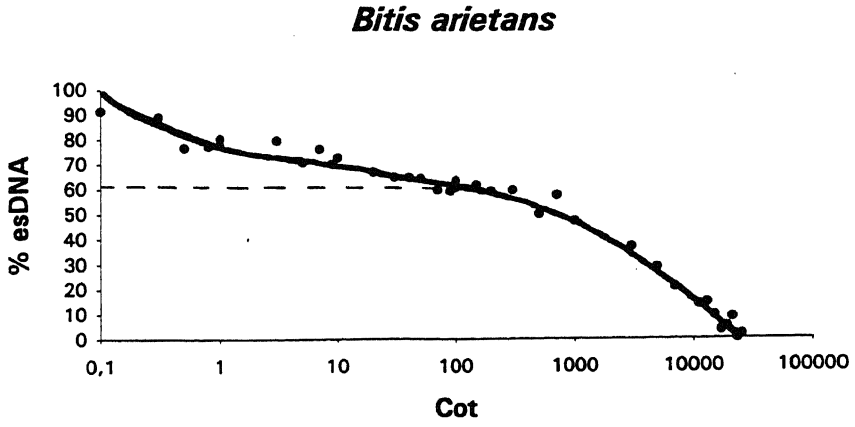


Abb. 34. C_0t-Kurve der DNA von *Bitis arietans*. Der über der gestrichelten Linie befindliche Teil kennzeichnet die repetitiven Sequenzen, der unter der gestrichelten Kurve befindliche Teil die "single-copy"-DNA, die für die weitere Untersuchung von Bedeutung ist. Abszisse: C_0t ist die anfängliche Konzentration der Nukleotide in Mol pro Liter undInkubationszeit in Sekunden oder $C_0t = Msl^{-1}$. Ordinate: Prozent der einzelsträngigen DNA.

Um die repetitiven Sequenzen von den nichtrepetitiven Sequenzen zu trennen, bedient man sich der unterschiedlichen Reassoziationskinetik der beiden Gruppen. Da repetitive DNA schneller reassoziert als nichtrepetitive DNA, ist es möglich, die beiden DNA-Gruppen durch Gewährung unterschiedlicher Reassoziationszeiten zu isolieren. Die Zeit, in der sich die meisten komplemantären Partner der repetitiven DNA finden, kann aus den C_0t-Kurven abgelesen werden (siehe Abb. 13). Da in allen hier untersuchten Fällen die Grenze zwischen repetitiver und nichtrepetitiver DNA bei einem C_0t zwischen 10 und 10.000 lag, wurde unter Beachtung eines gewissen Sicherheitsvorhalteszum Ausschluß repetitiver DNA C_0t 20.000 für die Präparation der "Tracer"-DNA verwendet.

1 bis 2 mg fragmentierte DNA wurden in 0,48 M Phosphatpuffer für ca. 5 min bei 100^0C gekocht. Danach wurden die Proben bei 50^0C bis zu einem C_0t von 20.000 inkubiert. Die Proben wurden dann bezogen auf Phosphat auf 0,12 M verdünnt und auf eine chromatographische Säule, die 2,5

ml HAP in 0,12 M Phosphatpuffer enthielt, aufgebracht. Die Säulen wurden im Wasserbad auf 50^0C erwärmt. Danach wurde einzelsträngige DNA (hier nichtrepetitive DNA) mit 20 ml 0,12 M Phosphatpuffer eluiert. Die DNA-Menge wurde anschließend photometrisch bestimmt. Die Proben wurden über Nacht gegen deionisiertes Wasser dialysiert und anschließend lyophilisiert.

Zu beachten ist, daß natürlich nicht alle repetitiven Sequenzen entfernt werden können. Bei der hier verwendeten Methode ist aber davon auszugehen, daß weniger als 20 Kopien einer Sequenz in der Probe verbleiben.

2.2.2.6. Radioaktive Markierung der "Tracer"-DNA mit ^{32}P

Zur radioaktiven Markierung der "Tracer"-DNA wurde ^{32}P verwendet (nicht ^{125}I, welches von SIBLEY & AHLQUIST in ihren Arbeiten benutzt wurde), das ein β-Strahler ist und eine Halbwertzeit von 14 Tagen hat. Das Phospor-Isotop ist wesentlicher sicherer zu handhaben und es wird ein deutlich geringerer Laboraufwand benötigt.

Verwandt wurde die "^{32}P-End-Labeling"-Methode (siehe MORITZ et al. 1990). Hier wird mit Hilfe eines großen (Klenow) Fragmentes der DNA-Polymerase I der jeweilige DNA-Strang unter Einbau des radioaktiven [^{32}P]dCTP verlängert. Zu diesem Zweck wurde eine Makierungs-Mixtur mit folgendenden Komponenten hergestellt:

1 µl "Tracer"-DNA (1,3 µg)
6,5 µl 10 x Klenow-Puffer
2 µl Klenow-Fragment (60 Einheiten)
je 2 µl dATP, dGTP, dTTP
3 µl [^{32}P]dCTP
46,5 µl ddH_2O

Diese Mischung hatte ein Gesamtvolumen von 65 µl und eine Konzentration von 20 ng/µl markierter "Tracer"-DNA. Das Gemisch wurde für 3 h bei Raumtemperatur inkubiert. Nach der Inkubation wurden das Gemisch auf eine Sephadex G 50 Säule aufgebracht und die DNA-Stränge von nicht eingebauten Nukleotiden getrennt. Danach wurde die spezifische Aktivität der markierten "Tracer"-DNA mit einem Scintillationszähler gemessen. Diese lag zwischen 1,5 x 10^6 und 1,1 x 10^7 cpm/100 ng.

2.2.2.7. Präparation der DNA-DNA-Hybriden

DNA-Hybride wurden unter Verwendung von 20 µl oder 40 ng nichtrepetitiver radioaktiv markierter "Tracer"-DNA und 40 µl oder 40 µg fragmentierter "Driver"-DNA (Verhältnis 1:1000) in 0,48 M Phosphatpuffer je Ansatz hergestellt. Die in 1,5 ml Reaktionsgefäßen befindlichen Hybridansätze wurden 5 min gekocht und dann für 120 min in einem 60^{0}C warmen Wasserbad plaziert (C_0t 16.000). Danach wurde der Ansatz mit deionisiertem Wasser auf 0,12 M Phosphatpuffer verdünnt.

Zwischenzeitlich wurden die HAP-Säulen, die in handelsüblichen 1 ml-Einwegspritzen ohne Injektionnadeln gefüllt wurden, vorbereitet und in den Bohrungen eines speziell angefertigten Wärmeblocks plaziert. Dieser Wärmeblock bestand aus Metall und war mit einem Wasserbad verbunden. Er verfügte über einen Temperaturgradienten von 58,2^{0}C bis 95,0^{0}C. Im Wärmeblock befand sich ein Lochmatrix mit 5 mal 12 Löchern. 12 Löcher verliefen entlang des Temperaturgradienten, wobei die einzelnen Löcher folgenden Temperaturen in den HAP-Säulen entsprachen: 58,2^{0}C; 61,2^{0}C; 64,2^{0}C; 67,3^{0}C; 70,4^{0}C; 73,6^{0}C; 76,7^{0}C; 80,2^{0}C; 83,6^{0}C; 87,2^{0}C; 91,0^{0}C und 95,0^{0}C. Die für jede Temperatur vorhandenen 5 Löcher in Querrichtung erlaubten die parallele Thermochromatographie von je einem homologen Hybriden und vier heterologen Hybriden.

Es wurden je 20 µl Hybridlösung auf jede HAP-Säule gegeben und für ca. 30 min inkubiert. Danach hatten sich die oben angegebenen Temperaturen eingestellt. Anschließend wurd per Hand starker Druck auf die Spritzenstempel ausgeübt und die gesamte Pufferlösung mit den inzwischen geschmolzenen ssDNA-Strängen in Scintillationsgefäßen gesammelt. Das HAP mit den gebundenen nicht geschmolzenen DNA-Hybriden wurde ebenfalls in Scintillationsgefäße gegeben. In diese wurden je 3 ml Scintillationscocktail (erleichtert die quantitative Erfassung der radioaktiviten Zerfälle) gegeben und anschließend die Radioaktivität in einem Scintillationszähler gemessen. Die festgestellten Werte waren die Basis für die Erstellung der Schmelzkurven der einzelnen DNA-DNA-Hybriden.

2.2.3. Auswertungsmethoden der molekularen Daten

2.2.3.1. Berechnung der immunologischen Distanzen

Immunologische Distanzwerte (IDs) wurden nach der bei JOGER (1984) verwendeten Methode berechnet:

$$ID = 100 - (100 \frac{E_{heterolog}}{E_{homolog}})$$

wobei E = gemessene Extinktion ist.

IDs sind umgekehrt proportional der relativen Reaktionsstärke und direkt proportional der Aminosäuredifferenz.

2.2.3.2. Ausschluß ungeeigneter IDs

Zunächst wurde für alle IDs die Kurvencharakteristik so überprüft, wie in Abb. 11 dargestellt. Tests, deren Kurvencharkteristik wesentlich von diesem Heidelbergerkurventyp abwich, wurden von der weiteren Auswertung ausgeschlossen.

Für jeden Vergleich, für den mehr als zwei Tests durchgeführt wurden, wurde die Verteilung der Werte untersucht. Werte, die mehr als 7,5 IDs vom Median abwichen, wurden verworfen und nicht weiter berücksichtigt.

2.2.3.3. Reziprozität der Daten

Die Reziprozität der Datenpaare im Vergleich von Art A zu Art B und umgekehrt ist sowohl für die immunologischen Daten als auch für die DND-DNA-Hybridisierungsdaten ein wichtiges Kriterium. Theoretisch sollten sich bei beiden Verfahren diese Werte entsprechen. In der Praxis tun sie dies oft nicht (MAXSON & WILSON 1975, SARICH & CRONIN 1976, CADLE 1988).

Mangel an Reziprozität kann Aufschluß über das "Methodenrauschen", das heißt den methodischen Fehler oder die methodische Ungenauigkeit, geben.

Nur für die immunologische Methode gilt folgende Ursache für auftretende Nichtreziprozität: Die in Kaninchen produzierten Antiseren können je nach der Immunantwort des jeweiligen Kaninchens individuelle Reaktionsstärken und Differenzierungsfähigkeiten aufweisen. Durch die Verwendung von mehr als einem Kaninchen pro Antiserum kann man diesen Effekt etwas ausgleichen. Dennoch können sich aufgrund des geschilderten Sachverhaltes erhebliche Auswirkungen auf die Reziprozität der Daten ergeben.

Um die Nichtreziprozität der Daten zu erfassen, wurden folgende Parameter berechnet:

- die "prozentuale Standardabweichung der Reziprozität ($\%s_{rezi}$) nach MAXSON & WILSON (1975)

$$\%s_{rezi} = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\left(\frac{(a_i - b_i)100}{a_i + b_i}\right)^2}$$

- die "$\%_{nonreciprocity}$" nach SARICH & CRONIN (1976)

$$"\%_{nonreciprocity}" = 100\frac{D_{A\text{-}B} - D_{B-A}}{D_{A-B} + D_{B-A}}$$

wobei: - a bzw. $D_{A\text{-}B}$: Distanz von B nach A
- b bzw. $D_{B\text{-}A}$: Distanz von A nach B
- n: Anzahl der Datenpaare

2.2.3.4. Korrektur der IDs wegen nichtzufälliger Abweichungen ("nonrandom elements")

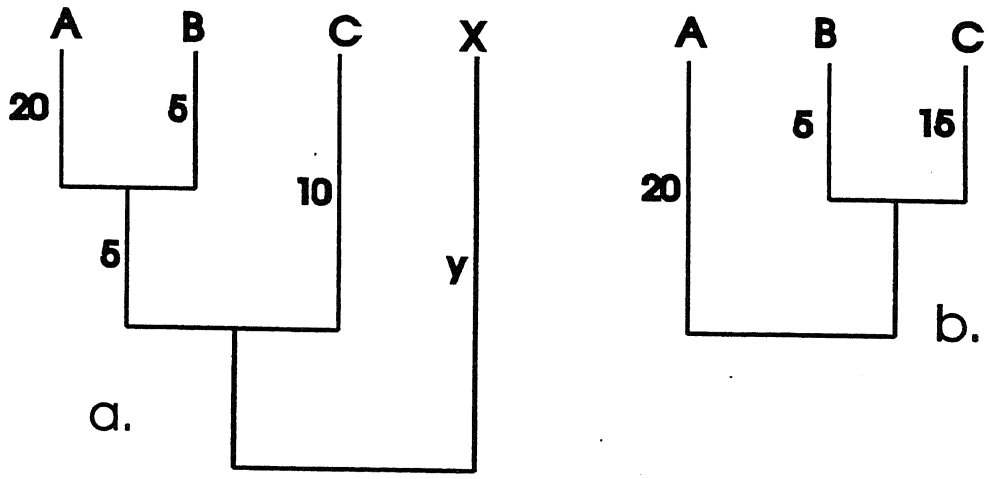
Um die in Abschnitt 2.2.3.3. beschriebene Nichtreziprozität der IDs wegen unterschiedlicher Differenzierungsfähigkeit und Reaktionsstärke der verschiedenen Antiseren auszugleichen, wurde die von SARICH & CRONIN (1976) beschriebene "nonrandom elements"-Korrektur angewendet.

Die in Tab. 7. dargestellte Matrix der reziproken Werte ist die Grundlage für das Korrekturverfahren. Für jede Spalte (Antiserum) und für jede Zeile (Antigen) wird die Summe errechnet. Danach wird der Index einer jeden Zeile und Spalte berechnet (Zeilensumme/Spaltensumme-Index). Dieser Index zeigt die relative Reaktionsfähigkeit des betreffenden Antiserums. Nun wird von allen Indizes derjenige Index ermittelt, der am weitesten von 1,0 abweicht. Die Werte der betreffenden Spalte ("Antiserums") werden mit diesem Index multipliziert. Danach werden erneut Zeilensummen/Spaltensummen-Indizes errechnet und die Spalten, deren Index am weitesten von 1,0 abweicht korrigiert. Dieses Verfahren wird solange wiederholt, bis alle Indizes 1,0 betragen (iteratives Verfahren).

Die Nichtreziprozität, verursacht durch unterschiedliche Reaktivität der Antiseren, wird durch das oben beschriebene relative und iterative Korrekturverfahren ausgeglichen.

Unidirektionale Werte (IDs, bei denen eines der beiden Albumine nur mit Antiseren gegen Albumine anderer Taxa getestet wurde), die nicht in der oben genannten Matrix aufgeführt sind, müssen ebenfalls mit den gefunden Korrekturfaktoren für das betreffende Antiserum korrigiert werden.

2.2.3.5. Test auf unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeiten ("relative rate test")



	A	B	C	X
A	0			
B	25	0		
C	35	20	0	
X	y+25	y+10	y+10	0

Abb. 35. Test auf unterschiedliche Albuminevolutionsraten (verändert nach CADLE 1988). Die Matrix enthält die zugrundeliegenden Distanzdaten. Rekonstruiert man die Beziehungen der verschiedenen Taxa, ohne die Distanzen zur Außengruppe X zu berücksichtigen, so erhält man das in b dargestellte Ergebnis. Berücksichtigt man aber die Distanzen zur Außengruppe X, so zeigt sich, daß sich A seit der Trennung vom letzten gemeinsamen Vorfahren um 15 Distanzeinheiten schneller entwickelt hat als B und C. Unter Berücksichtigung dieses Befundes ergibt sich nun das (realistischere) Beziehungsschema a.

Um die relative Evolutionsgeschwindigkeit sowohl der Albumine als auch der DNA innerhalb einzelner Gruppen oder Linien relativ zu anderen Gruppen oder Linien erkennen zu können, wurden sogenannte "relative rate tests" nach SARICH & WILSON (1967) und CADLE (1988) durchgeführt (Abb. 35.).

Als Vergleichsgruppen oder Außengruppen dienten *Causus* und *Boulengerina* bei den IDs, und *Causus*, *Bothrops* und *Naja* bei den DNA-DNA-Hybridisierungsdaten. Jeweils wurde der Mittelwert zu allen Distanzen zu einem der obigen Taxa berechnet. Im Innengruppe-Außengruppe-Vergleich der verschiedenen Distanzen können nun schneller oder langsamer evolvierende Linien innerhalb der Innengruppe erkannt werden. Die Abweichung vom Mittelwert wurde dann in Korrekturfaktoren umgerechnet, die zur Korrektur der Daten für die Clusteranalysen, die konstante Evolutionsraten voraussetzen, verwendet wurden. Für die additiven Dendrogramme (Fitch-Margoliash-Dendrogramme) wurden keine Ratenkorrekturen vorgenommen.

2.2.3.6. Auswertung der Rohdaten der DNA-DNA-Hybridisierung

Nachdem das Schmelzen der Hybride und die Thermochromatographie durchgeführt waren (siehe Abschnitt 2.2.2.5.), wurde die Radioaktivität in den einzelnen Proben gemessen. Dies geschah in einem Scintillationszähler und wurde in radioaktiven Zerfallsschritten ("counts") gemessen. Für jeden Homo- oder Heteroduplex lagen Proben für je zwölf Temperaturstufen vor.

Die Berechnung der verschiedenen Parameter erfolgte nach den Verfahren von SIBLEY & AHLQUIST (1990) und WERMAN ET AL. (1990).
Zunächst wurden die Prozent Hybridisierung (**%H**) berechnet:

$$\%H = \left(\frac{counts_{gebunden}}{counts_{total}}\right)100$$

wobei: $counts_{gebunden}$ den $counts_{total}$ über 60^0C entsprechen.
Die bei der Temperatur $58{,}2^0C$ eluierte Radioaktivität ist ungebundenes ^{32}P oder wird durch sehr kurze Fragmente verursacht. Für den Homoduplex wurde die %H auf 100% gesetzt.
Der Normalisierungsfaktor (**NF**) für den Homoduplex ist:

$$NF = \frac{1}{Fraktion_{hybridisiert}}$$

Die normalisierten Prozent Hybridisierung (NPH) eines Heteroduplex sind:

$$NPH = (\frac{\%H_{Heteroduplex}}{\%H_{Homoduplex}})100$$

Ein weiterer wichtiger Parameter ist die Temperatur in ^0C, bei der bei einer normalisierten idealen Verteilung 50% der hybridbildenden nichtrepetitiven DNA als Hybriden und 50% dissoziiert vorliegen. Dieser Wert wird $\mathbf{T_{50}H}$ genannt und berechnet sich wie folgt:

$$T_{50}H = \frac{(50 - y_1)}{(\frac{\Delta y}{\Delta T})} + T_1$$

Dabei ist:
- y_1 die Prozentzahl der "counts" bei Beginn des Schmelzkurvensegments
- T_1 die Temperatur bei Beginn des Schmelzkurvensegments
- Δy die Veränderung der Prozent "counts" im Temperatursegment
- ΔT die Veränderung der Temperatur im Temperatursegment.

Weitere wichige Parameter sind die Schmelztemperatur ($\mathbf{T_m}$) und der "**mode**". T_m ist die Temperatur, bei der die Hälfte der hybridisierten DNA dissoziiert ist. Der "mode" ist der höchste Punkt oder Gipfel der Frequenzverteilung einer temperturabhängigen Dissoziationskurve.

2.2.3.7. Stammbaumrekonstruktion

Zur Erstellung von Dendrogrammen, die auf Distanzdaten basieren, wurden zwei grundsätzlich verschiedene Methoden verwendet. Zum einen wurde die Methode nach FITCH & MARGOLIASH (1967) angewandt, die keine konstante Evolutionsrate (Molekularuhr) voraussetzt. Alternativ dazu wurde aber auch eine Methode angewandt, die die Existenz einer molekularen Uhr im Sinne KIMURAs und damit eine annähernd konstante Evolutionsrate annimmt. Dies war die UPGMA-Clusteranalyse (UPGMA= "unweighted pairgroup using arithmetic avererages") (SOKAL & MICHENER 1958).

Um Fitch-Margoliash-Dendrogramme zu erstellen, wurde das Programm FITCH aus dem Programmpaket PHYLIP Version 3.1 ("package of phylogenetic inference programs", FELSENSTEIN 1988) benutzt. Der Fitch-Margoliash-Algorithmus versucht das Dendrogramm zu finden,

welches die Summe der Quadrate der gemessenen und erwarteten Distanzwerte ("sum of squares") minimiert. Dies erfolgt nach der Gleichung:

$$\text{Summe der Quadrate} = \sum_i \sum_j = \frac{n_{ij}(D_{ij} - d_{ij})^2}{D_{ij}^2}$$

wobei - D die gemessene Distanz zwischen den Taxa i und j ist
- d die erwartete Distanz zwischen den Taxa i und j ist
- n die Anzahl der Distanzwerte.

Kriterium zur Beurteilung der Aussagekraft des errechneten Dendrogrammes ist die Übereinstimmung ("goodness of fit") zwischen den gemessenen Distanzen ("input") und den im Dendrogramm erscheinenden Distanzen ("output"). Als Parameter für die Übereinstimmung wurde vom Programm die "average percent standard deviation" (APSD) nach FITCH & MARGOLIASH berechnet. Dies geschah nach folgender Formel:

$$APSD = \sqrt{\frac{\sum \frac{(D_{ij} - d_{ij})^2}{D_{ij}^2}}{n-2}} 100$$

wobei - D und n wie oben
- d die erhaltene Distanz zwischen den Taxa i und j ist.

Als weiterer "goodness of fit"-Parameter wurde der F-Wert nach PRAGER & WILSON (1976) berechnet:

$$F = 100 \frac{\sum |D_{ij} - d_{ij}|}{\sum D_{ij}}$$

wobei D und d wie oben.

Negative Astlängen im Dendrogramm wurden per Option unterbunden. Die FITCH-Dendrogramme besitzen keine Wurzel ("unrooted"), das heißt die erste Verzweigung ist a priori unbekannt. Die Dendrogrammberechnung wurde je zehnmal mit zufällig wechselnder Eingabereihefolge

der Taxa vorgenommen. Da FITCH nur vollständige Matrizen zur Berechnung akzeptiert, wurde leere Zellen reziprok aufgefüllt.

Arten, für die lediglich unidirektionale Werte vorlagen (siehe Abschnitt 3.1.1.5.), wurden nach der Methode von BEVERLEY & WILSON (1982) nachträglich in die Dendrogramme eingefügt. Hierbei diente das FITCH-Dendrogramm als Rahmendendrogramm, in das sukzessive "unidirektionale" Arten eingefügt wurden. Diese Arten wurden zunächst an allen potentiell möglichen Abzweigungsstellen eingefügt. Für jede Möglichkeit wurde der entsprechende F-Wert ermittelt. Als entgültiger Abzweig wurde der mit dem niedrigsten F-Wert ausgewählt.

Die UPGMA-Clusteranalyse (JOGER 1986, JOGER & ARANO 1987, SIBLEY & AHLQUIST 1990) wurde für alle Distanzen durchgeführt. Hierbei können auch leere Matrixzellen toleriert werden. Die unidirektionalen Daten können ebenfalls mit einbezogen werden. Die Clusteranalyse beginnt mit den beiden Taxa, die die kleinste Distanz zueinander aufweisen. Sie werden auf einem gemeinsamen Dendrogrammast plaziert. Anschließend werden die beiden Taxa zusammengefaßt, ihre Distanzen zu anderen Taxa gemittelt und die Taxa, welche die nächst kürzere Distanz zueinander oder zur ersten Gruppe aufweisen, ebenso behandelt, wie zuvor beschrieben. Dieses Verfahren wird solange wiederholt, bis alle Taxa im Dendrogramm berücksichtigt sind. Bei der Clusteranalyse ist allerdings zu beachten, daß bei eventuell auftretenden Evolutionsgeschwindigkeitsunterschieden in verschiedenen Linien (siehe "relative rate test"), diese entsprechend korrigiert werden müssen.

2.3. Auswertung der morphologischen Daten

Die morphologischen Daten, die auf den Ergebnissen von GROOMBRIDGE (1980) und MARX et. al. (1988) basieren, wurden in eine Datenmatrix (Anhang B.) übertragen und mit dem Computerprogramm HENNIG86 Version 1.5 (FARRIS 1988) analysiert.

Dieses Programm arbeitet nach dem Prinzip der größtmöglichen Sparsamkeit ("maximum parsimony"). Das heißt, gibt es mehrere Möglichkeiten, die Daten zu interpretieren, und errechnet das Programm mehrere phylogenetische Hypothesen, so werden diejenigen selektiert, die am sparsamsten sind. Dies wiederum ist an der "Baumlänge" eines jeden Dendrogrammes ("einer jeden Hypothese") ablesbar. Die Baumlänge ist abhängig von der Anzahl der Evolutionsschritte (Transformationen der Merkmale), die nötig sind, um die Merkmalsdifferenzen zu erklären. SWOFFORD & OLSEN (1990) drücken dies wie folgt mathematisch aus:

Von allen möglichen Bäumen gilt es, diejenigen Bäume τ zu finden, die

$$L(\tau) = \sum_{k=1}^{B} \sum_{j=1}^{N} w_j \cdot diff\,(x_{k'j}, x_{k''j})$$

Dabei ist/sind: - L die Länge ("steps") der Bäume bzw. des Baums
- B die Anzahl der Äste
- N die Anzahl der Merkmale
- k′ und k′′ die zwei Verzweigungen eines Astes k
- $x_{k'j}$ und $x_{k''j}$ die Merkmalsausprägungen, die eine Verzweigung kennzeichnen
- diff(y,z) eine Funktion der "Kosten" der Merkmalsänderung von y nach z
- w_j ein Koeffizient, der die Gewichtung bestimmter Merkmale zuläßt (im Normalfall 1).

Die Dendrogramme wurden mit der Prozedur **mhennig*** (unterscheidet sich von der Prozedur **mhennig** durch "branch-swapping" (siehe unten) und die Speicherung nur eines einzigen kürzesten Baumes) erzeugt. Diese Prozedur errechnet mehrere Bäume mit jeweils einen Rechnungsdurchgang pro Baum. Die terminalen Enden oder Taxa werden dabei in unterschiedlicher Reihenfolge zur Berechnung eingelesen. Anschließend wird das sogenannte "branch-swapping", also das Vertauschen der einzelnen Äste eines jeden Dendrogrammes durchgeführt. Dadurch erhölt man nur den kürzesten aller gefunden Bäume. Danach wird durch die Prozedur **bb** ein erweitertes Vertauschen der Dendrogrammäste ("extended branch swapping") durchgeführt. Auf diese Weise erhält man wiederum die kürzesten gefundenen Bäume. Als weitere Prozedur wird nun **xs w** verwendet. Dieser Prozedur liegt ein Algorithmus zugrunde, der die einzelnen Merkmale je nach ihrer Stabiliät im Dendrogramm ("consistency") für die nächste Berechnung eines Dendrogrammes sukzessive neu gewichtet. Diese Berechnung mit **xs w** wurde je Datensatz siebenmal iterativ durchgeführt. Dem Algorithmus liegt das Prinzip der kladistischen Zuverlässigkeit ("cladistic reliability" nach FARRIS (1969)) zugrunde. Merkmale, die sich bei der Berechnung eines Dendrogrammes als besonders stabil erwiesen haben, werden für die nächste Berechnung höher gewichtet als Merkmale, die weniger stabil waren. Dies kann, wenn auch nur selten, zu einem neuen Verzweigungschema führen und erhöht damit die Genauigkeit der gesamten Hypothesenfindung (KLUGE 1993).

Als Parameter, die zur Beurteilung sowohl der gefunden Bäume als auch der involvierten Merkmale dienen, wurde für jeden Baum und jedes Merkmal ein Stabilitätsindex **C** oder **c** ("consistency

index", **C** ist der Stabiliätsindex für ein gesamtes Dendrogramm, **c** für ein Merkmal) und ein "retention index" **R** oder **r** (QUICK 1994) (**R** ist der "retention index" für ein gesamtes Dendrogramm, **r** für ein Merkmal) bestimmt. Der "consisteny index" errechnet sich wie folgt:

$$c = \frac{m}{s}$$

Dabei ist: - m die kleinste Anzahl von Merkmalsübergängen, die ein Merkmal auf jedem beliebigen Baum zeigen könnte
- s die aktuelle Anzahl von Merkmalsübergängen, die ein Merkmal auf dem in Frage stehenden Baum zeigt.

Der "retention index" gibt den Anteil der gefundenen Synapomorphien wieder, die als wahre Synapomorphien bezeichnet werden können, das heißt ohne den Anteil der Synapomorphien, die auf Homoplasie beruhen. Er errechnet sich wie folgt:

$$r = \frac{(g-s)}{(g-m)}$$

Dabei ist: - g die größte Anzahl von Merkmalsübergängen, die ein Merkmal auf dem in Frage stehenden Baum zeigen kann.

Außerdem wird die Anzahl der benötigten Schritte s für jeden Baum und jedes Merkmal angegeben.

Wurden mehrere gleich sparsame Dendrogramme für einen Datensatz gefunden, wurde mit Hilfe der Prozedur **nelsen** ein "strict consensus dendrogram" generiert.

Beide Datensätze wurden unter jeweils zwei verschiedenen Annahmen zur Merkmalsadditivität (FARRIS 1988) ausgewertet. Wird ein Merkmal als additiv gewertet, so ist die Anzahl der Schritte zwischen zwei Merkmalsausprägungen gleich dem absoluten Wert der arithmetischen Differenz. Also wäre hier der "Abstand" zwischen den Merkmalsausprägungen Nr. 2 und Nr. 6 gleich vier. Bei einer nichtadditiven Wertung wird zwischen zwei beliebigen Merkmalsausprägungen nur ein einziger Schritt angenommen. Hier wäre der Abstand zwischen Merkmalsausprägung Nr. 2 und Nr. 6 gleich eins. Merkmale, die mehr als zwei Ausprägungen

zeigten, wurden einmal als additive Merkmale und ein zweitesmal, unabhängig vom erstenmal, als nichtadditive Merkmale in die Analyse genommen. Nur diejenigen Synapomorphien, die unter beiden Annahmen eine phylogenetische Einheit begründeten, wurden als solche akzeptiert und in die im Ergebnisteil gezeigten Konsensusdendrogramme aufgenommen.

2.4. Methodenkritik

2.4.1. Immunologische Methode und DNA-DNA-Hybridisierung

Phylogenetische Hypothesen, die auf morphologischen Merkmalen beruhen, sind jederzeit reproduzierbar. Dies ist bei molekularen Verfahren, insbesondere bei relativen Methoden wie der immunologischen Methode und der DNA-DNA-Hybridisierung, nur mit Einschränkungen möglich. So gibt es hier zum einen die methodischen Fehler, die sich nur bis zu einer bestimmten Größe ausschalten lassen. Beispiele dafür sind Pipettierfehler bei der Erstellung von Verdünnungsreihen oder beim Waschen der Proben etc.. Traten solche "mechanischen" Fehler auf, so wurden sie notiert und bei der weiteren Auswertung berücksichtigt.

Unterschiedliche Differenzierungsfähigkeit der einzelnen Antiseren ist ein Fehlergrund der immunologischen Methode (s. Kap. 2.2.1.). Diese Fehlerquelle wurde dadurch etwas vermindert, daß, wo immer möglich, Antiseren von mehr als einem Kaninchen vereinigt ("gepoolt") wurden. Dennoch ist auch dies kein Garant für die Eliminierung dieser kaninchenindividuellen Unterschiede.

Quelle eines erheblichen "mechanischen" Fehlers bei der DNA-DNA-Hybridisierungsmethode (s. Kap. 2.2.2.) war die Verwendung eines "Wärmeblocks" zum Schmelzen der DNA-Duplexe. Es wurd[illegible]ro Duplex und pro Temperaturstufe gesonderte Proben in 1 ml Einwegspritzen [illegible]nge[illegible] Dies hatte äußerst genau zu erfolgen, da kleine Ungenauigkeiten z.B. beim Pipettieren zur[illegible]änder[illegible]ng der Schmelzkurvencharakteristik führen können. Nach Abschluß des S[illegible]zvorg[illegible]es, d.h. nach Erreichen der jeweiligen Temperatur, wurde die ssDNA mittels [illegible]len [illegible]ks auf die Spritzenstempel aus dem in den Einwegspritzen befindlichen HAP [illegible]t. A[illegible]ies führte aufgrund des manuellen, nicht immer gleichmäßigen Druckes zu [illegible]enau[illegible]n. Insgesamt ist die hier beschriebene manuelle Methode (Wärmeblock und [illegible]weg[illegible]) wesentlich fehleranfälliger, als die von SIBLEY & AHLQUIST verwendete [illegible]ollau[illegible]che Methode (DNAlyzer), bei der jeder Duplex in einem Gefäß angesetzt wurde und die T[illegible]ur in verschiedenen Schritten erhöht wurde. Nach jeder Temperaturerhöhung erfolgte

zeigten, wurden einmal als additive Merkmale und ein zweitesmal, unabhängig vom erstenmal, als nichtadditive Merkmale in die Analyse genommen. Nur diejenigen Synapomorphien, die unter beiden Annahmen eine phylogenetische Einheit begründeten, wurden als solche akzeptiert und in die im Ergebnisteil gezeigten Konsensusdendrogramme aufgenommen.

2.4. Methodenkritik

2.4.1. Immunologische Methode und DNA-DNA-Hybridisierung

Phylogenetische Hypothesen, die auf morphologischen Merkmalen beruhen, sind jederzeit reproduzierbar. Dies ist bei molekularen Verfahren, insbesondere bei relativen Methoden wie der immunologischen Methode und der DNA-DNA-Hybridisierung, nur mit Einschränkungen möglich. So gibt es hier zum einen die methodischen Fehler, die sich nur bis zu einer bestimmten Größe ausschalten lassen. Beispiele dafür sind Pipettierfehler bei der Erstellung von Verdünnungsreihen oder beim Waschen der Proben etc.. Traten solche "mechanischen" Fehler auf, so wurden sie notiert und bei der weiteren Auswertung berücksichtigt.

Unterschiedliche Differenzierungsfähigkeit der einzelnen Antiseren ist ein Fehlergrund der immunologischen Methode (s. Kap. 2.2.1.). Diese Fehlerquelle wurde dadurch etwas vermindert, daß, wo immer möglich, Antiseren von mehr als einem Kaninchen vereinigt ("gepoolt") wurden. Dennoch ist auch dies kein Garant für die Eliminierung dieser kaninchenindividuellen Unterschiede.

Quelle eines erheblichen "mechanischen" Fehlers bei der DNA-DNA-Hybridisierungsmethode (s. Kap. 2.2.2.) war die Verwendung eines "Wärmeblocks" zum Schmelzen der DNA-Duplexe. Es wurden pro Duplex und pro Temperaturstufe gesonderte Proben in 1 ml Einwegspritzen angesetzt. Dies hatte äußerst genau zu erfolgen, da kleine Ungenauigkeiten z.B. beim Pipettieren zur Veränderung der Schmelzkurvencharakteristik führen können. Nach Abschluß des Schmelzvorganges, d.h. nach Erreichen der jeweiligen Temperatur, wurde die ssDNA mittels manuellen Drucks auf die Spritzenstempel aus dem in den Einwegspritzen befindlichen HAP eluiert. Auch dies führte aufgrund des manuellen, nicht immer gleichmäßigen Druckes zu Ungenauigkeiten. Insgesamt ist die hier beschriebene manuelle Methode (Wärmeblock und Einwegspritzen) wesentlich fehleranfälliger, als die von SIBLEY & AHLQUIST verwendete vollautomatische Methode (DNAlyzer), bei der jeder Duplex in einem Gefäß angesetzt wurde und die Temperatur in verschiedenen Schritten erhöht wurde. Nach jeder Temperaturerhöhung erfolgte

dort das Eluieren der ssDNA mit Hilfe einer elektrischen Pumpe. Eine solche vollautomatische Apparatur stand leider im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht zur Verfügung.

Ein ähnliches Phänomen ist die Degradation der "Tracer"-DNA bei der DNA-DNA-Hybridisierungsmethode. Existiert eine größere Fraktion von "Tracer"-DNA, die wesentlich von der angestrebten Größe von 500 Basenpaaren nach unten abweicht, so kommt es durch ein generell früheres Schmelzen der Hybride zu einer Verzerrung aller Schmelzwerte, die mit dem betreffenden "Tracer" erstellt wurden.

Weitere Fehlerquellen, die bei der DNA-DNA-Hybridisierung vorliegen können, sind das Vorhandensein von repetitiver DNA im "Tracer", nicht vollständig abgelaufene Hybridbildungsreaktionen (bei zu kleinem C_0t abgebrochen) oder die Verwendung nicht hinreichend gereinigter DNA zur Herstellung von "Tracer" und "Driver".

Sowohl die individuell unterschiedliche Differenzierungsfähigkeit einzelner Antiseren als auch die durch das Vorhandensein kleiner "Tracer"-DNA verursachte Verzerrung der Ergebnisse sind im Zuge der Auswertung noch korrigierbar, da durch diese Fehler nur bestimmte Meßwerte betroffen sind. Eine geeignete Korrekturmethode ist zweifellos die in Abschnitt 2.2.3.4. erläuterte Methode nach SARICH & CRONIN (1976), die in einem iterativen Prozeß alle Antiseren bzw. "Tracer"-DNAs aneinander anpaßt.

Sind die Einflüsse der unterschiedlichen Antiseren bzw. "Tracer"-DNAs durch die Korrektur nach SARICH & CRONIN eliminiert, so ist in den meisten Fällen immer noch eine gewisse Nichtreziprozität festzustellen. Diese kann zum einen durch "Methodenrauschen" bedingt, zum anderen aber auch durch molekulare Prozesse verursacht sein, die sich in geringem Ausmaß auf die Reziprozität auswirken, aber im einzelnen nach GUYER (1992) und HASS & MAXSON (1993) noch nicht verstanden sind.

2.4.2. Distanzdaten-Auswertung

Die hier verwendeten molekularen Methoden liefern indirekte Vergleichswerte molekularer Strukturen. Lediglich die relative Ähnlichkeit bzw. die relative Unähnlichkeit oder Distanz zwischen ihnen können beobachtet werden. Die real vorliegenden einzelnen Merkmale oder Unterschiede sind nicht direkt sichtbar, wie es etwa bei der DNA-Sequenzanalyse der Fall ist. Dies ist eines der Hauptargumente der Kritiker von Distanzmethoden (besonders Kladisten). Nach ihrer Meinung sind die für die Erstellung phylogenetischer Hypothesen so wichtigen Synapomorphien nicht

beobachtbar. Zwar sind mit Sicherheit auch Synapomorphien an den gemessenen Ähnlichkeiten beteiligt, genauso werden hier aber auch Symplesiomorphien berücksichtigt. Aus diesem Grund scheinen die verwendeten Distanzmethoden phenetisch zu sein. Dies trifft bei strenger Auslegung der Formalismen der Phylogenetischen Systematik nach HENNIG (1982) sicher auch zu. Ein Vorteil der hier verwendeten molekularen Daten und Distanzmethoden ist die geringere Konvergenzgefahr aufgrund äußerer Einflüße (siehe Neutralitätstheorie nach KIMURA).

Bei allen Vor- und Nachteilen verschiedener Methoden sollte man nicht aus den Augen verlieren, daß es darum geht, die Phylogenese einer untersuchten Gruppe mit allen verfügbaren Möglichkeiten möglichst genau zu rekonstruieren. Leider fällt dieses Ziel allzuoft dogmatischen Überlegungen und praxisfernen Meinungsverschiedenheiten zum Opfer. In diesem Zusammenhang scheint mir nach wie vor folgendes Zitat von SARICH & CRONIN (1976) treffend: "...any analysis of an actual data set must take cognizance of the uncertainties introduced by parallelisms, convergences, back mutations, and particularly the already discussed vagaries of immunology. Thus perfect additivity becomes impossible and any cladistic solutions become approximations." und "... the general question of how closely these cladograms approximate what actually happened cannot be answered directly, that is, by checking it against what actually happened. We do not know what actually happened; if we did, there would be little , if any, point in doing the molecular studies. We are then left with three indirect checks on the reliability of the cladograms". Diese Tests sind:

- das "goodness of fit"-Kriterium
- der Vergleich mit Dendrogrammen, die auf anderen molekularen Strukturen basieren
- der Vergleich mit konventionell (z.B. morphologisch, kladistisch etc.) erworbenen Hypothesen zur Phylogenie der in Frage stehenden Gruppe.

Ein besonders guter Test für die Brauchbarkeit der Albumindistanzen ist die Sequenzierung der Albumingene. Kennt man die Sequenz, so kann man die den immunologischen Distanzen zugrundeliegenden Nukleotidveränderungen als einzelne Merkmale benennen und kann die Übereinstimmung der immunologischen Distanzen und der phylogenetisch relevanten Merkmalsänderungen (Synapomorphien) vergleichen. Genau dies wird zur Zeit im Labor von Linda Maxson (Pennsylvania, U.S.A.), wegen des immensen Arbeits- und Kostenaufwandes allerdings nur exemplarisch, an einigen Amphibien- und Säugetierarten durchgeführt. Die Übereinstimmung der immunologischen Daten und der Albumingen-Sequenzanalysen sind außerordentlich gut (C.A.HASS, pers. Mitt.). Dies ist ein sehr starkes Argument für den immunologischen Albuminvergleich, auch wenn man Distanzdaten akzeptieren muß.

Ein weiterer kontrovers diskutierter Kritikpunkt ist die Verwendung verschiedener Stammbaumrekonstruktionsprogramme (FARRIS 1981, FELSENSTEIN 1981, SWOFFORD 1981). Die hierarchischen Clusteranalysen (hier UPGMA) gehen von einer konstanten Evolutionsrate in allen systematischen Linien aus. Dies entspricht nicht der Realität. In unzähligen Fällen wurden erhebliche Ratenunterschiede in verschiedenen Linien festgestellt. Würde man diese nun unkritisch mit einer Clusteranalyse weiterverarbeiten, so würde man unweigerlich zu einem falschen Ergebnis in Form unrichtiger Phylogenien kommen. Korrigiert man die unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeiten aber mit Hilfe eines "relative rate test" (Angleichen der verschiedenen Evolutionsgeschwindigkeiten), so kann man Clusteranalysen durchaus anwenden und die damit gewonnene Hypothesen zum Vergleich mit anderen Methoden heranziehen.

Realistischer im Bezug auf die Evolutionsraten ist die Dendrogramm-Methode nach FITCH & MARGOLIASH. Hier werden, sichtbar durch verschiedene Astlängen im Dendrogramm, die unterschiedlichen Raten berücksichtigt und benötigen keine Korrektur.

Auch die Auswertung der DNA-DNA-Hybridisierungsergebnisse war und ist Gegenstand starker Kritik. Hier geht es meist darum, welcher der verschiedenen Parameter ΔT_m, ΔT_{mode}, ΔNPH oder ΔT_{50H}, der ΔT_m und ΔNPH in einem Wert kombiniert, für die jeweilige Fragestellung am geeignetsten ist. Besonders stark kritisiert wurden SIBLEY & AHLQUIST (1990 und vorher), die Pioniere der DNA-DNA-Hybridisierung, von SARICH et al. (1989). So favorisieren die letztgenannten Autoren den ΔT_{mode}, weil dieser nicht die hohen Standardabweichungen zeigt, die der von SIBLEY & AHLQUIST verwendete ΔT_{50H} aufweist. Der ΔNPH hat sich dann von Vorteil erwiesen, wenn schnell evolvierende DNA vorlag (WERMAN et al. 1990). ΔT_m ist ein gutes Maß für nahe verwandte Arten. Der ΔT_{50H} weist eine größere Anzahl kinetischer Probleme auf. So fällt er linear mit zunehmender Divergenz der verglichenen Hybride bis zu dem Punkt, wo der ΔNPH unter 50% absinkt. Dort wird es sehr schwer, den ΔT_{50H} festzulegen. Dies kann nur durch Extrapolation der beobachteten Schmelzkurve geschehen. Die Auswahl geeigneter Parameter für die Analyse der Daten der DNA-DNA-Hybridisierung ist von entscheidender und kritischer Wichtigkeit.

2.4.3. Auswertung morphologischer Daten mit Computerprogrammen

Anders als bei den im vorherigen Abschnitt behandelten Distanzmethoden haben wir es bei der Auswertung morphologischer Daten mit Computerprogrammen mit diskreten oder qualitativen Merkmalen zu tun. Die beteiligten Arten werden mit dem verwendeten Programm HENNIG86,

basierend auf dem Prinzip der größtmöglichen Sparsamkeit ("maximum parsimony") der Merkmalsveränderungen, in einem Dendrogramm dargestellt, das kladistischen Anforderungen entspricht. Leider sind die genauen Algorithmen der meisten derartigen Programme und auch von HENNIG86 meines Wissens nicht veröffentlicht. Sie basieren auf den Grundzügen des Wagner-Algorithmus (FARRIS 1970). Das Sparsamkeitskriterium muß in der Realität nicht in allen Fällen wirklich zutreffen. Theoretisch ist es leicht denkbar, daß die Evolution in einigen Fällen "Umwege" gegangen ist.

Um die Möglichkeiten und Grenzen solcher Programme zu kommentieren, sollen MAYR & ASHLOCK (1991, S. 295) zitiert werden: "Avoid an unnecessary reverence for the computer as a black box that unfailingly produces ideal solutions. The fact is that every computer program looks for the most parsimonious tree, ... Meeting these computational goals - parsimony,....- may produce results that only approximate biological reality. One should always use one´s knowledge of the organisms to examine the reasonableness of the trees presented by a computer program."

Auch "Computerstammbäume" sind natürlich nur so gut wie die als Grundlage verwendeten Merkmale. Die Auswahl derselben geschieht subjektiv, genauso wie die Bewertung der Transformationsreihen.

Dies macht erneut deutlich, daß auch Computeranalysen nur eine weitere Möglichkeit dafür sein können, synthetisch, unter Verwendung möglichst vieler Methoden und Merkmale, zur Annäherung an die reale Phylogenie eines Taxons zu gelangen.

3. Ergebnisse

3.1. Molekulare Ergebnisse

3.1.1. Immunologische Ergebnisse

3.1.1.1. Immunologische Distanzen

In Tab. 7. ist die reziproke Matrix der nach der in Abschnitt 2.2.1. erläuterten Methode erhaltenen unkorrigierten IDs dargestellt.

Die monospezifischen Antiseren gegen die beiden *B. arietans*-Albuminisomere zeigten keine signifikanten Unterschiede in ihrer immunologischen Reaktion gegen heterologe Albumine. Die mit ihnen gewonnen IDs wurden gemittelt.

Wurden Antiseren und Albumine mehrerer Unterarten einer Art, wie zum Beispiel bei *Bitis gabonica*, verwendet, so wurden die entsprechenden Einzel-IDs ohne Rücksicht auf die Unterart auf Artniveau gemittelt.

Da die *B. peringueyi*-Albuminproben nicht für die heterologen Tests ausreichten, blieben einige *B. peringueyi*-Zellen in der Matrix leer. Um diese Art nicht vollständig aus der reziproken Matrix eliminieren zu müssen, wurden die fehlenden fünf Werte reziprok aufgefüllt, das heißt, die vorhandenen reziproken Werte wurden in die leeren Zellen übernommen. Die aufgefüllten Werte sind keine tatsächlichen Meßwerte und wurden deshalb auch nicht in die Berechnung der % s_{rezi}-Werte und "$\%_{nonreciprocity}$"-Werte einbezogen.

Der % s_{rezi}-Wert für die reziproke Matrix beträgt 17,9, der "$\%_{nonreciprocity}$"-Wert ist 11,8.

In Tab. 8. ist die unvollständige ID-Matrix der unidirektionalen Vergleiche dargestellt.

Antiseren:	*Bari*	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*	*Bann*
Albumine:																	
B. arietans	0	52	46	39	49	52	43	56	68	76	68	70	78	79	71	79	93
B. nasicornis	49	0	7	32	46	50	50	50	65	76	60	59	63	57	65	78	93
B. gabonica	48	8	0	30	44	55	52	51	59	76	56	50	58	48	65	77	93
B. atropos	41	49	30	0	3	37	24	37	70	73	59	51	60	56	68	76	95
B. cornuta	54	57	54	19	0	37	16	47	70	78	66	37	74	50	68	82	92
B. caudalis	43	62	48	11	8	0	9	55	79	80	48	28	62	43	61	79	88
B. peringueyi	53	63	49	13	20	11	0	54	**69**	**75**	**67**	**65**	**64**	43	53	77	88
A. superciliaris	59	70	40	51	60	51	63	0	31	62	43	42	65	14	62	71	89
A. nitschei	74	77	65	70	69	80	69	44	0	30	64	50	72	59	70	84	92
A. squamigera	76	69	62	70	69	77	75	53	10	0	66	51	73	53	71	85	92
C. cerastes	54	65	51	35	48	70	67	36	48	67	0	8	47	19	32	76	81
C. vipera	53	71	56	33	44	70	65	50	53	64	20	0	55	35	41	70	84
Echis	65	65	47	42	56	70	64	33	58	65	36	35	0	46	19	77	88
M. deserti	44	69	50	34	52	71	62	41	59	82	39	33	56	0	26	76	87
D. russelii	55	70	56	44	60	74	66	54	64	66	52	40	67	14	0	77	90
C. rhombeatus	68	75	68	52	61	74	73	55	74	84	60	67	78	65	55	0	93
B. cf. annulata	95	90	91	94	89	96	88	92	92	94	84	88	92	95	89	91	0

Tab. 7. Reziproke unkorrigierte IDs der Serumalbumine. Die Namen der Antiseren sind Abkürzungen der in der Spalte Albumine aufgeführten Arten. Die in der Zeile *B. peringueyi* fett gedruckten Werte sind reziprok aus der entsprechenden Spalte aufgefüllte Werte. Der % s_{rezi}-Wert beträgt 17,9 und der "$\%_{nonreciprocity}$"-Wert ist 11,8 für die dargestellte Matrix.

Antiseren:	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*
Albumine:											
B. xeropaga	4	12	20	8				46	38	56	
B. schneideri	12	16	11	11				60	48	54	75
A. chloroechis					57	5	22	66	50	51	77
A. hispidus					54	1	15			62	87
A. desaixi					59	7	24	78	52	52	82
C. resimus											18
C. defilippii											30

Tab. 8. Unvollständige Matrix der unidirektionalen heterologen IDs. Die Antiseren-Abkürzungen entsprechen denen in Tab. 7.

3.1.1.2. Korrektur der unterschiedlichen Differenzierungsfähigkeit der Antiseren ("nonrandom elements")

Die unterschiedliche Differenzierungsfähigkeit der Antiseren wurde nach der in Abschnitt 2.2.3.4. beschriebenen Methode korrigiert. Für die vorliegende Matrix waren insgesamt 24 iterative Korrekturschritte notwendig (Anhang D.). Die korrigierte reziproke Matrix ist in Tab. 10. dargestellt.

Die Korrekturfaktoren lagen zwischen 0,80 (*B. caudalis*- und *Echis*-Antiserum) als Minimum und 1,19 (*B. atropos*-Antiserum) als Maximum. Die durchschnittliche Abweichung vom Idealwert 1,00 betrug 0,10. Die Korrekturfaktorenextrema waren deutlich innerhalb der Grenzen der in Tab. 9. zitierten Literaturwerte.

Tab. 9. Literaturdaten der Korrekturfaktorenextrema zur Angleichung unterschiedlicher Differenzierungsfähigkeit verschiedener Antiseren.

Literaturquelle	Korrekturfaktorenextrema	Schlangengruppe
CADLE 1984	0,80 / 1,30	Xenodontinae
CADLE 1988	0,82 / 1,28	Caenophidia
CADLE 1992	0,93 / 1,18	Viperidae sensu lato
CADLE 1994	0,76 / 1,44	afrikanische Colubriden
HERRMANN et al. 1992	0,84 / 1,81	paläarktische Vipern
diese Arbeit	0,80 / 1,19	afrikanische Vipern

Antiseren:	*Bari*	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*	*Bann*
Korrekturfaktoren:	1,07	0,87	1,04	1,19	1,12	0,80	0,95	1,05	1,08	0,90	0,88	1,08	0,80	1,09	1,00	0,87	1,00
Albumine:																	
B. arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	69	60	76	63	86	71	69	93
B. nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	52	70	68	53	64	51	62	65	68	93
B. gabonica	51	7	0	36	49	44	49	54	64	68	49	54	47	52	65	67	93
B. atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	76	66	52	55	48	61	68	66	95
B. cornuta	58	50	56	23	0	30	15	49	76	70	58	40	59	55	68	71	92
B. caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	72	42	30	50	47	61	69	88
B. peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	75	67	59	70	51	47	53	67	88
A. superciliaris	63	61	42	61	67	41	60	0	34	56	38	45	52	15	62	62	89
A. nitschei	79	67	68	83	77	64	66	46	0	27	56	54	58	64	70	73	92
A. squamigera	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	59	58	71	74	92
C. cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	52	60	0	9	38	21	32	66	81
C. vipera	57	62	58	39	49	56	62	52	57	58	18	0	44	38	41	61	84
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	63	58	32	38	0	50	19	67	88
M. deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	64	74	34	36	45	0	26	66	87
D. russelii	59	61	58	52	67	69	63	57	69	59	46	43	54	15	0	67	90
C. rhombeatus	73	65	71	62	68	59	69	58	80	76	53	72	63	71	55	0	93
B. cf. annulata	102	78	95	112	99	77	84	97	99	84	74	95	74	104	89	79	0

Tab. 10. Reziproke Matrix der für die unterschiedliche Differenzierungsfähigkeit der verschiedenen Antiseren korrigierten IDs der Serumalbumine. Die Gesamtkorrekturfaktoren für jedes Antiserum sind das Produkt der Einzelkorrekturfaktoren jedes Korrekturschrittes. Die Namen der Antiseren sind Abkürzungen der in der Spalte Albumine aufgeführten Arten. Der % s_{rezi}- Wert beträgt 14,9 und der "$\%_{nonreciprocity}$"-Wert ist 9,3 für die dargestellte Matrix.

Antiseren:	*Bari*	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*
Albumine:																
B. arietans																
B. nasicornis	7															
B. gabonica	3	0														
B. atropos	2	5	5													
B. cornuta	3	1	5	20												
B. caudalis	4	14	6	17	21											
B. peringueyi	16	7	2	8	7	0										
A. superciliaris	4	9	12	22	18	17	3									
A. nitschei	6	3	4	6	1	21		12								
A. squamigera	12	8	4	17	7	10		0	16							
C. cerastes	2	4	4	10	4	14		0	4	2						
C. vipera	19	2	4	16	9	26		7	3	3	9					
Echis	7	6	2	2	4	6		17	5	1	6	6				
M. deserti	39	2	0	21	3	10	12	28	0	16	13	2	5			
D. russelii	12	4	7	16	1	8	10	5	1	12	14	2	35	11		
C. rhombeatus	4	3	4	4	4	10	2	4	7	2	13	11	3	5	12	
B. cf. annulata	9	15	2	17	7	11	4	8	7	12	7	11	14	17	1	15

Tab. 11. Differenz zwischen den jeweils reziproken Werten. Die Antiseren-Namen sind Abkürzungen der in der Spalte Albumine aufgeführten Arten. Reziprok aufgefüllte Werte wurden nicht beachtet (leere Zellen in der halben Matrix!).

Durch das Ausgleichen der unterschiedlichen Differenzierungsfähigkeit der Antiseren konnte der % s_{rezi}-Wert auf 14,9 gesenkt werden, der "%$_{nonreciprocity}$"-Wert beträgt nun 9,3. Auch diese Werte sind für die Größe der vorliegenden Matrix von 17 und verglichen mit Literaturdaten sehr gut. HASS & MAXSON (1993) zitieren % s_{rezi}-Werte von insgesamt 24 verschieden immunologischen Arbeiten. Im Durchschnitt lag der % s_{rezi}-Wert bei 12,4. Die Anzahl der beteiligten Taxa, das heißt die Größe der Matrix, lag allerdings nur bei durchschnittlich sechs. Die Arbeit mit der größten Anzahl von Taxa, nämlich 14, wies einen % s_{rezi}-Wert von 17,0 auf (BAVERSTOCK et al. 1989). Mit zunehmender Größe der Matrix verschlechtert sich die Reziprozität in der Regel.

Um die Albuminvergleiche mit der größten Nichtreziprozität besser erkennen zu können, wurde in Tab. 11. die Differenz zwischen jeweils beiden reziproken Werten dargestellt.

Einige schlechte Reziprozitäten (hohe Differenzen) sind gleichmäßig über die halbe Matrix verteilt und müssen als Folge von Methodenfehlern interpretiert werden. Besonders auffallend ist die ID-Differenz von 39 beim Vergleich *B. arietans* - *M. deserti* und von 35 bei *Echis* - *D. russelii*.

Die unidirektionalen Werte mußten ebenfalls mit den für die Antiseren gefundenen Korrekturfaktoren multipliziert werden. Tab. 12. zeigt die unidirektionalen Werte.

Antiseren:	***Batr***	***Bcor***	***Bcau***	***Bper***	***Asup***	***Anit***	***Asqu***	***Echi***	***Mdes***	***Drus***	***Crho***
Korrekturfaktoren:	1,19	1,12	0,80	0,95	1,05	1,08	0,90	0,80	1,09	1,00	0,87
Albumine:											
B. xeropaga	5	13	16	8				37	41	56	
B. schneideri	14	18	9	11				48	52	54	65
A. chloroechis					60	5	20	53	55	51	67
A. hispidus					57	1	14			62	76
A. desaixi					62	8	22	62	57	52	71
C. resimus											16
C. defilippii											26

Tab. 12. Unvollständige Matrix der für die unterschiedliche Differenzierungsfähigkeit der Antiseren korrigierten unidirektionalen heterologen IDs. Die Antiseren-Abkürzungen entsprechen denen in Tab. 7.

3.1.1.3. Relative Evolutionsgeschwindigkeit der verschiedenen Albumine ("relative rate test")

Der Test auf die relative Evolutionsgeschwindigkeit der verschiedenen Albumine wurde nach der in Abschnitt 2.2.3.5. beschriebenen Methode durchgeführt. Als Außengruppe standen zum einen *Boulengerina* cf. *annulata* als Vertreterin der Elapidae zur Innengruppe Viperidae zur Verfügung, zum anderen *Causus rhombeatus* als Außengruppe zur Innengruppe Viperinae s.str.. Aufgrund der sehr großen durchschnittlichen Distanz von *Boulengerina* zu den anderen Taxa wurde *Causus* als Außengruppe für den "relative rate test" ausgewählt. Der durchschnittliche ID von *Causus* zu den Innengruppentaxa beträgt 67. Die Abweichung jedes Taxons von diesem Mittelwert wurde als absolute "relative Rate" festgestellt und anschließend zu einem Korrekturfaktor umgerechnet. Die relativen Raten sind in Tab. 13. aufgeführt.

Tab. 13. Relative Raten der Albumine im Vergleich zur Außengruppe *Causus*. Der Mittelwert aus allen reziproken Tests zur Außengruppe *Causus* beträgt 67. [1]: lediglich unidirektional getestete Taxa.

Albumin	**Relative Rate**	**Albumin**	**Relative Rate**
B. arietans	+ 4	*A. squamiger*	+ 8
B. nasicornis	0	*A. chlorechis*[1]	0
B. gabonica	+ 2	*A. hispidus*[1]	+ 9
B. atropos	- 3	*A. desaixi*[1]	+ 4
B. cornuta	+ 3	*C. cerastes*	- 7
B. caudalis	- 3	*C. vipera*	0
B. peringueyi	+ 1	*Echis*	- 2
B. schneideri[1]	- 2	*M. deserti*	+ 2
A. superciliaris	- 7	*D. russelii*	- 6
A. nitschei	+ 10		

Die langsamste Evolutionsgeschwindigkeit weisen nach diesem Test die Albumine von *A. superciliaris* und *C. cerastes* mit - 7 auf, die schnellste hat *A. nitschei* + 10. Die "arborealen" *Atheris*-Arten (hier *Atheris* ohne *superciliaris*) weisen insgesamt eine Tendenz zu beschleunigter Albuminevolution auf. Andere Tendenzen sind aufgrund obiger Tabelle nicht festzustellen.

Antiseren:	*Bari*	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*	*Bann*
Korrekturfaktoren:	0,94	1,00	0,97	1,05	0,96	1,05	0,99	1,12	0,87	0,89	1,12	1,00	1,03	0,97	1,10		
Albumine:																	
B. arietans	0	43	44	46	49	41	38	62	60	57	63	71	61	79	73	65	93
B. nasicornis	49	0	7	40	49	42	47	59	61	61	59	64	52	60	72	68	93
B. gabonica	47	7	0	36	46	45	47	58	54	59	54	52	47	49	69	65	93
B. atropos	43	45	32	0	3	33	24	46	69	61	61	58	52	62	79	69	95
B. cornuta	52	48	52	23	0	30	14	53	63	60	62	38	59	51	72	68	92
B. caudalis	45	57	51	14	9	0	9	68	78	67	50	32	54	48	70	72	88
B. peringueyi	53	54	49	16	21	9	0	63	64	59	65	69	52	45	58	66	88
A. superciliaris	66	68	45	71	72	48	66	0	33	56	47	51	60	17	76	69	89
A. nitschei	65	58	57	76	64	59	56	45	0	21	55	47	52	54	67	64	92
A. squamigera	68	53	56	78	66	58	63	55	8	0	58	49	54	50	70	66	92
C. cerastes	61	63	58	49	58	66	71	47	51	60	0	10	44	23	39	74	81
C. vipera	53	62	56	41	47	59	61	59	50	51	20	0	46	37	45	61	84
Echis	67	58	49	54	62	61	62	40	56	54	37	39	0	50	22	69	88
M. deserti	43	58	49	41	54	58	57	47	54	64	37	35	45	0	28	64	87
D. russelii	61	67	62	60	71	69	68	70	66	58	56	48	61	16	0	74	90
C. rhombeatus	68	61	69	65	65	62	69	65	70	67	59	43	65	69	61	0	93
B. cf. annulata	102	78	95	112	99	77	84	97	99	84	74	95	74	104	89	79	0

Tab. 14. Reziproke Matrix der für die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit der verschiedenen Albumine korrigierten IDs. Die Namen der Antiseren sind Abkürzungen der in der Spalte Albumine aufgeführten Arten.

Die in Tab. 14. dargestellte Matrix besteht aus IDs, deren relative Rate mit den angegebenen Korrekturfaktoren korrigiert wurde. Dies hatte für jedes beteiligte Albumin zu erfolgen. Praktisch mußte je Taxon die betreffende Spalte und Zeile (!) mit dem Korrekturfaktor multipliziert werden.

Das Ausgleichen der unterschiedlichen Substitutionsraten der Albumine hatte keine Auswirkungen auf den % s_{rezi}-Wert und den "%$_{nonreciprocity}$"-Wert.

Die unidirektional ermittelten IDs wurden ebenfalls korrigiert. Das *B. xeropaga*-Albumin konnte nur für die beteiligten Antiseren korrigiert werden. Leider konnte aufgrund eines Mangels an *xeropaga*-Albumin kein Test mit *Causus* vorgenommen werden, so daß Vergleichswerte für die eventuelle Korrektur fehlten. Die Korrektur der unidirektionalen IDs ist in Tab. 15. dargestellt.

Antiseren:	***Batr***	***Bcor***	***Bcau***	***Bper***	***Asup***	***Anit***	***Asqu***	***Echi***	***Mdes***	***Drus***	***Crho***	
Korrekturfaktoren:	**1,05**	**0,96**	**1,05**	**0,99**	**1,12**	**0,87**	**0,89**	**1,03**	**0,97**	**1,10**		
Albumine:												Korrekturfaktoren:
B. xeropaga	5	13	17	8				38	40	62		
B. schneideri	15	18	10	11				51	52	61	67	**1,03**
A. chloroechis					67	4	18	55	53	56	67	**1,00**
A. hispidus					56	1	11			60	67	**0,88**
A. desaixi					65	7	18	60	52	54	67	**0,94**

Tab. 15. Unvollständige Matrix der für die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit der Albumine korrigierten unidirektionalen heterologen IDs. Die Abkürzungen der Antiseren entsprechen denen in Tab. 14. Für das *B. xeropaga*-Albumin konnte keine relative Rate ermittelt werden.

3.1.1.4. Diskussion der IDs und der Korrekturen

Die gemessenen IDs entsprachen größtenteils den durch die bisherige Systematik erwarteten Gruppenabstufungen. Die verschiedenen *Bitis*-Arten zeigten zum Beispiel zueinander kleinere IDs als zu Arten anderer Gattungen.

Erstaunlich hoch waren lediglich die IDs, die *Atheris superciliaris* und die anderen Vertreter der Gattung *Atheris* betrafen. Diese IDs lagen in einigen Fällen deutlich über denjenigen, die *A. superciliaris* zu anderen Gattungen (*B. atropos*, *C. cerastes*, *Echis*, *M. deserti*) aufwies.

Die Korrektur der unterschiedlichen Differenzierungsfähigkeit der Antiseren blieb im Rahmen der Korrekturfaktoren, die in anderen Arbeiten mit ähnlich großen Matrices durchgeführt wurden. Die Reziprozität der Daten ist verglichen mit anderen immunologischen Serumalbuminuntersuchungen sehr gut. Die in Tab. 11. dargestellten stärkeren Abweichungen der reziproken Daten voneinander sind zum größten Teil gleichmäßig in der Matrix verteilt. Für diese Abweichungen können lediglich eine eventuelle leichte Denaturierung der Serumalbumine, Pipettierfehler oder ähnliche Methodenfehler verantwortlich gemacht werden. Lediglich Werte, die das *B. caudalis*-Albumin betrafen, zeigten fast alle eine überdurchschnittliche Abweichung von der Reziprozität.

Bei der Korrektur der verschiedenen Evolutionsraten der Albumine wurde deutlich, daß die einzelnen Linien zwar kleine Ratenschwankungen im Vergleich zum *Causus*-Albumin aufwiesen, als ganze Gruppe zeigte aber lediglich *Atheris* mit der Ausnahme von *A. superciliaris* ein etwas schneller evolvierendes Albumin. Diese kleinen Ratenunterschiede müssen dahingehend gedeutet werden, daß sie an sich nicht gegen die Existenz einer molekularen Uhr sprechen, diese aber in einzelnen Linien durchaus kleinere Abweichungen vom durchschnittlichen "Ticken" der Uhr aufweisen kann, was wiederum in der weiteren Auswertung berücksichtigt werden muß.

3.1.1.5. Rekonstruktion eines Dendrogrammes nach FITCH & MARGOLIASH

Zur Berechnung eines Dendrogrammes mit dem Programm FITCH, welches auf dem Algorithmus von FITCH & MARGOLIASH (1967) basiert, wurde die in Tab. 16. dargestellte Matrix (untere linke Hälfte) verwendet.

Da die Reihenfolge der Eingabe der Taxa zur Berechnung das Ergebnis beeinflussen kann, wurde die Berechnung insgesamt 11 mal mit zufälliger Taxaeingabereihenfolge wiederholt. Bei den verschiedenen Berechnungen wurden zwischen 380 und 486 Dendrogramme erzeugt und verglichen. Der APSD-Wert von 9,4 (F-Wert: 9,9) und das Verzweigungsmuster des resultierenden Dendrogrammes waren in zehn Fällen gleich. Lediglich bei einer Berechnung lag der APSD-Wert höher, was zum Ausschluß dieses Dendrogrammes führte.

Causus wurde bei der Berechnung per Option als Außengruppe bestimmt.

Negative Astlängen wurden nicht (!) per Option unterbunden und waren möglich. Das resultierende Dendrogramm (durchgezogene Linien) ist in Abb. 36. dargestellt.

	Bari	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*
B. arietans		54	50	46	49	48	49	59	66	67	59	62	62	60	68	74
B. nasicornis	49		7	45	48	46	48	58	65	66	57	60	61	59	66	72
B. gabonica	50	7		41	44	43	44	50	57	58	50	53	53	51	59	65
B. atropos	45	41	34		13	17	19	50	57	58	49	52	53	51	58	64
B. cornuta	57	51	53	13		21	22	53	60	61	52	55	56	54	61	68
B. caudalis	44	47	47	22	20		9	52	59	59	51	54	54	53	60	66
B. peringueyi	49	52	50	19	19	9		53	60	61	53	56	56	54	61	68
A. superciliaris	61	57	48	50	58	50	59		34	35	38	41	41	39	46	53
A. nitschei	76	69	66	80	77	75	71	40		19	45	48	48	46	53	67
A. squamigera	75	64	66	75	74	67	69	56	19		45	48	49	47	54	68
C. cerastes	59	55	51	47	56	49	62	38	54	59		14	36	31	38	60
C. vipera	67	63	56	47	45	43	66	49	56	57	14		39	34	41	63
Echis	67	54	48	49	61	53	56	44	61	59	35	41		37	45	63
M. deserti	67	61	52	51	57	52	53	29	64	66	28	37	48		21	61
D. russelii	65	63	62	60	68	60	58	60	70	65	39	42	37	21		69
C. rhombeatus	71	67	69	64	70	64	68	60	77	75	60	67	65	69	61	

Tab. 16. Matrix der immunologischen Distanzen der reziprok getesteten Albumine und der im FITCH-Dendrogramm (Abb. 15.) dargestellten Distanzen. Unten links: Mittelwerte der in Tab. 14. aufgeführten reziproken IDs (Eingabe, "input"). Oben rechts: IDs, die durch das FITCH-Dendrogramm wiedergegeben werden (Ausgabe, "output").

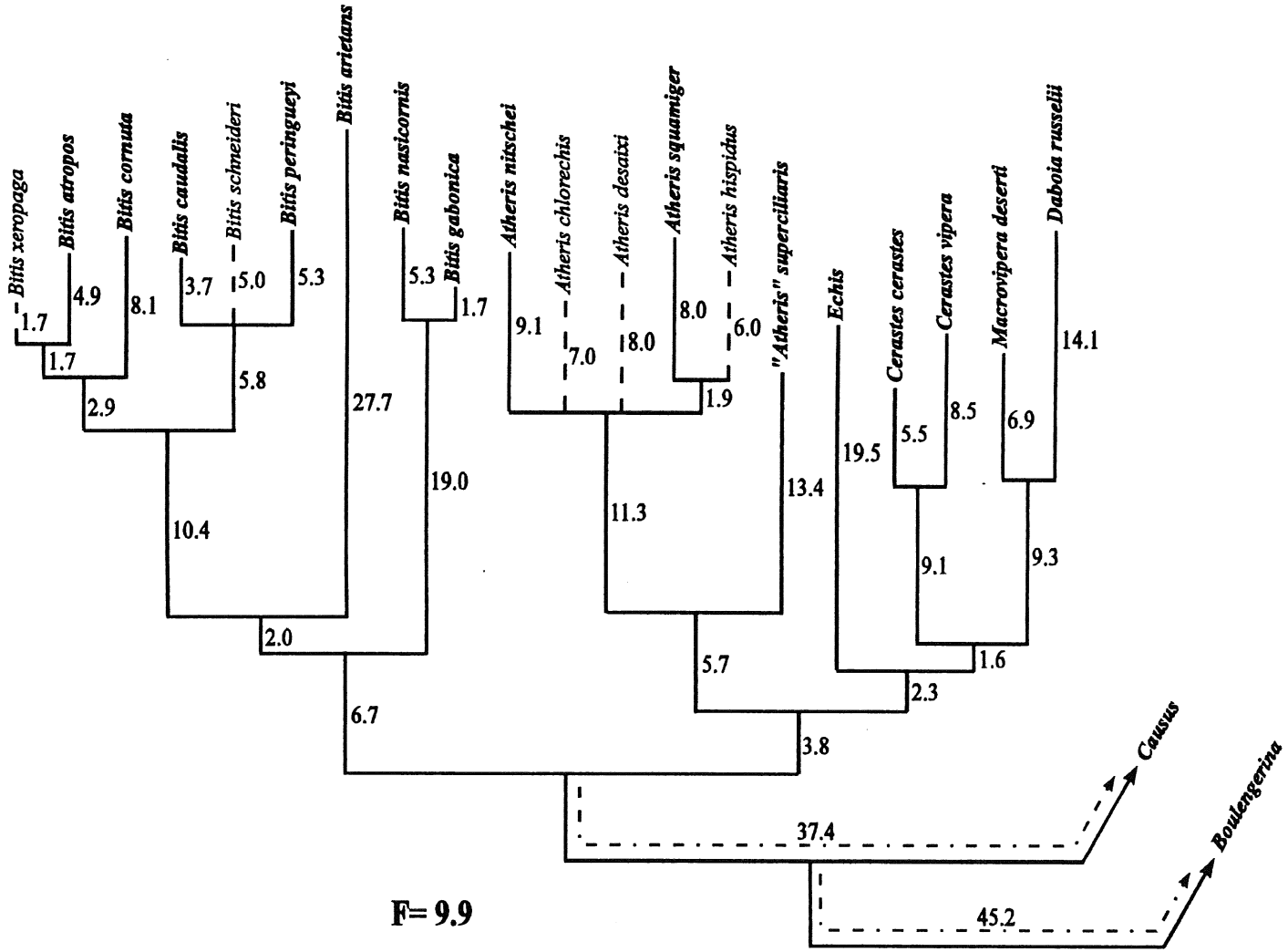
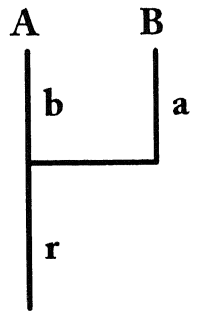


Abb. 36. FITCH-Dendrogramm nach der Methode von FITCH & MARGOLIASH (1967). Nachträglich nach der Methode von BEVERLY & WILSON (1982) eingefügte Taxa (unidirektionale IDs) sind durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Die Zahlen an den einzelnen Ästen geben den jeweiligen ID-Wert des betreffenden Aststückes an. Die gepunktet-gestrichelte Linie verdeutlicht, daß es sich sowohl bei der *Causus*- als auch bei der *Boulengerina*-Distanz um die gesamte Distanz zur jeweils links liegenden Gruppe handelt (Innengruppe, "unrooted tree"). F: F-Wert (nur für reziproke Werte) nach PRAGER & WILSON (1976).

Die terminalen Enden der Äste befinden sich mit geringen Abweichungen auf einem Niveau (lediglich der *B. arietans*-Ast liegt etwas über dem Niveau, *A. superciliaris*, *C. cerastes* und *M. deserti* liegen etwas unter dem Niveau). Dies ist ein Indiz dafür, daß es keine wirklich gravierenden Evolutionsratenunterschiede der untersuchten Albumine gibt.

Unidirektionale Taxa wurden nach der Methode von BEVERLEY & WILSON (1982) in das FITCH-Rahmendendrogramm eingearbeitet. Dies geschah durch die alternative Einfügung des jeweiligen unidirektionalen Taxons in jede mögliche und wahrscheinliche Dendrogrammposition. Für jede Position wurde der F-Wert (nur für den relevanten Dendrogrammbereich, nicht für das gesamte Dendrogramm) errechnet. Der Abzweig mit dem niedrigsten F-Wert wurde als wahrscheinlichste Hypothese akzeptiert. Abzweige mit negativen Astlängen wurden von der weiteren Auswertung ausgeschlossen. Im Fall von *A. hispidus* gab es zwei konkurrierende Abzweige mit exakt dem gleichen niedrigsten F-Wert ((1) Schwestertaxon von *A. squamiger*, (2) Politomie bei Verzweigung D in Abb. 36.). Hier wurde für das Dendrogramm die von GROOMBRIDGE (1980) favorisierte Alternative eines engeren *A. squamiger-A. hispidus*-Verhältnisses ausgewählt. Methodisch ist die andere Alternative ebenso wahrscheinlich. Die Errechnung der Abzweige der unidirektionalen Taxa ist in Tab. 17. dargestellt.

Tab. 17. Berechnung alternativer, nachträglich in das FITCH-Dendrogramm eingefügter Abzweige unidirektional getesteter Albumine nach der Methode von BEVERLEY & WILSON (1982). Die für das Dendrogramm ausgewählten Alternativen (kleinste F-Werte) sind durch fettgedruckte F-Werte gekennzeichnet. Abzweige mit negativen Astlängen schieden aus. [1]: A bis E bezieht sich auf Verzweigungsstellen im FITCH-Dendrogramm (Abb. 15.). [2]: Die folgende Skizze zeigt beispielhaft die Benennung der Aststücke bei nachträglicher Einfügung des Taxons B:



[3]: F-Wert nach Prager & Wilson (1976) als "goodness of fit"-Kriterium. Hier nur für die relevanten Dendrogrammteile errechnet. [4]: Der gefundene r-Wert ist so groß, daß bei der

Einfügung und Verrechnung mit dem Rahmendendrogramm der b-Ast negativ werden würde. Abzweige mit solch großen r-Werten wurden von der weiteren Auswertung ausgeschlossen.

Art	**Anzahl der Tests**	**Abzweig[1]**	**Astlängen[2]**			**F-Wert[3]**
			a	**b**	**r**	
B. xeropaga	9	*B. atropos* - A	0,5	4,5	0,4	**22,4**
		B. cornuta - A	11,0	2,0	6,1	48,1
		B. caudalis - B	12,0	4,0	-0,3	
		B. peringueyi - B	7,0	1,0	4,3	36,5
		A	5,0			24,4
		B	6,0			35,3
		C	6,0			25,6
		A - C	9,0	1,0	8,0[4]	
		B - C	12,0	1,0	9,0[4]	
B. schneideri	9	*B. caudalis* - B	5,0	4,0	-0,3	
		B. peringueyi - *B*	7,0	4,0	1,3	23,5
		B. atropos - A	12,0	3,0	1,9	35,5
		B. cornuta - A	12,0	6,0	2,1	36,7
		A	8,0			27,7
		B	5,0			**18,7**
		C	7			22,3
		A - C	13,0	3,0	6,0[4]	
		B - C	7,0	3,0	7,0[4]	
A. chloroechis	4	*A. nitschei* - D	-5,0	10	-1,0	
		A. squamiger - D	7,0	13,0	-3,0	
		D	7			**34,5**
		D - E	7,0	17,0	3,8	43,0
A. hispidus	4	*A. nitschei* - D	-4,0	5,0	4,1	
		A. squamiger - D	6,0	8,0	1,9	**35,8**
		D	4			35,8
		D - E	7,0	12,0	8,8	47,7
A. desaixi	4	*A. nitschei* - D	-4,0	12,0	-2,9	
		A. squamiger - D	7,0	15,0	-5,1	
		D	8,0			**33,3**
		D - E	7,0	19,0	7,0	36,2

3.1.1.6. Rekonstruktion eines Dendrogrammes mittels UPGMA-Clusteranalyse

Zur Erstellung eines Dendrogrammes Abb. 37.), welches nach dem Verfahren der UPGMA-Clusteranalyse berechnet wird, werden IDs (auch unidirektionale IDs!) zusammengefaßt, die jeweils die kleinste Distanz zueinander aufweisen. Diese Methode wird hierarchisch Schritt für Schritt angewendet, bis alle IDs berücksichtigt und alle Taxa im Dendrogramm plaziert sind. Grundlage für die Berechnungen waren die in Tab. 14. aufgeführten reziproken und ratenkorrigierten Distanzwerte. Zusätzlich wurden die in Tab. 15. dargestellten unidirektionalen und ratenkorrigierten Distanzen berücksichtigt. Die Mittelwerte der reziproken IDs, die zur Berechnung des UPGMA-Dendrogrammes dienten, sind in Tab. 18. dargestellt.

Der F-Wert für das in Abb. 37 dargestellte UPGMA-Dendrogramm, berechnet für die reziproken IDs, beträgt 7,9.

3.1.1.7. Diskussion der auf immunologischen Albuminvergleichen beruhenden Dendrogramme

Vergleicht man das FITCH-Dendrogramm (Abb. 36.) mit dem UPGMA-Dendrogramm (Abb. 37.), so fällt sofort die sehr gute Übereinstimmung des Verzweigungsschemas der reziprok getesteten Linien bzw. Taxa auf. Das Verzweigungsmuster der beiden Dendrogramme für die reziproken IDs entspricht sich mit der Ausnahme des *Bitis arietans*-Abzweiges völlig.

B. arietans ist im FITCH-Dendrogramm monophyletisch mit den sogenannten "Klein"-*Bitis* wie zum Beispiel *atropos*, *caudalis*, etc. Die Länge des gemeinsamen Astes der *arietans*-"Klein"-*Bitis*-Gruppe ist mit einem ID-Wert von 2,0 allerdings sehr kurz. Im UPGMA-Dendrogramm ist die Gattung *Bitis* durch eine Trichotomie in drei gleichwertige Gruppen geteilt, nämlich die "Klein"-*Bitis*-Gruppe, *arietans* und die "Groß"-*Bitis*-Gruppe, hier vertreten durch *gabonica* und *nasicornis*. Die Gattung *Bitis* als ganzes ist in beiden Fällen monophyletisch.

Die "Klein"-*Bitis*-Gruppe ist in zwei Hauptgruppen geteilt. Die eine Gruppe besteht aus *atropos*, *cornuta* und *xeropaga*, die andere Gruppe aus *caudalis*, *peringueyi* und *schneideri*. Die nur unidirektional getestete Art *xeropaga* scheint nähere Beziehungen zu *atropos* aufzuweisen. Die ebenfalls nur unidirektional getestete Art *schneideri* bildet im FITCH-Dendrogramm zusammen mit *caudalis* und *peringueyi* eine Trichotomie, im UPGMA-Dendrogramm ist *schneideri* das Schwestertaxon von *peringueyi*. Welche der beiden Alternativen realistischer ist, ist schwer zu beantworten. Grundsätzlich sind unidirektionale IDs mit einer sehr viel größeren methodischen Unsicherheit behaftet als reziproke IDs. Manche Autoren lehnen unidirektionale IDs aus diesem Grund ganz ab

	Bari	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*
B. arietans		46	46	46	46	46	46	61	61	61	61	61	61	61	61	67
B. nasicornis	46		7	46	46	46	46	61	61	61	61	61	61	61	61	67
B. gabonica	46	7		46	46	46	46	61	61	61	61	61	61	61	61	67
B. atropos	45	43	34		13	19	19	61	61	61	61	61	61	61	61	67
B. cornuta	51	49	49	13		19	19	61	61	61	61	61	61	61	61	67
B. caudalis	43	50	48	24	20		13	61	61	61	61	61	61	61	61	67
B. peringueyi	46	51	48	20	18	9		61	61	61	61	61	61	61	61	67
A. superciliaris	64	64	52	59	63	58	65		53	53	55	55	55	55	55	67
A. nitschei	63	60	56	73	64	69	60	39		16	55	55	55	55	55	67
A. squamigera	63	57	58	70	63	63	61	56	15		55	55	55	55	55	67
C. cerastes	62	61	56	55	60	58	68	47	53	59		15	44	40	40	67
C. vipera	62	63	54	50	43	46	65	55	49	50	15		44	40	40	67
Echis	64	55	48	53	61	58	57	50	54	54	41	43		44	44	67
M. deserti	61	59	49	52	53	53	51	32	54	57	30	36	48		22	67
D. russelii	67	70	66	70	72	70	63	73	67	64	48	47	42	22		67
C. rhombeatus	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	

Tab. 18. Matrix der immunologischen Distanzen der reziprok getesteten Albumine nach der Korrektur für unterschiedliche Evolutionsraten und der im UPGMA-Dendrogramm (Abb. 16.) dargestellten Distanzen. Unten links: Mittelwerte der in Tab. 14 aufgeführten reziproken IDs (Eingabe, "input"). Oben rechts: IDs, die durch das UPGMA-Dendrogramm wiedergegeben werden (Ausgabe, "output").

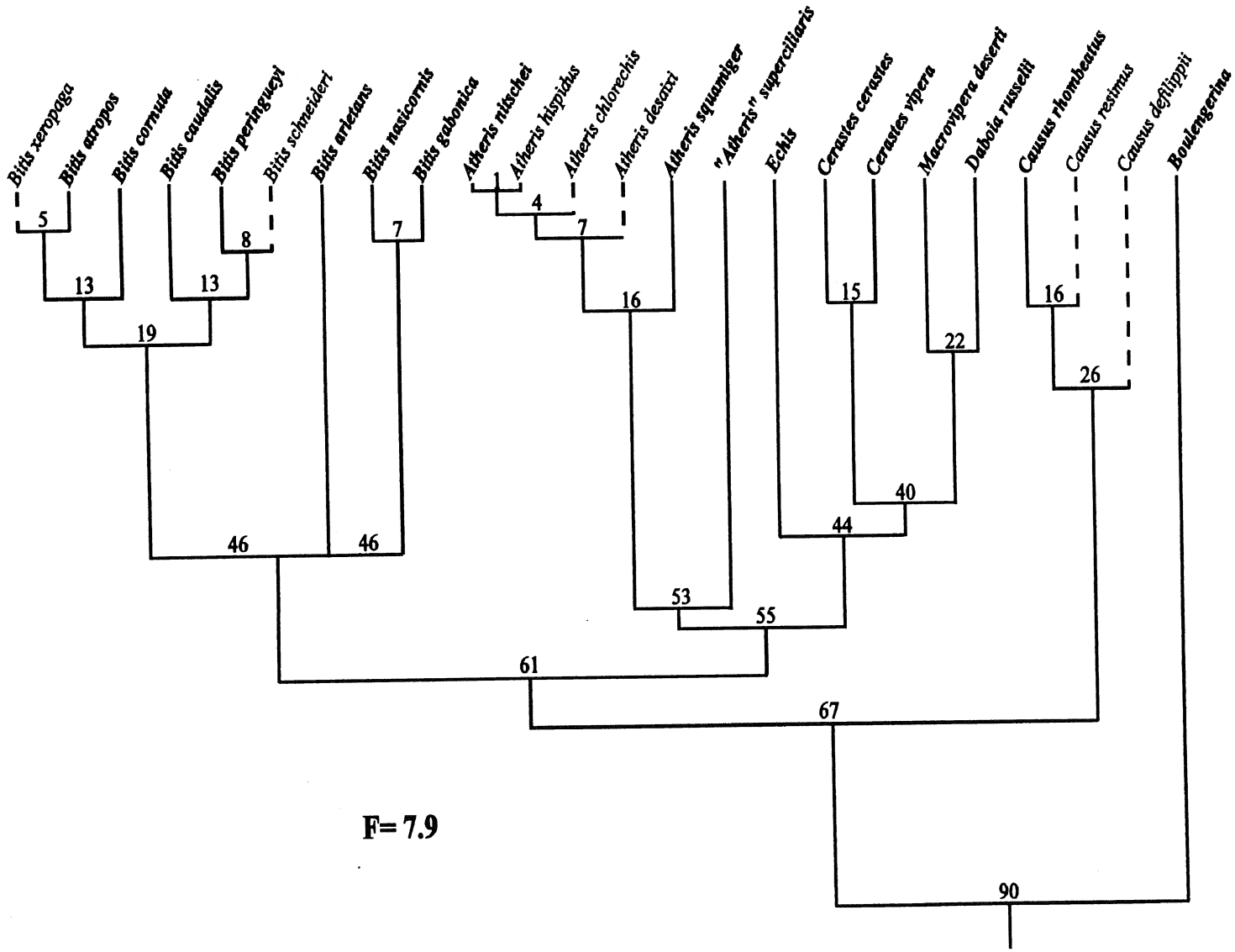


Abb. 37. UPGMA-Dendrogramm der in Tab. 18. und Tab. 15. dargestellten ratenkorrigierten reziproken und unidirektionalen IDs. Linien, die auf unidirektionalen IDs beruhen, sind durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Die Zahlen an den jeweiligen Verzweigungs-punkten im Dendrogramm geben den ID-Wert zwischen den weiter oben gelegenen Taxa wieder. F: F-Wert (nur für reziproke Werte) nach PRAGER & WILSON (1976).

(GUYER 1992) oder geben lediglich die gemessenen IDs an, berücksichtigen die betreffenden Taxa aber nicht in Dendrogrammen (CADLE 1988). Ohne sich auf eine bestimmte Position von *schneideri* im Dendrogramm festlegen zu können, zeigen aber sowohl das FITCH- als auch das UPGMA-Dendrogramm deutlich, daß *schneideri* zur *caudalis-peringueyi*-Gruppe zu rechnen ist.

Die Gattung *Bitis* ist die Schwestergruppe zu allen anderen Viperinae s.str..

Die Gattung *Atheris* ist ebenfalls monophyletisch. Sehr beachtlich ist die sehr große Distanz (FITCH-ID 33,1; UPGMA-ID 53) von *superciliaris* zu den anderen Vertretern der Gattung. Diese "arboricolen" *Atheris*-Arten sind wiederum monophyletisch. Die unidirektionalen Arten *chloroechis*, *desaixi* und *hispidus* zeigen in beiden Dendrogrammalternativen verschiedene Abzweigungen. Diese sollen hier nicht näher diskutiert werden. Auch hier gilt das bereits weiter oben für unidirektionale IDs Gesagte. In beiden Dendrogrammen bilden "arboricole" *Atheris* eine monophyletische Gruppe.

Atheris ist die Schwestergruppe zu den paläarktischen und saharo-sindischen Gattungen der Viperinae.

Diese paläarktischen Gattungen betreffend bilden zunächst *Macrovipera* und *Daboia* eine Gruppe. Diese Taxa weisen einen ID von 22 (UPGMA) zueinander auf. Dies entspricht sehr gut dem von HERRMANN (1990) in einer völlig von der vorliegenden Arbeit unabhängigen Untersuchung (mit gleichen Methoden) gefundenen ID von 24.

Die Schwestergruppe hierzu bildet mit einer ID von 40 (UPGMA) die Gattung *Cerastes*. Diese ID stimmt sehr gut mit den Daten von HERRMANN et al. (1987) überein (ID von 41).

Schwestergruppe der *Cerastes-Macrovipera-Daboia*-Gruppe ist *Echis*. Der gemeinsame Ast der *Cerastes-Macrovipera-Daboia*-Gruppe hat allerdings lediglich eine Länge von 1,6 (FITCH-Dendrogramm). Der UPGMA-ID-Wert von 44 ist sehr unterschiedlich zum von HERRMANN (1990) gemessenen ID-Wert von 60. Selbst eine Mittelwertbildung beider Werte würde aber am Verzweigungsschema des UPGMA-Dendrogrammes (Abb. 16.) keine Änderung bewirken.

Als Außengruppe zu den Viperinae s.str. weist *Causus* einen ID von 67 (UPGMA) zu diesen auf.

Die Elapiden-Außengruppe, hier vertreten durch *Boulengerina* hat einen ID von 90 zur Innengruppe Viperidae.

Der F-Wert nach PRAGER & WILSON für die reziproken IDs ist 9,9 für das FITCH-Dendrogramm und 7,9 für das UPGMA-Dendrogramm. Demnach entspricht das UPGMA-Dendrogramm den ratenkorrigierten IDs etwas besser als das FITCH-Dendrogramm den nicht ratenkorrigierten IDs.

Die Differenzen zwischen Eingabe- ("input") und durch die Dendrogramme repräsentierten Ausgabe-IDs ("output") gibt Tab. 19. wieder.

Besonders große Differenzen zwischen Eingabe- und Ausgabe-IDs der beider Dendrogramme waren lediglich beim Artenpaar *Daboia russelii-Atheris superciliaris* vorhanden. Alle anderen größeren Abweichungen waren für beide Dendrogramme unterschiedlich verteilt. Im Falle des FITCH-Dendrogrammes waren besonders bei IDs, an denen die *Atheris*-Arten *nitschei* und *squamiger* beteiligt sind, Abweichungen festzustellen. Im Falle des UPGMA-Dendrogrammes betraf dies vor allem *Bitis gabonica* und *Cerastes vipera.*

3.1.2. Ergebnisse der DNA-DNA-Hybridisierung

3.1.2.1. NPH (normalisierte prozentuale Hybridisierung) und thermische Elutionsprofile

Die Matrix in Tab. 20. zeigt die normalisierte prozentuale Hybridisierung (NPH: "normalised percent hybridisation") der verschiedenen DNA-Vergleiche (zur Methode siehe Abschnitt 2.2.2.). Mit wenigen Ausnahmen wurden pro "tracer"- und "driver"-DNA je zwei Tests (zwei Wiederholungen jedes Vergleichs) durchgeführt. Die Ausnahmen waren: (1) für die "tracer"-DNA *Naja nigricollis* wurde nur je ein Test durchgeführt und (2) für die "driver"-DNA *Atheris nitschei* wurde sowohl im Vergleich mit dem "tracer" *Macrovipera schweizeri* als auch mit dem "tracer" *Bothrops neuwiedei* nur jeweils ein Test durchgeführt. In allen Fällen war Materialmangel der Grund für das Fehlen der jeweils zweiten Tests.

Bei der Analyse der NPH-Werte fällt sofort auf, daß die Werte beider Tests für jedes DNA-Paar in den meisten Fällen stark voneinander abweichen. Vergleicht man die reziproken Werte, das heißt die reziproken "tracer"- und "driver"-DNA-Paare, so stellt man ebenfalls sehr stark voneinander abweichende Werte fest. Auf die Berechnung von Reziprozitätsparametern wie "$\%_{nonreciprocity}$" oder "$\%s_{rezi}$" wurde verzichtet, da sich die Werte offensichtlich außerhalb jeder für weitere Be

	Bari	*Bnas*	*Bgab*	*Batr*	*Bcor*	*Bcau*	*Bper*	*Asup*	*Anit*	*Asqu*	*Ccer*	*Cvip*	*Echi*	*Mdes*	*Drus*	*Crho*
B. arietans		0	0	1	5	3	0	3	2	2	1	1	3	0	6	0
B. nasicornis	5		0	3	3	4	5	3	1	4	0	2	6	2	9	0
B. gabonica	0	0		13	3	2	2	9	5	3	5	7	13	12	5	0
B. atropos	1	4	7		0	5	1	2	12	9	6	11	8	9	9	0
B. cornuta	8	3	9	0		1	1	2	3	2	1	18	0	8	11	0
B. caudalis	4	1	4	5	1		4	3	8	2	3	15	3	8	9	0
B. peringueyi	0	4	6	0	3	0		4	1	0	7	4	4	10	2	0
A. superciliaris	2	1	2	0	5	2	6		14	3	8	0	5	23	18	0
A. nitschei	10	4	9	23	17	16	11	6		1	2	6	1	1	12	0
A. squamigera	8	2	8	17	13	8	8	21	0		4	5	1	2	9	0
C. cerastes	0	2	1	2	4	2	9	0	9	14		0	3	10	8	0
C. vipera	5	3	3	5	10	11	10	8	8	9	0		1	4	7	0
Echis	5	7	5	4	5	1	0	3	13	10	1	2		4	2	0
M. deserti	7	2	1	0	3	1	1	10	18	19	3	3	11		0	0
D. russelii	3	3	3	2	7	0	3	14	17	11	1	1	8	0		0
C. rhombeatus	3	5	4	0	2	2	0	7	10	7	0	4	2	8	8	

Tab. 19. Differenzen zwischen gemessenen reziproken IDs (Eingabe, "input") und durch die Dendrogramme repräsentierten IDs (Ausgabe, "output"). Unten links: FITCH-Dendrogramm. Oben rechts: UPGMA-Dendrogramm.

"tracer"-DNA	*Bari*	*Bari*	*Bcau*	*Bcau*	*Anit*	*Anit*	*Ccer*	*Ccer*	*Eoce*	*Eoce*	*Msch*	*Msch*	*Crho*	*Crho*	*Bneu*	*Bneu*	*Nnig*
Test-Nr.:	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1
"driver"-DNA																	
B. arietans	100,0	100,0	81,0	78,5	95,3	103,3	84,9	92,2	164,0	106,6	73,9	74,9	27,7	87,9	69,3	78,6	65,9
B. caudalis	107,7	106,6	100,0	100,0	76,2	108,8	98,1	108,6	194,5	86,8	80,2	69,1	62,5	75,4	80,3	70,3	44,8
A. nitschei	104,1	98,2	94,8	119,6	100,0	100,0	74,4	74,4	195,1	50,5	68,1		24,2	90,4	66,5		69,4
C. cerastes	123,7	106,8	81,4	99,1	92,1	91,9	100,0	100,0	244,8	63,7	124,9	56,6	51,8	91,8	71,1	81,9	41,4
E. ocellatus	76,4	93,2	64,7	63,5	86,3	99,9	72,9	60,7	100,0	100,0	80,1	64,1	76,6	60,0	72,4	44,2	40,0
M. schweizeri	91,7	109,8	49,7	65,5	92,9	103,6	92,4	86,0	187,9	65,3	100,0	100,0	97,6	61,3	78,4	79,7	50,5
C. rhombeatus	89,0	70,2	55,3	62,1	81,1	91,8	75,1	66,9	181,1	55,6	70,0	61,3	100,0	100,0	67,5	50,8	66,1
B. neuwiedei	76,3	100,5	90,0	94,2	88,0	56,0	76,8	89,0	269,7	64,5	84,2	63,3	80,1	44,6	100,0	100,0	63,3
N. nigricollis	53,9	15,9	82,4	47,6	49,4	49,8	49,6	63,4	292,0	31,3	67,6	34,9	70,0	33,4	51,0	40,8	100,0

Tab. 20. Matrix der normalisierten prozentualen Hybridisierung jedes "tracer"-"driver"-DNA-Vergleichs. Der homologe Test wurde jeweils gleich 100 Prozent gesetzt. Leere Zellen entsprechen fehlenden Tests.

rechnungen und Interpretationen liegenden Toleranzgrenze befinden. Außerdem sind alle Werte mit einem NPH größer 100 theoretisch nicht möglich und müßten eliminiert werden. Die große Schwankungsbreite der Werte findet sich weitgehend gleichmäßig in der Matrix verteilt. Dies spricht gegen einem systematischen Fehler, der z.B. auf eine fehlerhafte "tracer"-DNA schließen lassen würde (SIBLEY & AHLQUIST 1990, WERMAN et al. 1990). Solche systematischen Fehler wären zumindest teilweise korrigierbar.

Bei der Betrachtung der thermischen Elutionskurven, die in den Abb. 38. und 39. dargestellt sind, wird deutlich, daß die erhaltenen Elutionsprofile weit von den angestrebten Elutionsprofilen, wie in Abb. 40. dargestellt, entfernt sind. Abb. 38. zeigt einen der "besten" Ansätze, Abb. 39. einen der "schlechtesten". Fast immer unterscheiden sich die erhalten Kurven durch starke Zacken, sowohl nach "oben" als auch nach "unten", von den angestrebten glatten Sigmoidkurven. Die Abweichungen davon sind so stark, daß eine Interpolation der Werte wenig sinnvoll erscheint.

Die Ergebnisse der DNA-DNA-Hybridisierung konnten aufgrund der großen Diskrepanzen bei den erhaltenen Meßwerten nicht weitergehend analysiert werden. Systematische Hypothesen basierend auf den DNA-DNA-Hybridisierungsergebnissen waren nicht möglich.

3.1.2.2. Diskussion der Fehlerquellen

Vergleicht man die Fehlerquellen, welche bei SIBLEY & AHLQUIST (1990) oder bei WERMAN et al. (1990) angegeben sind, mit den hier auftretenden Fehlern, so kommen von den dort genannten lediglich sogenannte "temperature overshoots" in Betracht. Dabei steigt die Temperatur während eines Schmelzabschnittes über die für den Abschnitt vorgesehene Temperaturerhöhung hinaus (bei SIBLEY & AHLQUIST 2,5 ^{0}C). Die Folge ist eine nach oben gerichtete Zacke im Elutionsprofil. Diese kann bei ansonsten kleinen Abweichungen leicht korrigiert werden, indem die Elutionskurve einfach unter Auslassen des fehlerhaften Segmentes der optimalen sigmoiden Verlauf angepaßt wird. Voraussetzung dafür ist allerdings ein ansonsten typisches Elutionsprofil. Diese Voraussetzung lag leider bei den hier vorliegenden Tests nicht vor. In der Regel waren die fehlerhaften Werte nicht nur einer pro Kurve beziehungsweise pro Elution. Neben den "overshoots" traten auch nach unten abweichende Zacken auf. Dies kann durch eine zu niedrige Temperatur an der entsprechenden Stelle im Wärmeblock verursacht werden. Andrerseits kann auch das manuelle Auspressen des Eluats mittels eines Einwegspritzenstempels die Ursache sein. Da dies immer parallel für mehrere Proben zu erfolgen hatte, konnte anscheinend nicht immer ein ausreichender Druck zum vollständigen Auswaschen der vorhandenen ssDNA erzeugt werden.

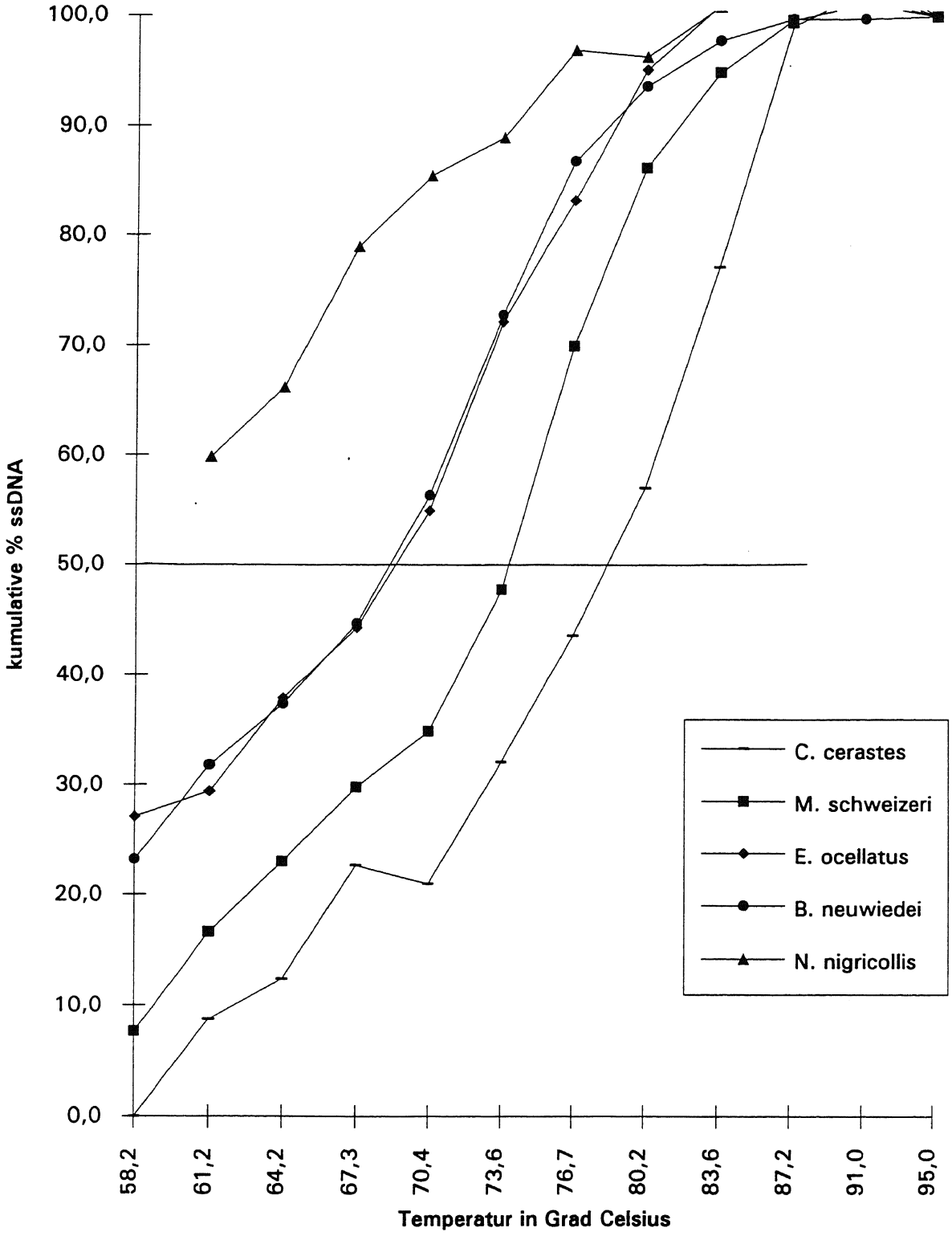


Abb. 38. Thermische Elutionsprofile der einzelsträngigen DNA (ssDNA), über den Temperaturgradienten kumuliert. Beispiel relativ guter thermischer Elutionskurven.

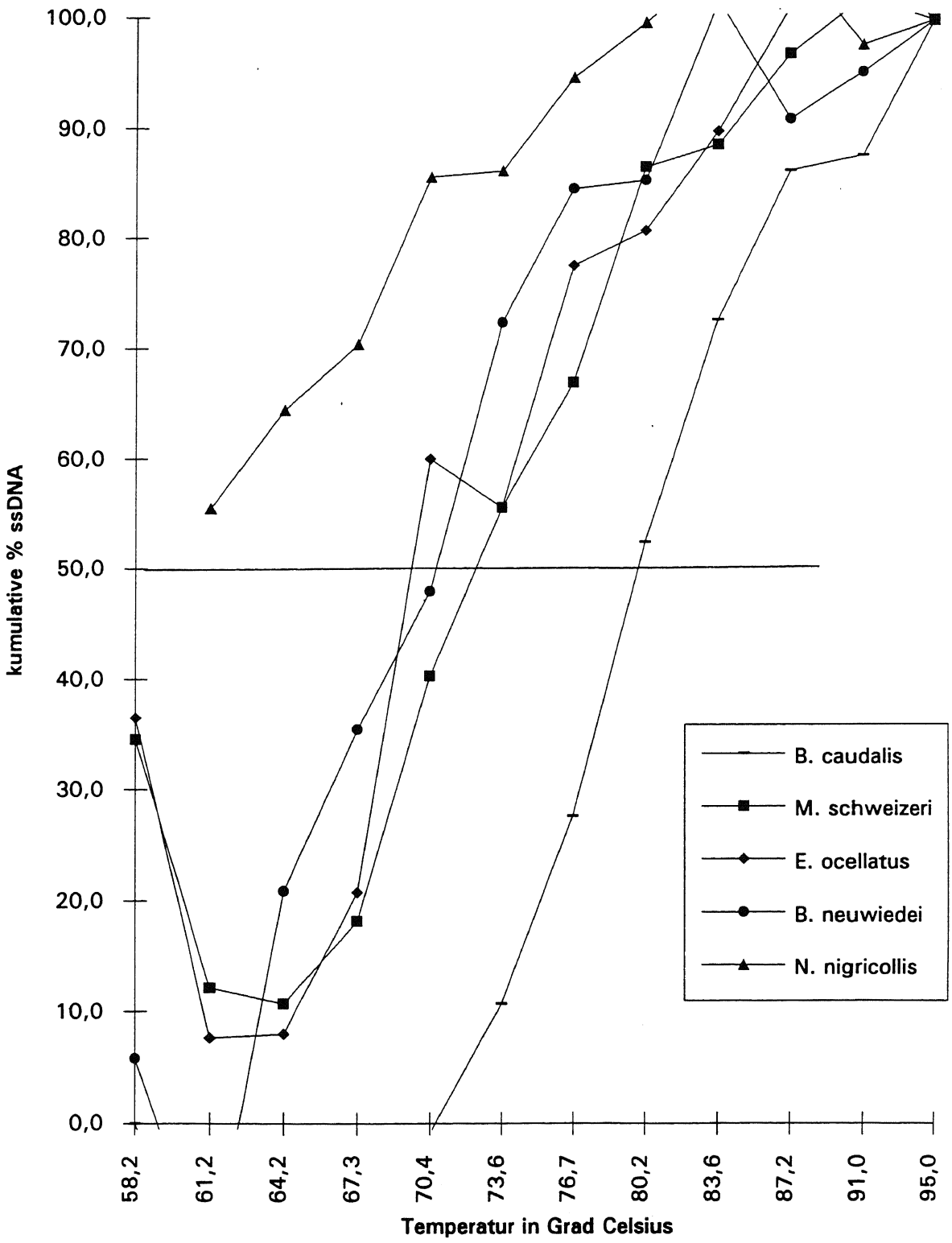


Abb. 39. Thermische Elutionsprofile der einzelsträngigen DNA (ssDNA), über den Temperaturgradienten kumuliert. Beispiel relativ schlechter thermischer Elutionskurven.

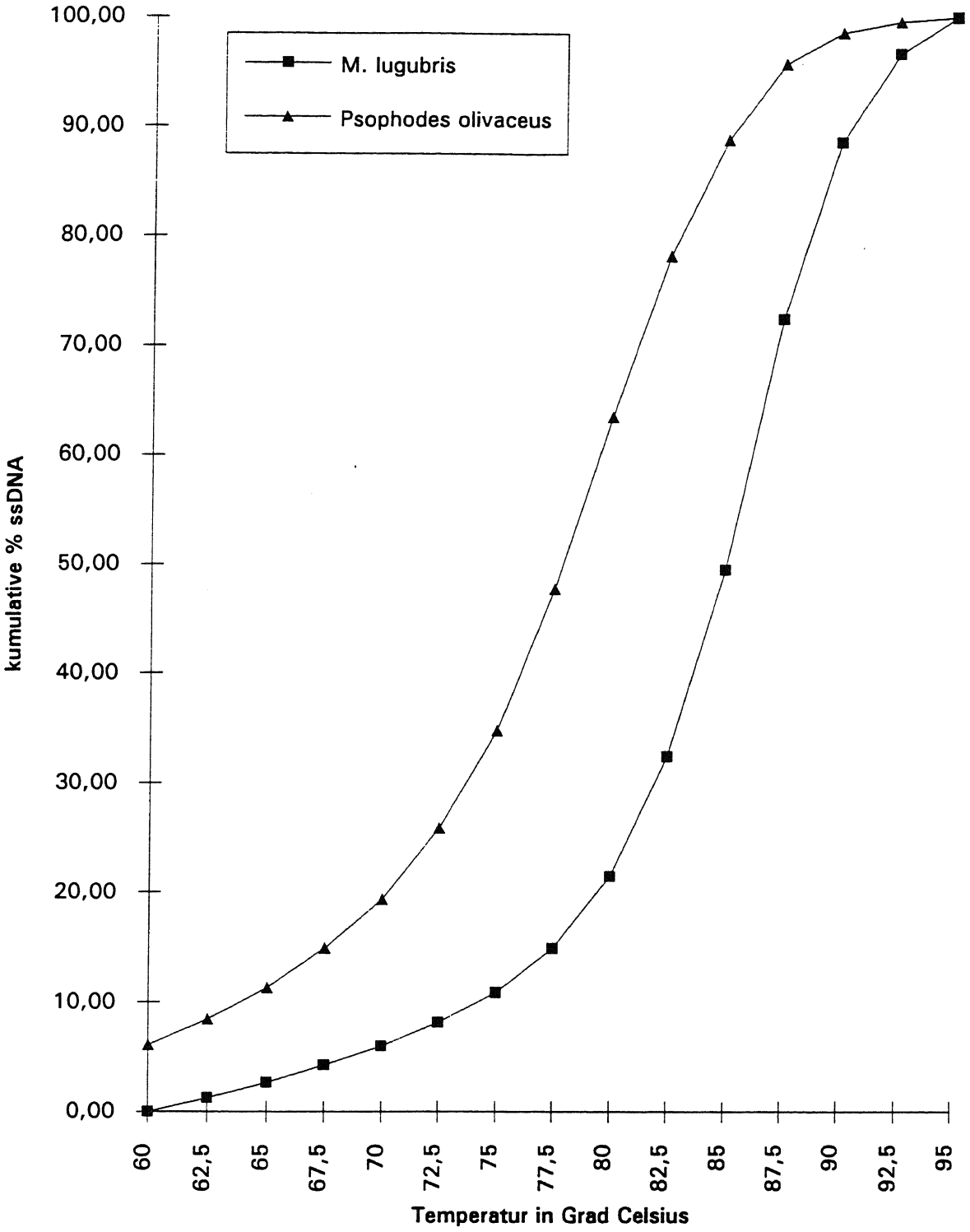


Abb. 40. Thermische Elutionsprofile der einzelsträngigen DNA (ssDNA), über den Temperaturgradienten kumuliert. Beispiel angestrebter sehr guter thermischer Elutionskurven. Dargestellt sind die Elutionskurven für die Vogelarten *Melampitta lugubris* (homolog) und *Psophodes olivaceus* (heterolog) nach den Tests von SIBLEY & AHLQUIST 1990.

Dadurch konnte der ssDNA-Gehalt einer Temperaturstufe niedriger erscheinen, als er tatsächlich war.

Einige weitere Fehlerquellen können das Vorhandensein repetitiver DNA in der "tracer"-DNA, zu kurze "tracer"-DNA-Fragmente oder eine nicht vollständige Hybridisierungsreaktion sein. Alle diese Fehler würden aber gehäuft bei der Verwendung eines bestimmten "tracers" oder bei einem bestimmten Ansatz auftreten und sind korrigierbar. Das hier beobachtete sehr starke "Rauschen" tritt nicht geregelt auf und macht Korrekturversuche zwecklos.

Viele der hier gewonnen Elutionsprofile lassen durchaus eine geeignete Kurvencharakteristik erkennen, lediglich die Genauigkeit der Einzelwerte läßt eine weitere Analyse und systematische Interpretation nicht zu.

Obwohl das beobachtete Rauschen die Summe mehrerer oben genannter Fehlerquellen sein kann, so scheinen doch Ungenauigkeiten beim Schmelzen, besonders das Erreichen der genauen (!) Temperatur, und beim Eluieren der ssDNA den größten Fehleranteil zu haben. Hier scheint mir das folgende Zitat von WERMAN et al. recht passend: "Precision and accuracy in the execution of hybridization methods are paramount for the consistent generation of high-quality melting curves and the related distance information. Precision in replication can be enhanced with the use of automated methods that can run many columns simultaneoulsy. Accuracy can be improved by close attention to technical details."

Die Genauigkeit der Temperaturen des hier verwendeten Wärmeblocks und die Genauigkeit des Eluierens der ssDNA mittels manuellem Druck auf die Einwegspritzenstempel reichte offensichtlich nicht aus, um hinreichend gute Schmelzkurven zu erhalten.

3.2. Ergebnisse der computerunterstützten Auswertung morphologischer Strukturen

3.2.1. Kritische Bewertung der Merkmale und Berechnung der Kladogramme

Zunächst wurden die in Abschnitt 2.1.2. aufgelisteten von GROOMBRIDGE (1980) und MARX et al. (1988) untersuchten morphologischen Merkmale und ihre Ausprägungen kritisch reflektiert. Einige davon wurden für die weitere Analyse als unbrauchbar gewertet und eliminiert oder modi-

fiziert. Autapomorphien wurden ebenfalls aus der Datenmatrix entfernt, da sie keinen phylogentischen Informationswert besitzen (nur Synapomorphien).

Folgende Merkmale nach MARX et al. (1988) wurden eliminiert:

- Autapomorphien: Nr. 4: Einbuchtung des Nasalschildes, Nr. 21: Caudaler Fortsatz am lateralen Arm der Prämaxilla, Nr. 23: Palatinum-Pterygoid-Ausbildung.
- Vorwiegend meristische Merkmale, bei denen die Abgrenzung der einzelnen Ausprägungen nicht nachvollziehbar ist: Nr. 9: Vordere Temporalschilder, Nr. 10: Schuppen zwischen Okularia und Labialia, Nr. 11: Anzahl der Supralabialia, Nr. 16: Anzahl der Ventralia, Nr. 18: Anzahl der Subcaudalia, Nr. 29: Anzahl der palatinen Zähne, Nr. 30: Anzahl der dentalen Zähne, Nr. 39: Anzahl der Schuppen, die das Nasalschild bilden.
- Merkmale, die nicht eindeutig homologisierbar oder in ihrer Ausprägung wahrscheinlich konvergent sind: Nr. 6: Supranasale Hörner, Nr. 8: Supraokulare Hörner, Nr. 12: Augengröße, Nr. 24: Medianer Flügel des Präfrontale.

Merkmale, deren Ausprägungcodierung für die Verwendung mit HENNIG86 modifiziert wurden:

- Nr. 1 Dorsale Kopfbeschuppung: Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (vorwiegend kleine Schuppen) aufgenommen.
- Nr. 2 Rostralschild: Ausprägung 3 wurde eliminiert (Autapomorphie).
- Nr. 3 Position des Nasalschildes: Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (getrennt vom Rostrale und den Sublabialia) aufgenommen.
- Nr. 19 Kielung der Subcaudalia: Taxa, die die Ausprägung 0 und 1 aufweisen, wurden in der Matrix als 0 (nicht gekielt) und Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (gekielt) aufgenommen.
- Nr. 22 Vomerring: Taxa, die die Ausprägung 0 und 1 aufweisen, wurden in der Matrix als 0 (Lamina mit "Löchern", Ring komplett) und Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (Lamina tief eingeschnitten ("emarginated", Ring komplett oder Teil der Lamina fehlend) aufgenommen.
- Nr. 27 "compound process": Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (zwei, gleichgroß) aufgenommen.
- Nr. 28 Vorhandensein splenialer und angularer Knochen: Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (einer vorhanden) aufgenommen.
- Nr. 37 Art der Fortpflanzung: Taxa, die die Ausprägung 1 und 2 aufweisen, wurden in der Matrix als 2 (ovovivipar) aufgenommen.

Folgende Merkmale nach GROOMBRIDGE (1980) wurden eliminiert:

- Autapomorphien: Nr. 47 *Adenorhinos*-artiges Nasale, Nr. 48 *Daboia russelli*-artige nasale Beschuppung, Nr. 50 Circumokularschuppen, Nr. 51 Form der Supraokulare, Nr. 56 Ausrichtung der transversalen Schuppenreihen, Nr. 75 Geteilte Prämaxille, Nr. 84 Art der Palatinum-Pterygoid-Verbindung, Nr. 87 Ausbildung des Vidianschen Kanals.
- Merkmale, die nicht eindeutig homologisierbar oder in ihrer Ausprägung wahrscheinlich konvergent sind (Homoplasie): Nr. 55 Ausrichtung der Kielzahnung der Körperseiten (siehe *Dasypeltis*, die obwohl nicht näher mit den Viperiden verwandt ähnliche Schuppenkielung mit dazu gehörigem Defensivverhalten aufweist), Nr. 58 Körpergröße und Proportionen, Nr. 59 Superfiziales Palatinum.

Die modifierten Datenmatrizes, die für die phylogenetische Analyse mit dem Programm HENNIG86 verwendet wurden, sind in Anhang B dargestellt.

Für die MARX et al.-Datenmatrix (Anhang C1) mit 33 Taxa und 27 Merkmalen wurden mit den Prozeduren **mhennig***, **bb*** und **xs w** (8 Iterationen) unter der Annahme der Additivität insgesamt 72 verschiedene sparsamste Dendrogramme gefunden. Mit Hilfe von **nelsen** wurde das in Abb. 41. dargestellte Konsensus-Dendrogramm (S = 310; C = 0,58; R = 0,89) erstellt. Unter der Annahme der Nichtadditivität der Merkmalsausprägungen mit mehr als zwei Ausprägungsformen wurden über hundert sparsamste Dendrogramme gefunden. Das Konsensus-Dendrogramm (S = 341; C = 0,63; R = 0,89) ist in Abb. 42. dargestellt. Die Parameter s, c und r der einzelnen Merkmale sind in Anhang C3 aufgelistet. Aus beiden vorgenannten Konsensus-Dendrogrammen wurde (per Hand) ein Konsensus-Dendrogramm (Abb. 43.) erstellt, wobei nur diejenigen Verzweigungsmuster akzeptiert wurden, die sowohl unter der Annahme der Additivität als auch unter der Annahme der Nichtadditivität gleich waren. Verzweigungsmuster, die voneinander abwichen, wurden zu Polytomien zusammengefaßt.

Nachfolgend sind die für die jeweiligen im Konsensus-Dendrogramm (Abb. 43.) dargestellten Abzweige ermittelten Synapomorphien aufgelistet (Konvergenz: ein Merkmal tritt in mindestens einem anderen Teil des Dendrogramms nochmal auf, "reversal": ein Merkmal tritt erneut in einer zwischenzeitlich verlorengegangenen Ausprägung auf):
A.(*Causus*): Nr. 1 (1): Rostrale einzeln, groß und nicht rund, Nr. 5 (2) Nasenöffnung liegt caudal im Nasale, Nr. 22 (2) (Konvergenz) Vomerring-Lamina tief "emarginated" (Ring komplett) oder Teil der Lamina fehlend, Nr. 32 (2) (Konvergenz) dorsocaudaler Fortsatz des Prämaxillare an der Basis verbreitert, Nr. 33 (2) Ectopterygoid dorsocranial mit schmalem lateralen Flansch und Stachelfortsatz.

B (*Cerastes, Eristicophis, Echis, Pseudocerastes, Macrovipera, Daboia, Vipera, Atheris, Adenorhinos, Bitis*) Nr. 7 (1) mehr als drei Lorealia, Nr. 25 (1) caudodorsaler Fortsatz des Präfrontale nicht vorhanden, Nr. 26 (1) Bulbus des Parietalknochens überall schwach ausgebildet, Nr. 38 (1) Kopf deutlich von Hals abgesetzt.

C. (*Cerastes, Eristicophis, Echis coloratus, Pseudocerastes*) Nr. 3 (2) (Konvergenz) Nasalschild von Rostrale und Supralabialia getrennt, Nr. 13 (1) (Konvergenz) Mittellinie der Kehle mit zahlreichen Gularia besetzt.

D. (*Daboia, Vipera, Atheris, Adenorhinos, Bitis*) Nr. 37 (2) ovovivipar.

E. (*Cerastes, Eristicophis*) Nr. 14 (1) (Konvergenz) Gularia gekielt, Nr. 17 (1) Ventralia gekielt, Nr. 36 (1) (Konvergenz) laterale Körperschuppen schräg im Winkel zur Körperachse, Nr. 40 (1) Dorsalia viereckig.

F. (*Cerastes*) Nr. 15 (1) (Konvergenz?) gesägte Kiele auf lateralen Schuppen, Nr. 19 (2) (Konvergenz) Subcaudalia gekielt, Nr. 28 (2) (Konvergenz) ein splenio-angularer Knochen vorhanden.

G. (*Atheris, Adenorhinos, Bitis*) Nr. 1 (2) ("reversal") vorwiegend kleine Kopfschuppen, Nr. 28 (2) (Konvergenz) ein splenio-angularer Knochen vorhanden, Nr. 31 (1) Parietale median zum Postorbitale, Nr. 34 (0) ("reversal") Pupillen vertikal elliptisch.

H. (*Vipera aspis, ammodytes, latastei*) Nr. 2 (2) aufgeworfene Schnauze.

I. (*Atheris hindi, nitschei, squamiger, hispidus*) Nr. 22 (2) (Konvergenz) Vomerring-Lamina tief eingeschnitten ("emarginated", Ring komplett) oder Teil der Lamina fehlend, Nr. 32 (2) (Konvergenz) dorsocaudaler Fortsatz des Prämaxillare an der Basis verbreitert.

J. (*Adenorhinos, Bitis*) Nr. 33 (1) Ectopterygoid dorsocranial mit breitem lateralem Flansch und Stachelfortsatz, Nr. 35 (1) supranasale Einstülpung, Nr. 41 (0) ("reversal") Temporalia glatt.

K. (*Atheris nitschei, squamiger, hispidus*) Nr. 14 (1) (Konvergenz) Gularia gekielt, Nr. 36 (1) (Konvergenz) laterale Körperschuppen schräg im Winkel zur Körperachse.

L. (*Bitis*) Nr. 42 (2) ("reversal") viele kleine Schuppen zwischen Rostrale und Nasalia, Nr. 43 (1) Postorbitale breit.

M. (*Bitis nasicornis, gabonica, arietans, atropos, heraldica, cornuta, peringueyi*) Nr. 3 (2) (Konvergenz) Nasalschild von Rostrale und Supralabialia getrennt, Nr. 13 (1) (Konvergenz) Mittellinie der Kehle mit zahlreichen Gularia besetzt.

N. (*Bitis cornuta, peringueyi*) Nr. 19 (2) (Konvergenz) Subcaudalia gekielt.

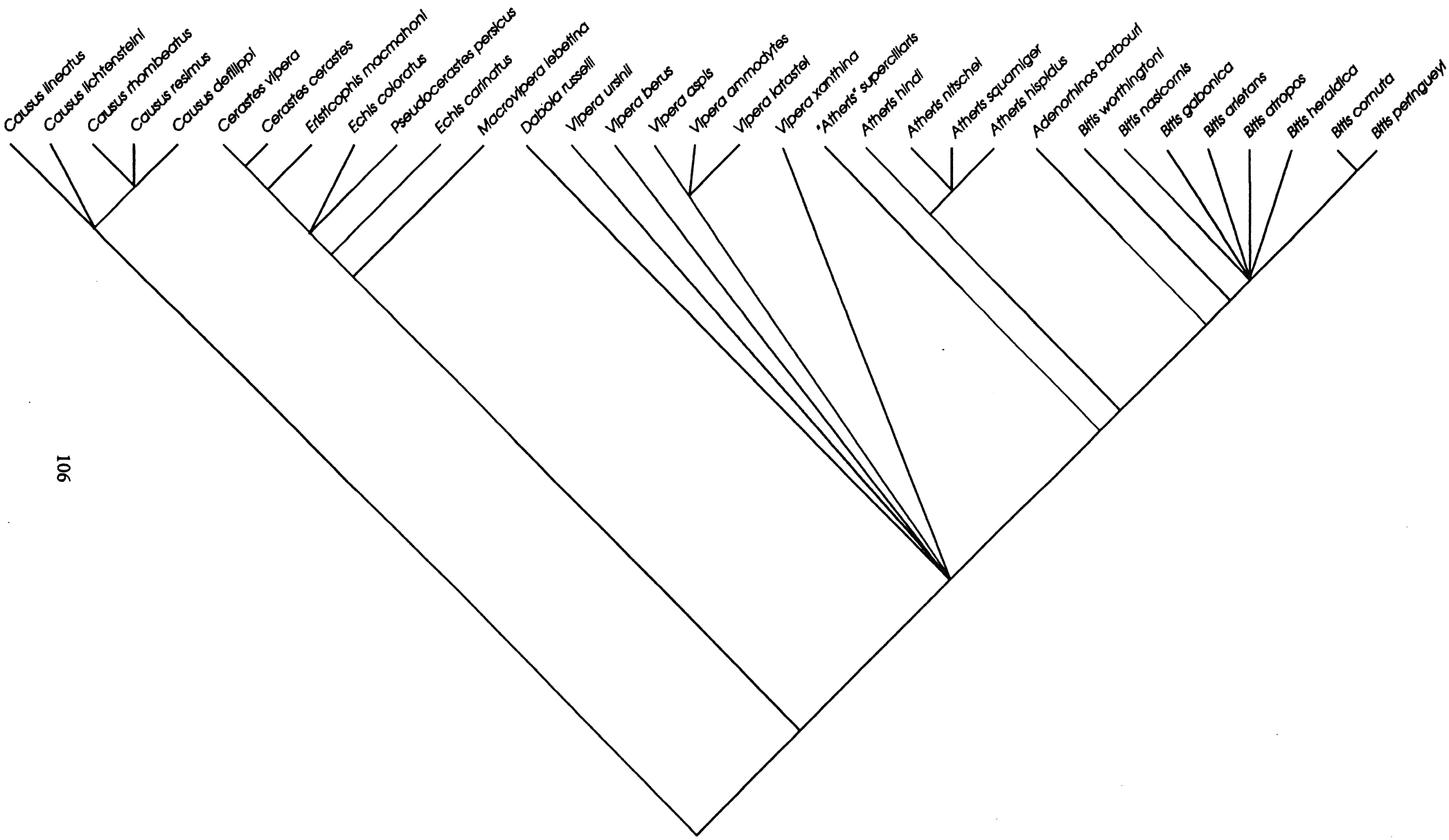


Abb. 41. Konsensus-Kladogramm (**nelsen**, S = 310, C = 0,58, R = 0,89), ermittelt nach den Daten von MARX et al. (1988) (Anhang B) unter Verwendung von HENNIG86 (**mhennig***, **bb***, **xw s**) und der Annahme der Additivität.

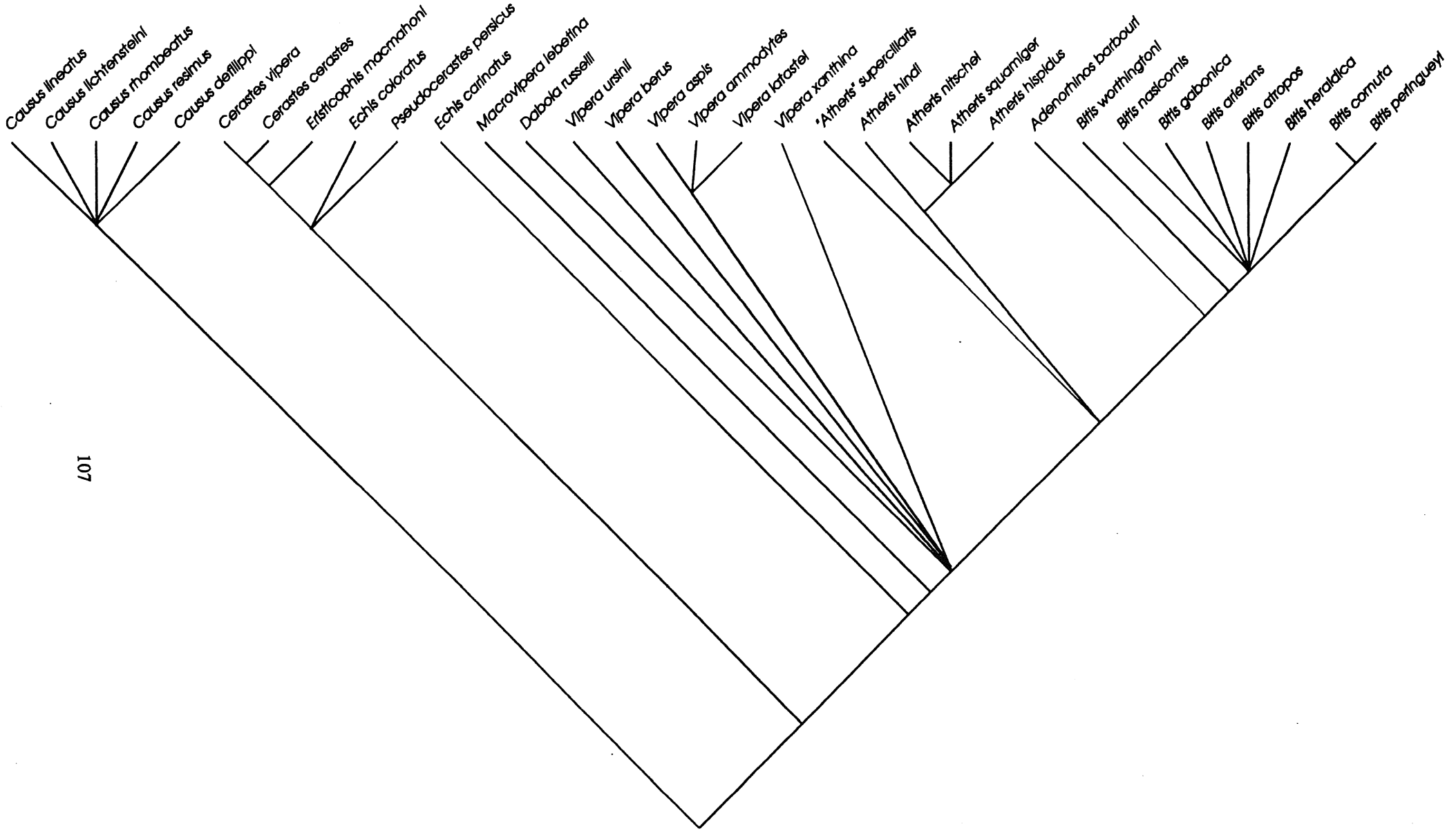


Abb. 42. Konsensus-Kladogramm (**nelsen**, S = 341, C = 0,63, R = 0,89), ermittelt nach den Daten von MARX et al. (1988) (Anhang B) unter Verwendung von HENNIG86 (**mhennig***, **bb***, **xw s**) und der Annahme der Nichtadditivität.

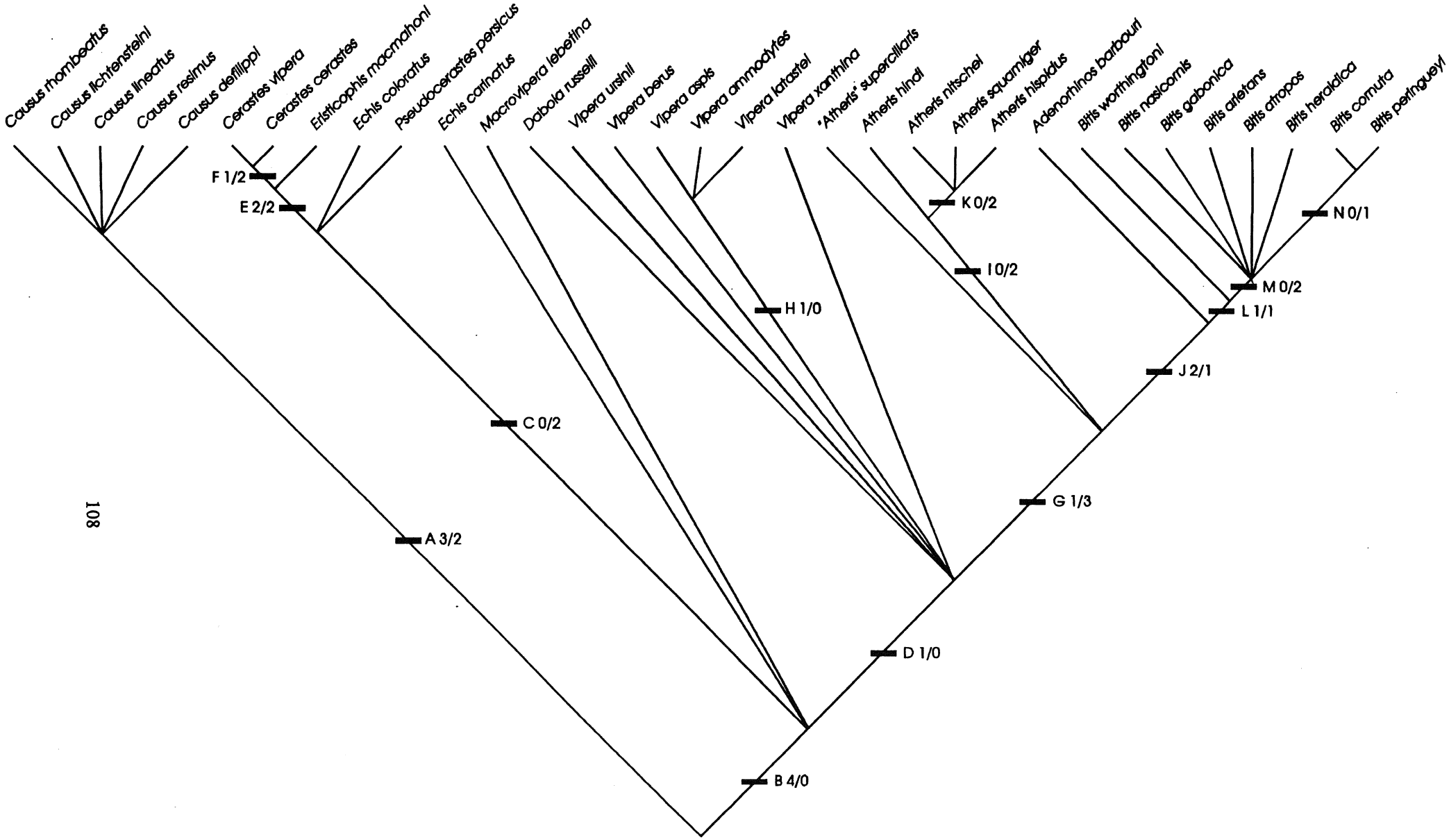


Abb. 43. Konsensus-Kladogramm , ermittelt aus den Kladogrammen Abb. 41. und Abb. 42. nach den Daten von MARX et al. (1988) unter Berücksichtigung der Additivität und der Nichtadditivität. Die an den Ästen befindlichen Ziffern geben jeweils die Anzahl der Synapomorphien (vor dem Schrägstrich) und die Anzahl der Konvergenzen bzw. "reversals" (hinter dem Schrägstrich) an.

Analog zu der Analyse der Daten von MARX et al. wurden die Daten von GROOMBRIDGE (1980) für 46 Taxa und 33 Merkmale (Anhang B) analysiert. Abb. 44 zeigt den Konsensus-Baum (S = 724; C = 0,61; R = 0,91), der unter der Annahme der Additivität einzelner Merkmalsausprägungen aus elf verschiedenen sparsamsten Dendrogrammen errechnet wurde. Unter der Annahme der Nichtadditivität errechnete das HENNIG86 mehr als 100 sparsamste Bäume, aus denen mit **nelsen** der in Abb. 45. gezeigte Konsensus-Baum (S = 965; C = 0,89; R = 0,96) erzielt wurde. Das manuell erstellte Konsensus-Dendrogramm aus beiden vorgenannten Bäumen ist in Abb. 46. dargestellt. Auch hier wurden nur diejenigen Verzweigungsmuster übernommen, die in beiden Fällen, also additiv und nichtadditiv, übereinstimmten.

Im folgenden sind die Synapomorphien aufgelistet, die das Verzweigungsschema des auf den Daten von GROOMBRIDGE basierenden Dendrogrammes (Abb. 46) begründen (Konvergenz: ein Merkmal tritt in mindestens einem anderen Teil des Dendrogramms nochmal auf, "reversal": ein Merkmal tritt erneut in einer zwischenzeitlich verlorengegangenen Ausprägung auf, Parallelentwicklung: von GROOMBRIDGE bereits als Konvergenz behandelt und als getrennte Ausprägungsform in die Analyse genommen):

A. (*Causus*) Nr. 46 (1) *Causus*-artige supranasale Einstülpung, Nr. 54 (7) *Causus*-artige Mikroornamentation der Schuppenoberfläche, Nr. 60 (1) *Causus*-artiger Hemipenis, Nr. 64 (1) Maxillar-postorbitales Ligament reicht nur bis zur Spitze am Präfrontale, Nr. 65 (1) Giftdrüse stark verlängert, Nr. 67 (1) Musculus add. ext. profundus geteilt, Nr. 71 (1) M. pterygoides caudal mit "compound"-Knochen verbunden, Nr. 72 (1) mittelmäßige oder tieflaterale und mediane Lamelle am "compound"-Knochen vorhanden, Nr. 83 (2) Ectopterygoid schmal mit gerundetem posterolateralem Vorprung.

B. (*Vipera, Macrovipera, Pseudocerastes, Eristicophis, Daboia, Bitis, Cerastes, Echis, Adenorhinos, Atheris*) Nr. 61 (1) faziale Carotidarterie ventral zu V_3, Nr. 68 (1) M. hyotrachealis verändert Verbindung vom Hyoid zum M. neurocostomandibularis-Komplex, Nr. 80 (1) laterodorsaler Fortsatz an der Pröfrontale-Frontale-Verbindung reduziert oder fehlend.

C. (*Causus defilippi, lichtensteini*) Nr. 63 (5) Trachealllunge vorhanden, Trachealarterie vorhanden, mit links-ventraler cranialer Pulmonalarterie, rechte caudale Pulmonalarterie fehlt, Nr. 65 (0) ("reversal") "Normaltyp"-Giftdrüse, Nr. 66 (1) Muskel "X" fehlt.

D. (*Vipera, Macrovipera, Pseudocerastes, Eristicophis*) Nr. 52 (1) Frontale und Parietale gut ausgebildet.

E. (*Bitis, Cerastes, Echis, Adenorhinos, Atheris*) Nr. 69 (1) medianer Kopf des M. retractor pterygoideus groß.

F. (*Pseudocerastes, Eristicophis*) Nr. 46 (3) *Pseudocerastes*-artige supranasale Einstülpung, Nr. 54 (1) *Pseudocerastes*- und *Eristicophis*-artige Mikroornamentation der Schuppenoberfläche, Nr.

76 (4) schmale horizontale craniale Knochenplatte der Septomaxille vorhanden, Nr. 78 (1) "Normaltyp" der Ausrichtung des laterodorsalen Fortsatzes des Septomaxillare, Nr. 81 (1) sehr kräftiges stark konkaves Präfrontale, Nr. 86 (2) Postorbitale nach außen "gedreht".

G. (*Bitis*) Nr. 44 (3) Verlängerung des Rostrale, Nr. 46 (2) *Bitis*-artige supranasale Einstülpung, Nr. 54 (2) *Bitis*-artige (nicht *B. peringueyi*) Mikroornamentation der Schuppenoberfläche, Nr. 83 (1) Ectopterygoid mit breitem Kopf und herausstehendem postero-lateralem Vorsprung.

H. (*Cerastes, Echis, Adenorhinos, Atheris*) Nr. 54 (4) *Echis*- und *Cerastes*-artige Mikroornamentation der Schuppenoberfläche, Nr. 76 (1) breite, mittelmäßig entwickelte Knochenplatte der Septomaxille.

I. (*Bitis schneideri, peringueyi, caudalis, xeropaga, cornuta, heraldica, atropos, arietans, nasicornis, gabonica*) Nr. 45 (3) Nasale und Rostrale durch mehrere Schuppen getrennt (Parallelentwicklung), Nr. 79 (1) vorderer Kamm des Septomaxillare vorhanden, Nr. 82 (3) stark hervortretender dorsal transversaler Kamm an Maxillare-Pterygoid-Verbindung, 85 (1) dorsaler Teil des Postorbitale in Kontakt mit "prootic".

J. (*Cerastes*) Nr. 44 (4) Verlängerung des Rostrale (Parallelentwicklung), Nr. 45 (4) Nasale und Rostrale durch mehrere Schuppen getrennt (Parallelentwicklung), Nr. 60 (2) *Cerastes*-artiger Hemipenis, Nr. 63 (1) Tracheallunge fehlt, dünne kurze Trachealarterie, Herz-Leber-Lücke vorhanden, linker Lungenflügel fehlt, anterolaterale Tasche des rechten Lungenflügels vorhanden, Nr. 70 (2) Ansatzstelle des M. retractor pterygoideus parietal modifiziert.

K. (*Echis, Adenorhinos, Atheris*) Nr. 82 (1) Maxillare-Pterygoid-Verbindungsvertiefung eher dreieckig, Ligament mit Knopf auf diagonalem Kamm verbunden.

L. (*Bitis schneideri, peringueyi, caudalis*) Nr. 88 (1) (Konvergenz) "prootic"-Foramen, V_4-Foramen getrennt.

M. (*Bitis nasicornis, gabonica*) Nr. 49 (1) doppelte oder multiple Schnauzenhörner, Nr. 57 (1) transversale Schuppenreihen regelmäßig dupliziert, Nr. 70 (1) Ansatzstelle des M. retractor pterygoideus, "prootic" modifiziert.

N. (*Echis carinatus, Echis coloratus, Adenorhinos, Atheris*) Nr. 88 (2) "prootic"-Foramen, cranialer Zweig des V_4 weitgehend frei.

O. (*Adenorhinos, Atheris*) Nr. 54 (5) *A. superciliaris*-, *Adenorhinos*- und *Atheris*(s.str.)-artige Mikroornamentation der Schuppenoberfläche, Nr. 69 (2) medianer Kopf des lateralen Zweigs des M. retractor pterygoidei fehlt, Nr. 76 (2) breite stark entwickelte horizontal craniale Knochenplatte der Septomaxille.

P. (*Adenorhinos, Atheris hindi, hispidus, nitschei, squamiger, ceratophorus, desaixi, chlorechis*) Nr. 45 (2) Nasale und Rostrale durch Schuppe getrennt (Parallelentwicklung), Nr. 60 (4) *Adenorhinos*- und *Atheris* (s.str.)-artiger Hemipenis, Nr. 74 (1) Vomerfortsatz der Prämaxille stark reduziert oder fast fehlend.

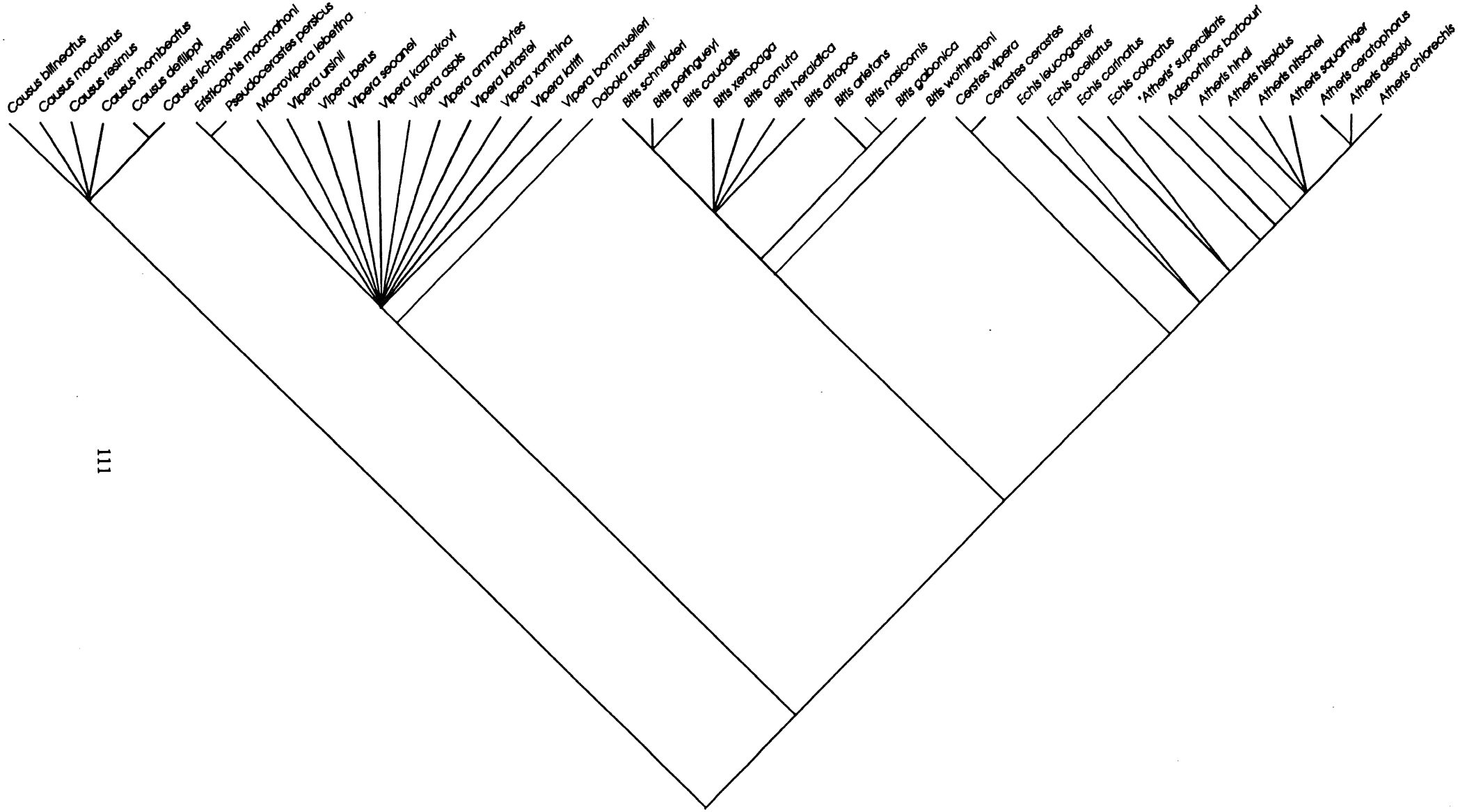


Abb. 44. Konsensus-Kladogramm (**nelsen**, S = 310, C = 0,58, R = 0,89), ermittelt nach den Daten von GROOMBRIDGE (1980) (Anhang B) unter Verwendung von HENNIG86 (**mhennig***, **bb***, **xw s**) und der Annahme der Additivität.

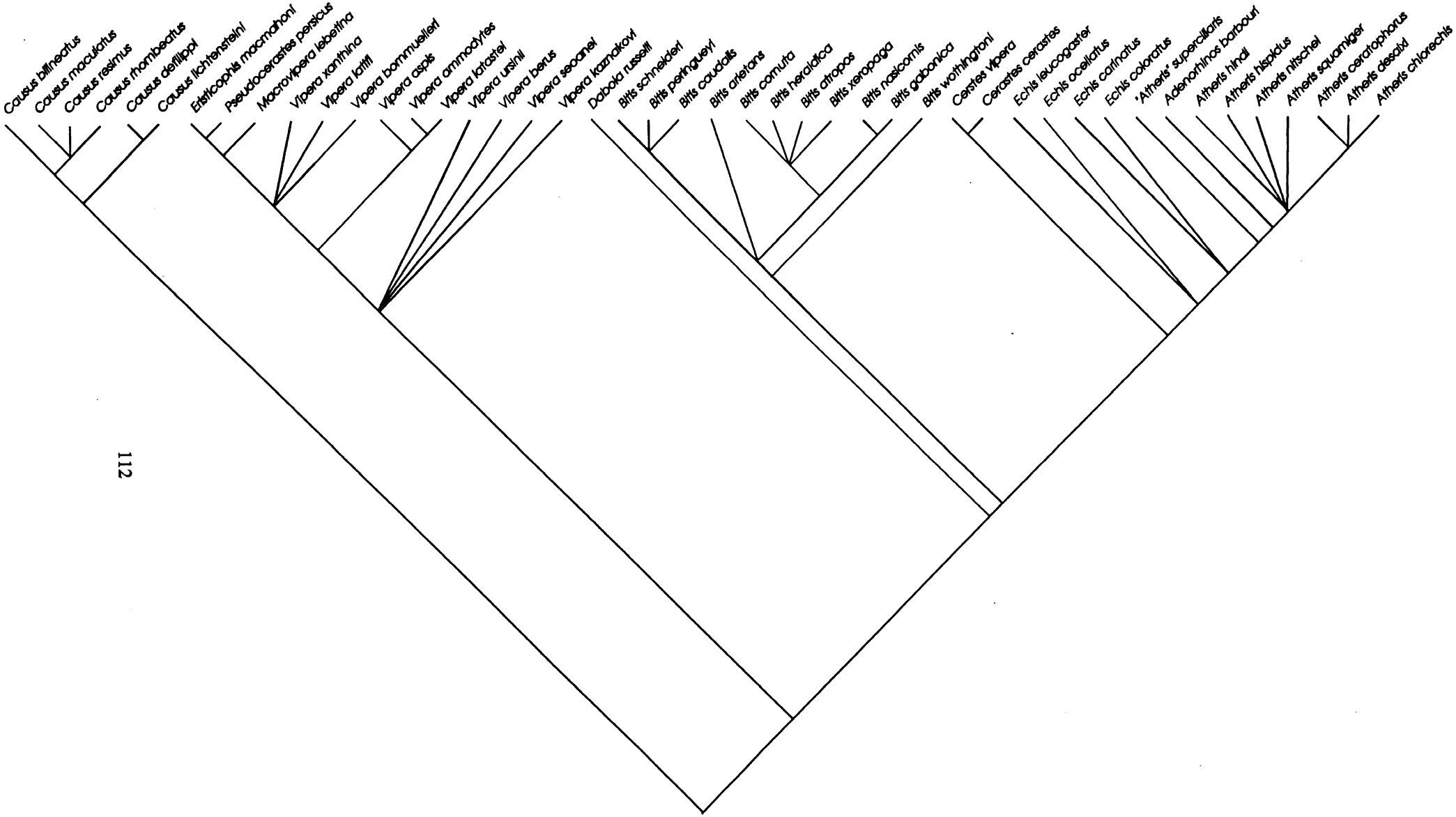


Abb. 45. Konsensus-Kladogramm (**nelsen**, S = 310, C = 0,58, R = 0,89), ermittelt nach den Daten von GROOMBRIDGE (1980) (Anhang B) unter Verwendung von HENNIG86 (**mhennig***, **bb***, **xw s**) und der Annahme der Nichtadditivität.

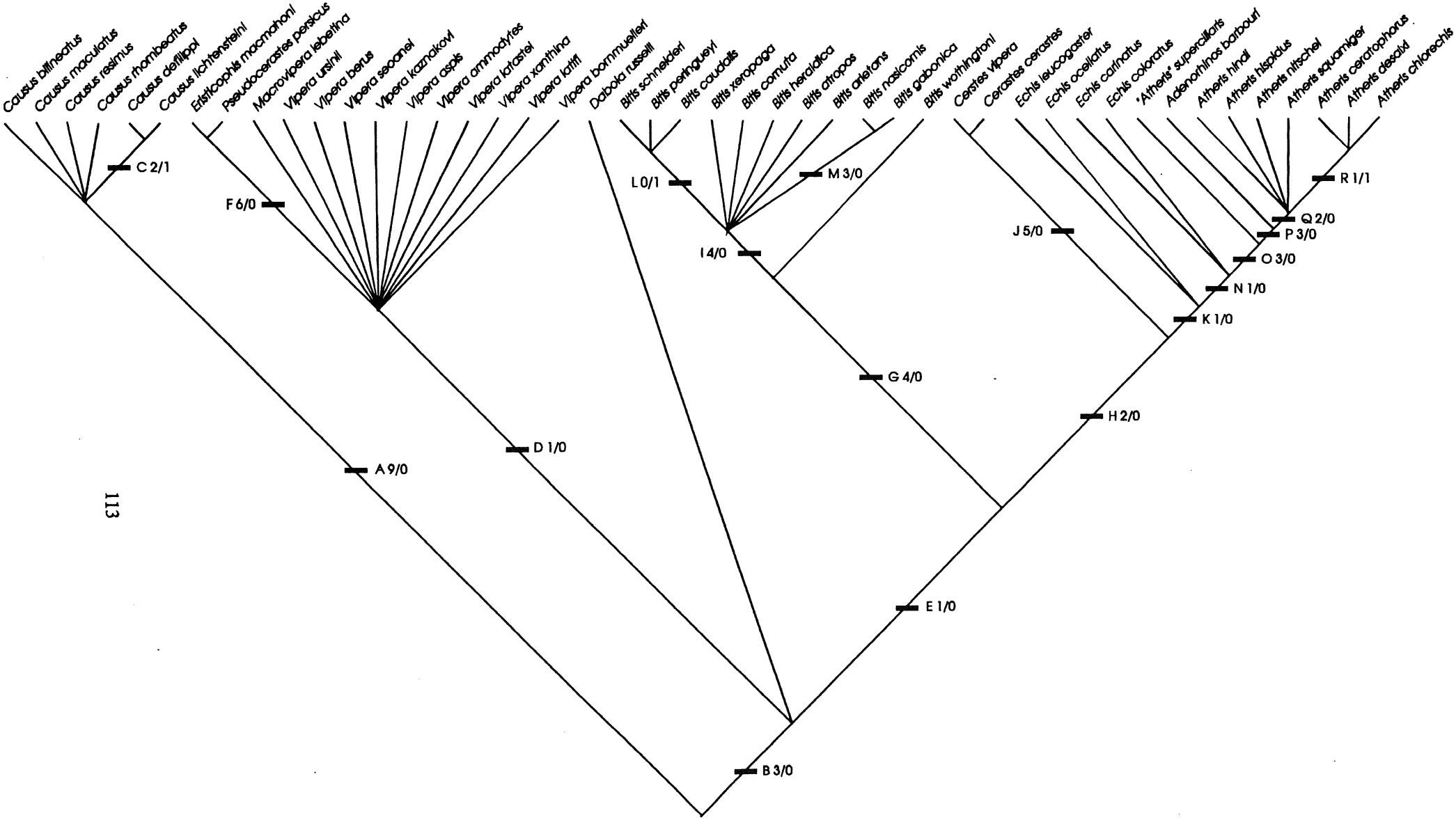


Abb. 46. Konsensus-Kladogramm , ermittelt aus den Kladogrammen Abb. 44. und Abb. 45. nach den Daten von GROOMBRIDGE (1980) unter Berücksichtigung der Additivität und der Nichtadditivität. Die an den Ästen befindlichen Ziffern geben jeweils die Anzahl der Synapomorphien (vor dem Schrägstrich) und die Anzahl der Konvergenzen bzw. "reversals" (hinter dem Schrägstrich) an.

Q. (*Atheris hindi, hispidus, nitschei, squamiger, ceratophorus, desaixi, chlorechis*) Nr. 53 (1) Gularschuppen stark gekielt, Nr. 57 (3) untere Reihe der transversalen Schuppen oft dupliziert.
R. (*Atheris ceratophorus, desaixi, chlorechis*) Nr. 44 (2) oberer Teil des Rostrale vertikal geteilt, Nr. 88 (1) (Konvergenz) "prootic"-Foramen, V_4-Foramen getrennt.

Die phylogentische Hypothese (Abb 43.), die mit den Daten von MARX et al. erstellt wurde, zeichnet sich durch eine hohe Anzahl von Konvergenzen und "reversals" (Merkmalsumkehrungen) aus. Diese sind häufiger als die "zweifelsfreien" Synapomorphien und stehen zu diesen im Verhältnis 20 : 16. Im Vergleich dazu ist das Verhältnis bei der auf GROOMBRIDGEs Daten basierenden Hypothese (Abb. 46.) nur 3 : 51. Die Parameter C und R für die Dendrogramme Abb. 41. und 42. nach den Daten von MARX et al. sind C = 0,58 und 0,63 sowie R = 0,89 in beiden Fällen. Die vergleichbaren Werte für die auf GROOMBRIDGEs Daten basierenden Dendrogramme Abb. 44. und 45. sind C = 0,61 und 0,89 sowie R = 0,91 und 0,96 und liegen damit deutlich besser als die oben angegebenen Werte. Aus den genannten Gründen scheint das Dendrogramm nach MARX et al. entscheidend weniger gut begründet. Deshalb soll im folgenden ausschließlich auf die phylogenetische Hypothese (Abb. 46.) nach den Daten von GROOMBRIDGE eingegangen werden. Die s-, c-, und r-Werte der einzelnen Merkmale unter Annahme der Additivität oder der Nichtadditivität sind im Anhang B angegeben.

Unter der Annahme, daß *Causus* und die Viperinae ein Monophylum sind, ist *Causus* erwartungsgemäß die Schwestergruppe der Viperinae. Innerhalb der hier untersuchten Arten der Gattung *Causus* lassen sich lediglich *defilippi* und *lichtensteini* als weitere monophyletische Einheit abgrenzen.

An der Basis der Viperinae befindet sich eine Trichotomie, die folgende drei Monophyla abgrenzt: (1) *Eristicophis*, *Pseudocerastes*, *Macrovipera*, *Vipera*; (2) *Daboia* und (3) *Bitis*, *Cerastes*, *Echis*, *Adenorhinos*, *Atheris* sensu lato.

In der ersten Gruppe erweisen sich lediglich *Eristicophis* und *Pseudocerastes* als monophyletisch. Alle untersuchten Taxa der Gattungen *Vipera* und *Macrovipera* sind durch eine Polytomie miteinander verbunden und sind anhand der hier verwendeten Daten und Methoden nicht weiter phylogenetisch zu differenzieren.

In der dritten Gruppe ist *Bitis* das Schwestertaxon zur monophyletischen Einheit *Cerastes*, *Echis*, *Adenorhinos* und *Atheris* sensu lato.

Innerhalb der Gattung *Bitis* ist *worthingtoni* die Schwesterart zu allen anderen Arten. Weitere monophyletische Gruppen innerhalb von *Bitis* sind (1) *nasicornis* und *gabonica* sowie (2) *schneideri*, *peringueyi* und *caudalis*. Die Beziehungen der anderen *Bitis*-Arten müssen als ungelöst gelten.

Die Gattung *Cerastes* bildet die Schwestergruppe des Monophylums *Echis*, *Adenorhinos* und *Atheris* sensu lato.

Echis ist hier nicht monophyletisch. Es liegt wiederum eine Trichotomie vor, die aus den beiden Arten (1) *E. leucogaster* und (2) *E. ocellatus* und aus der Gruppe (3) *E. carinatus*, *E. coloratus*, *Adenorhinos* und *Atheris* s.l. gebildet wird.

Diese Trichotomie wird von einer weiteren Trichotomie gefolgt: (1) *E. carinatus*, (2) *E. coloratus* und (3) *Adenorhinos* und *Atheris* s.l..

"Atheris" superciliaris ist das Schwestertaxon zu den monophyletischen Taxa *Adenorhinos* und *Atheris* sensu stricto, wobei wiederum *Adenorhinos* das Schwestertaxon zur letztgenannten Gruppe ist.

Innerhalb von *Atheris* s.str. lassen sich lediglich *ceratophorus*, *desaixi* und *chlorechis* als monophyletisch zusammenfassen.

3.2.2. Diskussion der Kladogramme

Bei der kritischen Bewertung der Merkmale und der anschließenden Berechnung der Kladogramme fiel der hohe Anteil unbrauchbarer Daten bei den von MARX et al. (1988) verwendeten Merkmalen auf. Dieser zeigt sich zum einen in der großen Zahl von Merkmalen, die aufgrund von Abgrenzungsschwierigkeiten der einzelnen Ausprägungsformen oder offensichtlichen Analogien und Anpassungen, nicht zur weiteren Analyse verwendet werden konnten, und zum anderen in den die Daten von Marx et al. betreffenden Bäumen (Abb. 41., 42. und 43.), die ein hohes Maß an sogenannter Homoplasie (Parallelentwicklung, Konvergenz und Merkmalsumkehrung "reversals") aufweisen. Diese Homoplasie zeigt sich auch in den "Qualitätsparametern" der errechneten Bäume, nämlich "consistency index" und "retention index". Die genannten Parameter zusammen mit der durch die kritische Durchsicht stark reduzierten Datenmatrix und der Vergleich mit GROOMBRIDGEs Daten und den daraus resultierenden Bäumen (samt Indizes) verdeutlichen die

geringe Aussagekraft der nach MARX et al. gewonnenen phylogenetischen Hypothese. Sie soll im weiteren nicht berücksichtigt werden.

Sowohl GROOMBRIDGEs Daten, als auch die zugehörigen Kladogramme sind nach kladistischen Kriterien wesentlich besser begründet. Sie weisen nur einen kleinen Teil von konvergenten und parallelen Merkmalen oder "reversals" auf. Nachfolgend sollen die Unterschiede zwischen GROOMBRIDGEs kladistischen Interpretation der Daten (Abb. 26.) und der hier mittels HENNIG86 erzielten phylogenetischen Hypothese (Abb. 25.) dargestellt und diskutiert werden.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der *Macrovipera-Vipera*-Gruppe konnte mit den hier zugrunde gelegten Daten und HENNIG86 nicht gelöst werden. *Daboia russelli* ist nicht Mitglied dieser Gruppe. *Daboia* ist eine der drei Hauptgruppen (Trichotomie) der Viperinae, wovon eine weitere aus *Eristicophis*, *Pseudocerastes*, *Macrovipera* und *Vipera* besteht und die letzte von den Gattungen *Bitis, Cerastes, Echis, Adenorhinos* und *Atheris* gebildet wird. GROOMBRIDGEs Hypothese folgend ist *Macrovipera* die Schwestergruppe der *Eristicophis-Pseudocerastes*-Gruppe. Er begründet die Monophylie der drei Taxa auf verschiedenen abgeleiteten Ähnlichkeiten (!), wie (1) zunehmende Fragmentierung der Kopfschilder (inkl. Subokulare und Supraokulare; einige Ausnahmen bei *Macrovipera lebetina*), (2) breite, runde Schnauze (nicht stark ausgeprägt bei *M. lebetina*), (3) Mikroornamentation der Schuppenoberfläche (Tendenz zu netzartiger Mikroornamentation), (4) reduzierte Kielung der Kopfschuppen (sekundär gekielt bei *Eristicophis*) und (5) gleiches Farbmuster des Rumpfes (Ausnahme: *Macrovipera mauritanica* ist *Daboia russelli* und *Vipera palaestinae* ähnlicher). Außerdem bemerkt er, daß keine "komplexe" Synapomorphie gefunden wurde. Die aufgeführten Ähnlichkeiten beruhen sehr wahrscheinlich zum Teil auf parallelen bzw. konvergenten Anpassungen (z.B. Farbmuster). Sie sind nicht zur Begründung phylogentischer Verhältnisse geeignet, können aber zum Teil als Hinweise gewertet werden.

Weiterhin grenzt GROOMBRIDGE die Taxa *Vipera xanthina* und *bornmuelleri* als monophyletische Gruppe ab. Zusammen mit *latifi* zum einen und seiner monophyletischen *Eristicophis-Pseudocerastes-Macrovipera-Daboia*-Gruppe bilden sie eine Trichotomie. Im hier mittels HENNIG86 erstellten Kladogramm Abb. 46 sind die Verwandtschaftsverhältnisse der gesamten Gattung *Vipera* zusammen mit *Macrovipera* ungelöst und sind als Polytomie (mit elf Abzweigen) dargestellt. GROOMBRIDGE gibt lediglich eine Synapomorphie (Nasalo-Rostrale vorhanden) für die gesamte Gruppe an. Seine monophyletische Darstellungsweise im Stammbaum ergibt sich außerdem aus Aspekten der geographischen Verbreitung. Er bemerkt lediglich, daß ausgeprägte Parallelismen in der Gattung *Vipera* zu vermuten seien. Im unterschied zu GROOMBRIDGES Interpretati-

on wurde mit HENNIG86 (Abb. 46.) die gute Ausbildung des Frontale und Parietale als einzige Synapomorphie gefunden.

Parallelismen zeigen sich auch bei den "smaller European *Vipera*", mit denen er die verbleibenden Arten der Gattung *Vipera* meint. Sie "show more of a 'pectinate' phylogeny". Aufgrund der Schnauzenform hält er die *aspis*-Gruppe (*aspis*, *ammodytes* und *latastei*) für monophyletisch ("moderate evidence"). Für die *berus*-Gruppe (*ursinii*, *berus*, *seoanei*, *kaznakovi*) bemerkt er hingegen, daß diese durchaus paraphyletisch sein kann, aber wegen fehlender Lösungsmöglichkeiten zusammengefaßt ("lumped together") werden soll. Die von GROOMBRIDGE angestellte phylogenetische Interpretation der vorhanden Daten ist mit der hier verwendeten kritisch gesichteten Datenmatrix und unter Anwendung des Sparsamkeits-Prinzipes nicht so weitgehend möglich. Lediglich *Pseudocerastes* und *Eristicophis* lassen sich auf sechs Synapomorphien gegründet als Monophylum bestätigen. Die gesamte *Vipera-Macrovipera*-Gruppe (elf hier untersuchte Arten) wird nur durch eine einzige Synapomorphie (Kopfbeschuppung, siehe **D** S. ??) als monophyletische Gruppe ausgewiesen.

In beiden Kladogrammen (Abb. 46. und 47.) ist die Gattung *Bitis* monophyletisch. Dies läßt sich durch vier Synapomorphien belegen. Weitere vier Synapomorphien fehlen der Art *worthingtoni*, die daher als das Schwestertaxon der anderen *Bitis*-Arten zu gelten hat. Weiter aufwärts im *Bitis*-Baum weichen die Interpretationen allerdings etwas voneinander ab. In beiden Bäumen läßt sich die *caudalis*-Gruppe (*caudalis*, *schneideri*, *peringueyi*) als monophyletisch ausmachen. Diese monophyletische Gruppierung ist in GROOMBRIDGEs Arbeit durch zwei Synapomorphien belegt; hier charakterisiert nur ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal diese Gruppe, welches zudem noch ein konvergent entstandenes Merkmal ist (auch in der *Atheris ceratophorus*-Gruppe). GROOMBRIDGE differenziert diese Gruppe weiter, indem er *schneideri* und *peringueyi* als Schwestertaxa darstellt. In der HENNIG86-Analyse bleiben die Beziehungen in dieser Gruppe ungelöst. Ebenso sind alle weiteren *Bitis*-Arten bei der hier durchgeführten Analyse in einer Polytomie verbunden. Lediglich die tropischen "Groß-*Bitis*" *gabonica* und *nasicornis* lassen sich durch drei Synapomorphien als zusammengehörig abgrenzen. Im Gegensatz dazu findet GROOMBRIDGE zwei gut begründete Gruppen, nämlich die *atropos*-Gruppe (mit *atropos*, *xeropaga* und *cornuta* als Trichotomie und *heraldica* als früherem Abzweig) und die "Groß-*Bitis*"-Gruppe (mit *arietans* und den monophyletischen *gabonica* und *nasicornis*).

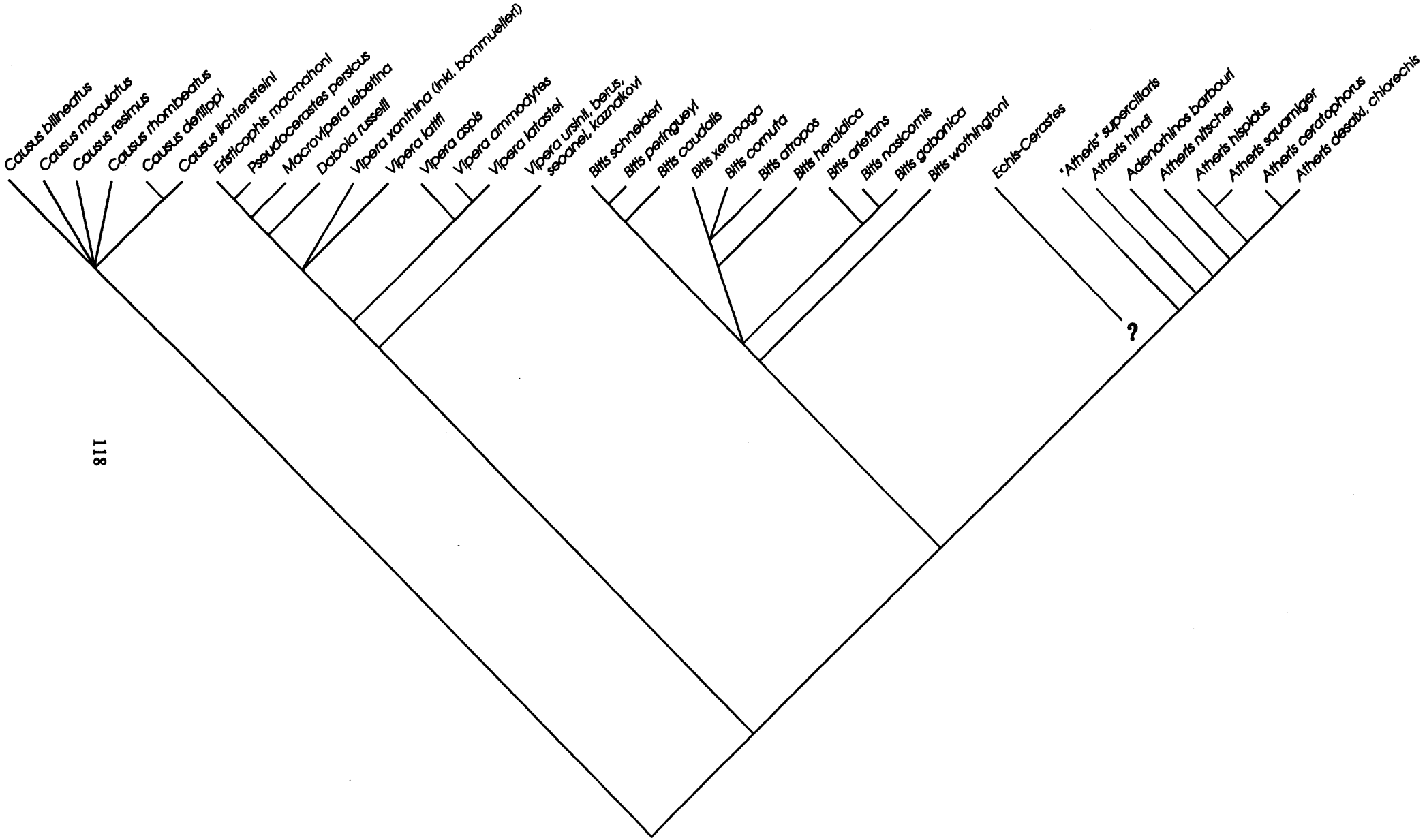


Abb. 47. Kladogramm der Viperinae nach GROOMBRIDGE (1980).

Die Gattung *Atheris* ist sowohl in GROOMBRIDGEs als auch in der hier vorliegenden Analyse nicht monophyletisch. In beiden Fällen befindet sich *Adenorhinos* innerhalb der Gattung *Atheris*. Bei GROOMBRIDGE zweigt *Atheris hindi* vor *Adenorhinos* ab und *Atheris superciliaris* wiederum vor *hindi*. Nach den Ergebnissen der hier durchgeführten Analyse zweigt nur *superciliaris* vor *Adenorhinos* ab. *A. hindi* ist das Schwestertaxon zu *Atheris* s.str., den eigentlichen arboricolen Buschvipern. Innerhalb der letztgenannten Gruppe lassen sich die Arten *ceratophorus*, *desaixi* und *chlorechis* als Monophylum ansprechen. Diese Gruppe sowie *hindi*, *hispidus*, *nitschei* und *squamiger* sind polytom verbunden (HENNIG86). In GROOMBRIDGEs Analyse ist *nitschei* die Schwesterart zu allen anderen arboricolen *Atheris*. *A. squamiger* und *hispidus* sind bei ihm Schwestertaxa. All diese Gruppierungen sind durch jeweils eine bis vier Synapomorphien gestützt. Auch GROOMBRIDGE diskutierte bereits die Möglichkeit, daß *hindi* das Schwestertaxon zu *Atheris* s.str. sein könnte, entschloß sich aber nach Abwägen der vorliegenden Ergebnisse für die "wahrscheinlichere", oben genannte Variante.

Die Beziehungen der Gattungen *Echis* und *Cerastes* zueinander und zu den drei monophyletischen Hauptgruppen *Atheris* s.l., *Bitis* und *Vipera* s.l. waren bereits in GROOMBRIDGEs Arbeit eines der zu lösenden Hauptanliegen. GROOMBRIDGE konnte beide Fragen nicht eindeutig lösen. Die Ergründung der Beziehungen von *Echis* und *Cerastes* zueinander stieß vor allem deshalb auf Schwierigkeiten, weil beide Taxa eine sehr "hochwertige" vermeintliche Synapomorphie, nämlich laterale speziell angewinkelte Schuppenreihen mit gesägten Schuppenkielen nebst komplexem zugehörigem Defensivverhalten, besitzen. Andererseits meint GROOMBRIDGE: "as for 'common general internal anatomy', as much could be said for any viperine species, and in fact *Echis* and *Cerastes* are perhaps more different than any other pair of taxa...". Neben dem oben genannten sehr komplexen Merkmal, welches übrigens auch bei einigen *Atheris*-Arten in unterschiedlicher Abstufung und bei mindestens einer Natterngattung (*Dasypeltis*) zu finden ist, gibt es weiterhin Gemeinsamkeiten in der Struktur der Mikroornamentation der Schuppenoberfläche. Allerdings lassen sich diese auch als parallele Adaptation an das Leben in trocken und sandigen Habitaten interpretieren. Dennoch wies GROOMBRIDGE *Echis* und *Cerastes* als Monophylum aus, sehr wohl mit dem Hinweis, daß diese Gruppe nur sehr schwach begründet ist. In der HENNIG86-Analyse erweist sich sowohl die oben genannte Gruppe als auch die Gattung *Echis* als polyphyletisch.

Wesentliche Unterschiede zwischen GROOMBRIDGEs Interpretation und der hier vorliegenden Analyse mittels eines Computerprogrammes sind:

- *Daboia* ist nicht monophyletisch mit den eurasischen Vipern und ist eine der drei "Hauptgruppen" der Viperinae

- *Cerastes* und *Echis* sind nicht monophyletisch
- *Echis* erscheint polyphyletisch
- *Atheris hindi* ist das Schwestertaxon von *Atheris* s. str..

Alle weiteren Unterschiede bestehen in einem weitaus weniger hohen "Lösungsgrad" bei der mit HENNIG86 durchgeführten Analyse (Abb. 46.). Dieses strikt nach dem Prinzip der Sparsamkeit (an Evolutionschritten) durchgeführte Verfahren konnte anhand der zugrundeliegenden Datenmatrix in vielen Fällen keine vollständig gelösten (dichotomen) Verwandtschaftsbeziehungen ermitteln. In wieweit vollständige Dichotomie und strikte Sparsamkeit den realen Verhältnissen während der Evolution entsprechen, sei dahingestellt. Die Anwendung eines Computerprogrammes zur Analyse "subjektiv" ermittelter Daten ermöglicht wenigstens bei der Dendrogrammerstellung eine "gewisse Objektivität". Dies macht einen Teil der Analyse vielleicht besser reproduzierbar, kann aber nicht bedeuten, daß eine so gewonnene Hypothese der Realität entsprechen muß. Auch bei kladistischen Computeranalysen werden eine Anzahl von Annahmen vorausgesetzt (z.B. "parsimony" in der Evolution) oder Merkmalsdaten nach "nicht-objektiven" Kriterien erhoben.

Hat man es mit einer an morphologischen Merkmalen armen Gruppe, wie etwa den Schlangen zu tun, so treten die oben angeführten Schwächen der morphologisch-phylogenetischen Analyse besonders zutage.

4. Vergleich und Synthese der morphologischen und molekularen Ergebnisse

In diesem Abschnitt soll die Synthese der Ergebnisse, die auf (a) morphologischen und (b) molekularen Merkmalen beruhen, vorgenommen werden. Eine wirkliche Synthese wird nur da möglich sein, wo sich die Ergebnisse nicht widersprechen. An anderen Stellen müssen die beiden Alternativen auf ihre Qualität geprüft und die besser begründete als wahrscheinlich angenommen werden. Sollte keine der Alternativen deutlich besser begründet sein, müssen beide Möglichkeiten auf ihre Übereinstimmung mit eventuell vorhandenen Fossilien und historischer als auch rezenter Verbreitung getestet werden.

In Abb. 48. und 49. sind die aus Abschnitt 3. resultierenden Stammbäume, ein "morphologischer" und ein "molekularer", dargestellt. Nachfolgend sollen zunächst die mehr oder weniger großen Übereinstimmungen der Ergebnisse beider Methoden genannt werden.

Die Viperinae sind monophyletisch. Dies gilt auch für *Causus*. Innerhalb dieser Gattung müssen die Verwandtschaftsverhältnisse als weitgehend ungeklärt betrachtet werden. Weitreichende intragenerische Schlüsse sind aus diesen Daten nicht zu ziehen. Die morphologische Analyse kam zu dem Ergebnis, daß *defilippi* und *lichtensteini* innerhalb der Gattung monophyletisch sind.

Die Gattung *Bitis* ist monophyletisch. Innerhalb der Gattung lassen sich *schneideri*, *peringueyi* und *caudalis* sowie *nasicornis* und *gabonica* als Monophyla abgrenzen. Albumin-immunologisch ist eine weitere Klein-*Bitis*-Gruppe, nämlich *atropos*, *xeropaga* und *cornuta*, abgrenzbar. Diese Gruppe kann auch GROOMBRIDGE in seiner Analyse ausmachen. Die HENNIG86-Analyse allerdings faßte die letztgenannten Taxa mit *arietans* und *heraldica* zu einer Polytomie zusammen. Aufgrund der übereinstimmenden Ergebnisse der albumin-immunologischen Untersuchungen und GROOMBRIDGEs Analyse scheint es angebracht, zumindest die *atropos*-Gruppe als Monophylum zu betrachten. GROOMBRIDGE fand eine Synapomorphie ("hemipenial similarities") für diese Gruppe. *B. heraldica* hat ihm zufolge andere, aber von der *atropos*-Gruppe ableitbare Hemipenes - ein Merkmal, das hier nicht als hinreichend gewichtig betrachtet wird, um *heraldica* ebenfalls in diese Gruppe aufzunehmen. *B. arietans* wiederum betrachtet er als monophyletisch mit den tropischen Groß-*Bitis* (*nasicornis* und *gabonica*). Sowohl mit der durch HENNIG86 durchgeführten als auch in der immunologischen Analyse steht dieses Taxon auf gleicher Stufe mit den tropischen Groß-*Bitis* und der Klein-*Bitis*-Gruppe (also Trichotomie). GROOMBRIDGE begründet seine Gruppierung mit drei Synapomorphien: (1) Tracheallunge und Pulmonalarterien, (2) Körpergröße und (3) Angulare/Spleniale in Kontakt mit dem Dentale. Dem ersten Merkmal mißt er wegen eines starken Verdachts auf Parallelevolution nur einen geringen Wert zu. Körpergröße

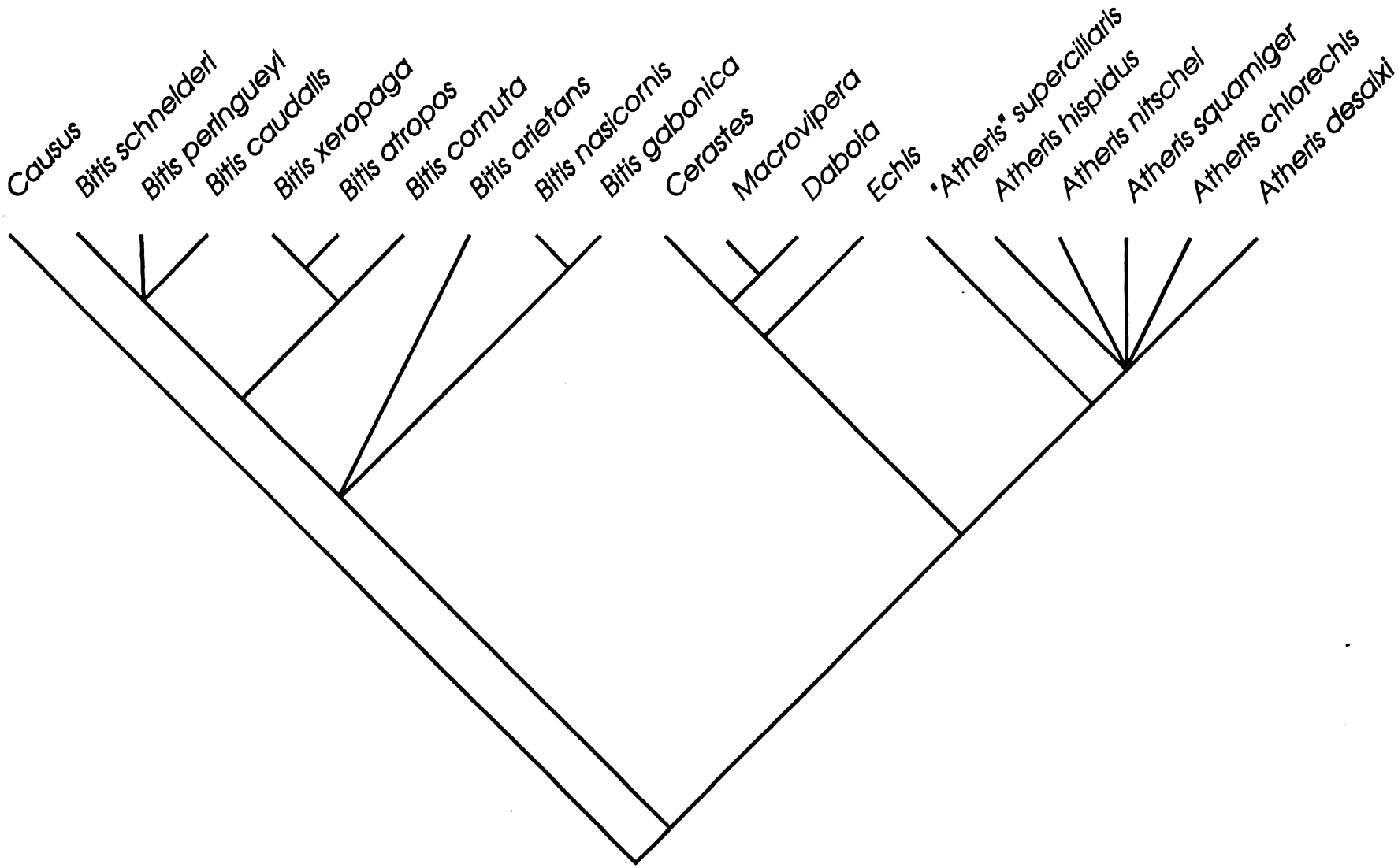


Abb. 48. Konsensus der phylogenetischen Beziehungen der Viperinae nach den immunologischen Ergebnissen (Abb. 36. und Abb. 37.).

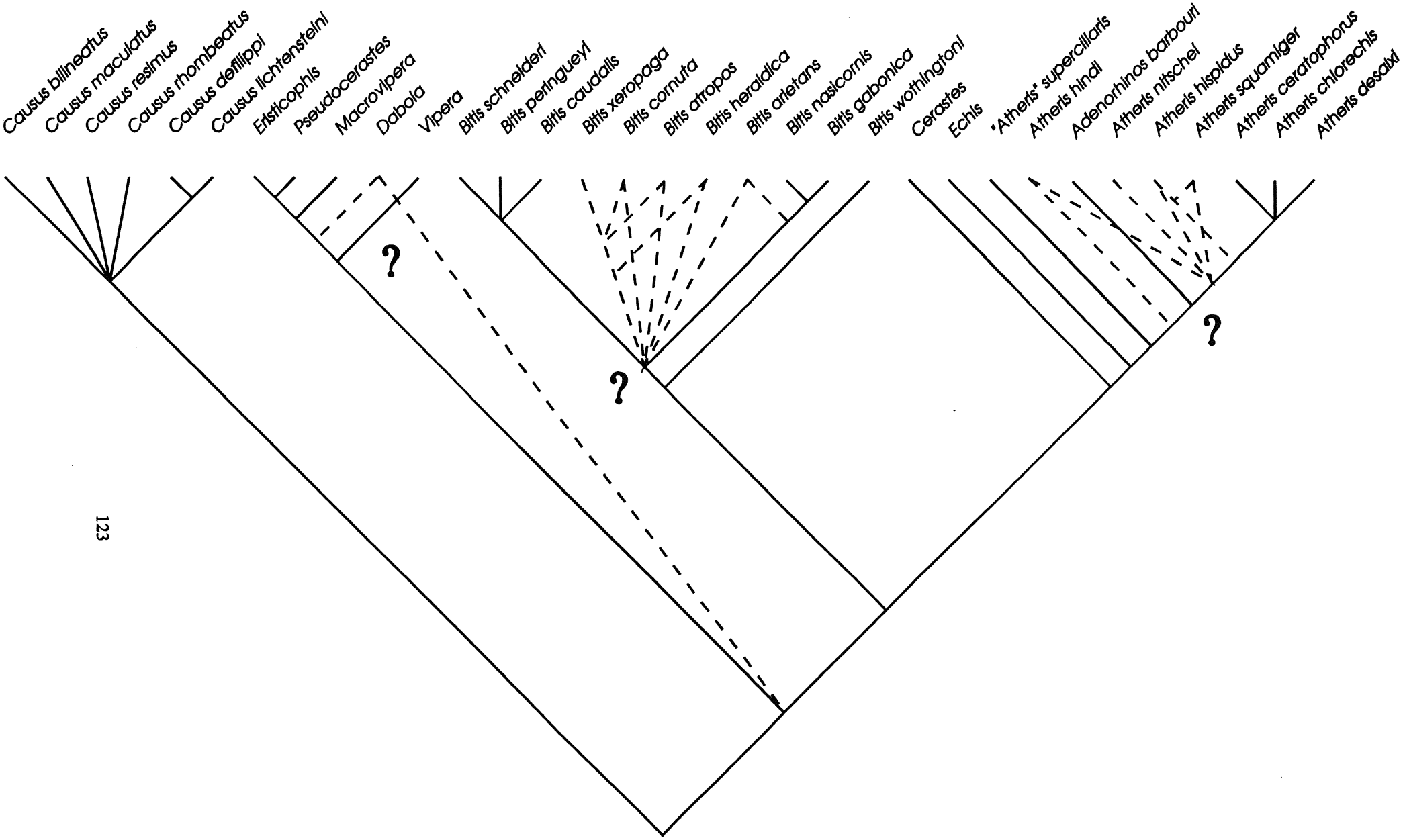


Abb. 49. Konsensus der phylogenetischen Beziehungen der Viperinae nach den morphologischen Ergebnissen (Abb. 46. und Abb. 47.). Die gestrichelten Linien weisen auf wider-sprüchlichen Ergebnisse von GROOMBRIDGE und dieser Arbeit hin. Fragezeichen kennzeichnen die die Hauptgruppen unterschiedlicher Ergebnisse in beiden Arbeiten.

(zweite Synapomorphie) ist kein brauchbares Merkmal, da diese stark von Umwelteinflüssen abhängt und als äußerst adaptiv gewertet werden muß. Somit ist dieses Monophylum nur noch mit einer einzigen Synapomorphie gesichert, die wie bereits erwähnt unter Anwendung des Sparsamkeitsprinzipes nicht haltbar ist. *B. worthingtoni* konnte mangels Proben nicht molekular untersucht werden, ist aber in beiden morphologischen Analysen der früheste Abzweig der Gattung *Bitis*. Somit besteht die Gattung *Bitis* nach den hier vorliegenden Resultaten aus vier Gruppen, nämlich (1) *worthingtoni*, (2) *nasicornis* und *gabonica*, (3) *arietans* und (4) den Klein-*Bitis*. Die Position von *heraldica* ist nicht eindeutig festzulegen. Deshalb soll sie hier polytom zusammen mit den drei letztgenannten Gruppen abzweigen.

GROOMBRIDGE nannte die Klärung des Verhältnisses von *Cerastes* und *Echis* als eine der großen Fragen, die auch im Rahmen seiner kladistischen Analyse nicht zu klären war. In den hiesigen Ergebnissen sind beide Gattungen nicht monophyletisch. Im "morphologischen Baum" bildet *Echis* zusammen mit *Atheris* und *Adenorhinos* ein Monophylum. Immunologisch ist *Echis* die Schwestergruppe der monophyletischen *Cerastes*-"paläraktische Vipern"-Gruppe. Dies hat zur Folge, daß das gemeinsam abgeleitete Merkmal der lateralen Schuppenreihen mit Sägekielen und entsprechendem Defensivverhalten nicht als hochwertige Synapomorphie gewertet werden kann. Vielmehr scheint es plesiomorph für diese Gruppe (inkl. *Atheris*) zu sein. Schwächere Ausprägungen dieses Merkmals finden sich auch bei einigen *Atheris*-Arten.

A. superciliaris befindet sich in allen Analysen außerhalb der Gattung *Atheris*; mit der Einschränkung, daß das trennende Taxon *Adenorhinos* aufgrund seiner Seltenheit nicht in die albumin-immunologische Untersuchung einfließen konnte. Dort besteht aber ein außerordentlich großer Abstand zur *Atheris* s.str., so daß man die Albumindaten als stützend für das morphologische Ergebnis bezeichnen kann. Die Art *superciliaris* sollte nomenklatorisch auf Gattungsniveau von *Atheris* s.str. getrennt werden. Dieser Meinung vertrat auch GROOMBRIDGE, der allerdings aus Stabilitätsgründen weitere Untersuchungen abwarten wollte.

Atheris s. str. (arboricole *Atheris*) sind ein Monophylum. Innerhalb der Gattung lassen sich morphologisch *ceratophorus*, *chlorechis* und *desaixi* als weiteres Monophylum abgrenzen. Begründet wird dies durch die synapomorphe Teilung des Rostrale. Die immunologischen intragenerischen Ergebnisse sind widersprüchlich. Die *Atheris* s.str.-Arten sollen deswegen bis auf weiteres in einer Polytomie verbunden werden.

Die Position des Taxons *hindi* im Stammbaum der afrikanischen Vipern konnte nicht eindeutig ermittelt werden. Nach GROOMBRIDGE befindet es sich wie *superciliaris* außerhalb von *Atheris*

s.str. und *Adenorhinos* und ist die Schwesterart beider letztgenannter Taxa. Die HENNIG86-Analyse plazierte *hindi* zusammen mit *Atheris* s.str.. Immunologisch konnte diese Art leider nicht untersucht werden.

Die schwierigste Frage, die in der vorliegenden Arbeit aufgeworfen wird, ist diejenige nach der Position der paläarktischen Vipern im Stammbaum der Viperinae. Zwar ist dies keine Frage, die von größerer Wichtigkeit für die Phylogenie der afrikanischen Vipern wäre, aber eine Frage von entscheidender Bedeutung für die Entstehung der Viperinae. Den morphologischen Ergebnissen folgend, bestehen die Viperinae aus den Schwestergruppen (1) paläarktische Viperinae und (2) äthiopische bzw. afrikanische Viperinae. Diese Einteilung entspricht der allgemein anerkannten Einteilung in einen "Palaearctic stock" und einen "Ethiopian stock" (MARX & RABB 1965).

Die paläarktischen Vipern umfassen die Gattungen *Eristicophis*, *Pseudocerastes*, *Macrovipera*, *Vipera* und auch *Daboia*. Zwar wird *Daboia* in der HENNIG86-Analyse als dritte Großgruppe der Viperinae dargestellt und ist nicht innerhalb der paläarktischen Vipern zu finden. Die gemeinsame Begründung einer Position von *Daboia* innerhalb der paläarktischen Gruppe durch die kladistische Interpretation GROOMBRIDGEs und die albumin-immunologischen Resultate (diese Arbeit und HERRMANN et al. 1992) lassen die letztgenannte Position plausibler erscheinen. Bestehen die oben genannten paläarktischen und afrikanischen Schwestergruppen innerhalb der Viperinae (Abb. 49.), so bedeutet dies, daß die Viperinae sowohl in Afrika als auch in Vorderasien oder sogar in Europa entstanden sein könnten.

Die zweite Alternative, nämlich die immunologisch begründete Abzweigung der paläarktischen Vipern innerhalb der afrikanischen Formen (Schwestergruppe von *Cerastes* (Abb. 48.)), würde einen afrikanischen Ursprung der Viperinae bedeuten.

Welche der beiden Alternativen wahrscheinlicher ist, läßt sich anhand der verschiedenen Daten und Analysen nicht entscheiden. Vorerst müssen beide Alternativen als möglich betrachtet werden (Abb. 50.) und sollen im weiteren historisch und geographisch diskutiert werden.

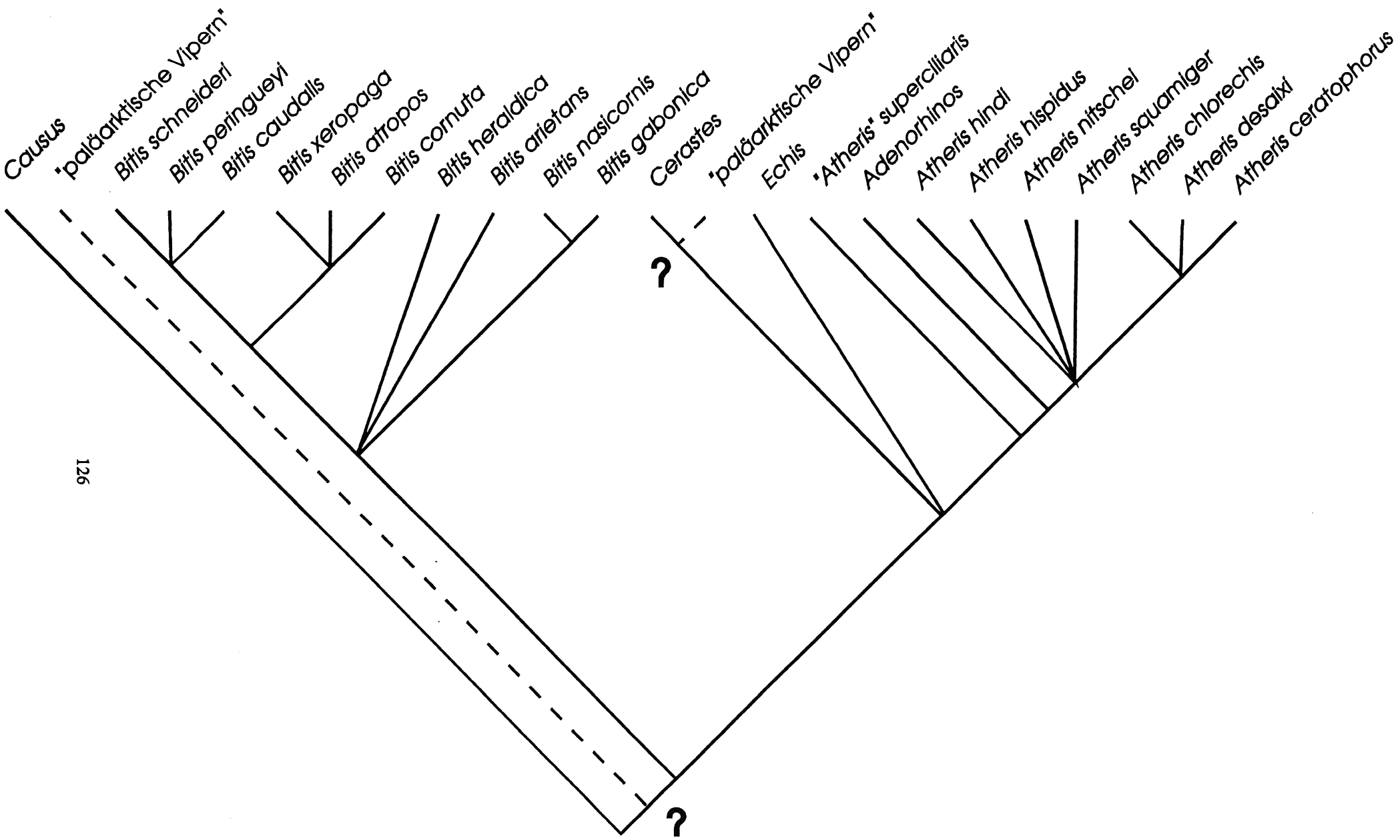


Abb. 50. Konsensus der phylogenetischen Beziehungen der Viperinae nach immunologischen und morphologischen Ergebnissen.

5. Fossilien und historische Biogeographie

Die fossilen Belege afrikanischer Wirbeltiere und besonders afrikanischer Schlangen sind äußerst spärlich. CADLE (1994) veranlaßte dies zu folgender Aussage: "The spotty temporal and geographic distribution of Tertiary fossil-bearing localities for terrestrial vertebrates in Africa is well known, resulting in a generally poor understanding of faunal evolution during this period of African history".

So ist als einziges afrikanisches Vipernfossil *Bitis olduvaiensis* † Rage, 1973 aus dem frühen Pleistozän von Olduvai, Tansania, zu nennen. Dieses Fossil ist vergleichsweise jung und wird als ähnlich *Bitis arietans* beschrieben. In der älteren Literatur findet man die Erwähnung einer weiteren *Bitis* aus dem späten Miozän eines spanischen Fundortes (PIVETEAU 1927 zitiert nach RAGE 1984). RAGE zufolge handelt es sich bei diesem Fossil aber nicht um eine Viper, sondern um eine colubride Schlange.

Da die Fossilien der afrikanischen Viperiden keine weitere Deutung der im Rahmen dieser Arbeit erlangten Hypothesen ermöglichen, soll nun die paläogeographische Situation Afrikas im hier relevanten zeitlichen und geographischen Rahmen beleuchtet werden.

Zwischen Afrika und Asien kam es während des Tertiärs öfter zu Landverbindungen, aber auch zu Trennungen. So existierte im späten Oligozän eine Verbindung zwischen Ostafrika und Indien. Im frühen Miozän kam es zur sogenannten "Eurasia-Africa-collision" (SZYNDLAR & RAGE 1990), und im späten Miozän wurden Europa und Afrika wieder getrennt, und das heutige Rote Meer entstand. Der als Äthiopis bezeichnete Teil Afrikas ist sehr alt und mit Ausnahme der ostafrikanischen Grabenbrüche über lange Zeiträume unverändert geblieben. Besonders die Verbindung von Europasien und Afrika im frühen Miozän kann ungefähr mit der Entstehung der paläarktischen Viperinen (*Echis-Cerastes-Macrovipera-Daboia*-Gruppe) in Einklang gebracht werden (Abb. 51.).

Als weitere Möglichkeit der Datierung der Entstehungszeit der Hauptgruppen afrikanischer Vipern soll die zeitliche Eichung des mittels Clusteranalyse und Evolutionsratenkorrektur erhalten Albumin-Dendrogrammes (Abb. 16.) in Betracht gezogen werden. Voraussetzung für ein solches Vorgehen ist die Existenz der molekularen Uhr, das heißt, eine weitgehend konstante durchschnittliche Evolutionsgeschwindigkeit der Albumine. Da hier zur Eichung der "Uhr" der afrikanischen Vipern weder geeignete Fossilien noch entsprechende paläogeographische Ereignisse ermittelt werden konnten, soll die Eichung anhand des "Messinian event" (THENIUS 1977) vorgenommen werden,

der bereits in früheren Arbeiten zur Phylogenie der paläarktischen Vipern als geeigneter Eichwert genutzt wurde (HERRMANN 1990, HERRMANN et al. 1992). Mit der Austrocknung (miozäne Salinitätskrise) und dem nachfolgenden Ansteigen des Wasserspiegels der Tethys kann die minimale zeitliche Separation von *Macrovipera schweizeri* auf Milos (Kykladen) begründet werden. Beachtet man dies, so kommt man zu einem ID-Millionen Jahren-Verhältnis von zwei zu eins, das heißt zwei IDs im Dendrogramm entsprechen einer Million Jahre. Diese Relation wird unter Angabe der entsprechenden Zeitalter im Dendrogramm Abb. 51. dargestellt. Wegen der teilweise sehr großen Ungenauigkeiten bei der Datierung solcher paläontologischer und geologischer Ereignisse und einer eventuell nicht exakt "tickenden" molekularen Uhr sind die einzelnen Verzweigungspunkte im Dendrogramm nicht mit Zeitangaben versehen.

CADLE (1994) fand bei seiner albumin-immunologischen Untersuchung afrikanischer Colubriden, daß die basalen Colubridengruppen ca. 33 Mill. Jahre und zum Beispiel die Psammophiini 15-20 Mill. Jahre alt sind. Auch die Ergebnisse der Untersuchung einer anderen Schlangengruppe kommt somit zu vergleichbaren Entstehungszeiten der verschiedenen Linien.

Die hypothetische Zeitfolge der Verzweigungen entsprechend dem immunologischen Stammbaum ist folgende:

- Die beiden Hauptgruppen der afrikanischen Viperidae, nämlich Viperinae und Causinae, spalteten sich im frühen Oligozän voneinander ab. Innerhalb der Viperinae kam es schon wenig später im mittleren Oligozän zur Separierung von *Bitis* und dem gemeinsamen Vorfahren der anderen Viperinae. Die drei Hauptgruppen der Gattung *Bitis* spalteten sich im Übergang Oligozän-Miozän auf. Im späteren Oligizän kam es zur Trennung von *Atheris* sensu lato und den paläarktischen Vipern im weiteren Sinn.. Innerhalb von *Atheris* s.l. erfolgte aber auch schon sehr früh, nämlich im späten Oligozän die Isolation von *"A." superciliaris*. Sowohl *Echis* als auch etwas später *Cerastes* und die paläarktischen Vipern s.str. sind frühen miozänen Ursprungs.

Folgerichtig scheinen die Viperinae in Afrika entstanden zu sein. Interessant ist die relativ alte Dreiteilung der Gattung *Bitis*. Das gleiche gilt für die Trennung von *superciliaris* und *Atheris* s.str.. Die eigentlichen Paläarktischen Vipern sind relativ jungen Ursprungs. Diese sind mit Ausnahme weniger Arten extraafrikanischer Verbreitung. Die heute in Afrika vorkommenden Formen sind von Europa aus eingewandert (HERRMANN 1990). Die paläarktischen Vipern sind ca. 20 Mill. Jahre alt und können somit über eine vor ca. 18. Mio. Jahren (nach der Austrocknung der Tethys) entstandene Landverbindung nach Eurasien eingewandert sein. Die dortige Radiation von

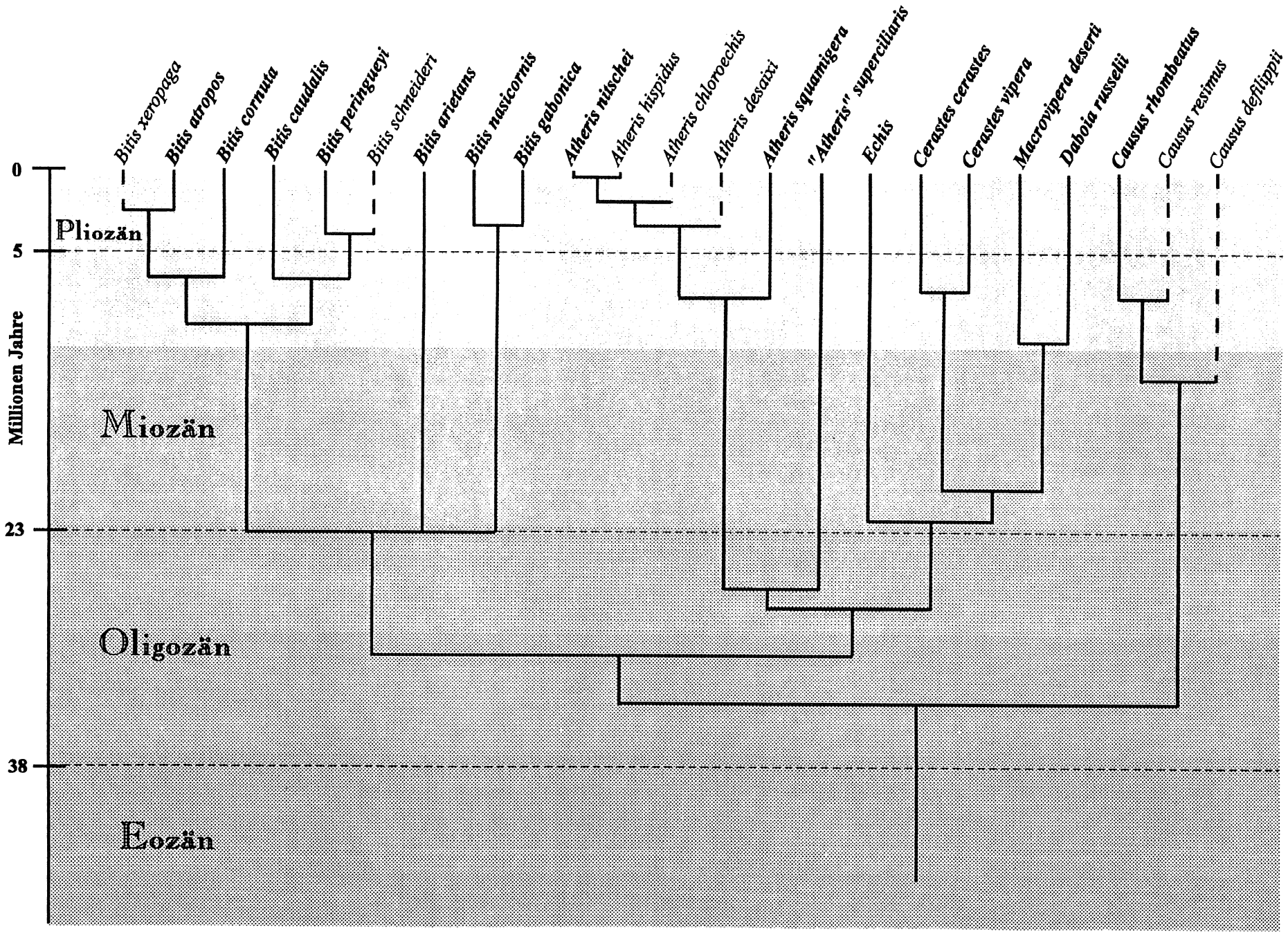


Abb. 51 Auf albuminimmunologischen IDs basierendes UPGMA-Dendrogramm (Abb. 37.), welches zeitlich geeicht wurde. Zu Angaben bezüglich des Eichpunktes siehe Text.

Vipera sensu lato läßt sich anhand einiger Fossilien recht gut verfolgen (siehe SZYNDLAR 1987a und 1987b). Einen ähnlichen Weg haben sicher auch *Echis* und *Cerastes* (wahrscheinlich unabhängig voneinander) gewählt, wenngleich auch über den Zeitpunkt dieser Wanderung wenig gesagt werden kann. Der Faunenaustausch zwischen Asien und Afrika läßt sich an vielen Beispielen belegen. Hier sollen nur einige Reptiliengruppen genannt werden, nämlich die Geckos und Lacertiden, die wie die Viperinae von Afrika nach Asien gelangten (JOGER 1984, MAYER & BENYR 1994), und die Agamen und Warane, die aus Asien nach Afrika einwanderten (JOGER 1986, 1991, BÖHME et al. 1989).

Sehr interessant ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich der Entstehungsgeschichte der Viperinae mit der der Kobras der Gattung *Naja*. Fossile Kobras treten schon im frühen Miozän in Afrika auf. Asiatische *Naja* bilden eine monophyletische Gruppe, wogegen afrikanische *Naja* eher ursprüngliche Formen und vielleicht paraphyletisch sind (SZYNDLAR & RAGE 1990). Die Ausbreitungsgeschichte dieser Schlangengruppe könnte sich ähnlich derjenigen der Vipern vollzogen haben. Im Miozän existierten verschiedene Formen von *Naja* in Europa, die mit den asiatischen *Naja* eine monophyletische Gruppe bilden. Ob *Naja* afrikanischen oder asiatischen Ursprungs ist, läßt sich danach aber nicht entscheiden.

6. Schlußbetrachtung

Eines der Hauptanliegen dieser Arbeit ist es, molekularbiologische und morphologische Methoden am Beispiel der Rekonstruktion der Stammesgeschichte der afrikanischen Vipern anzuwenden und vergleichend zu betrachten. Für die Verläßlichkeit beider Methoden (albumin-immunologische und morphologische) spricht, daß ein sehr großer Teil der mit den weitgehend unabhängigen Methoden an den zugrunde liegenden Merkmalskomplexen erlangten Ergebnissen übereinstimmt. So ist das Verwandtschaftsmuster der großen Gruppen der afrikanischen Vipern bis auf die Position der paläarktischen Vipern weitgehend gleich. Die immunologischen Daten legen einen späten Abzweig der paläarktischen Vipern innerhalb der afrikanischen Vipern nahe. Diese späte Trennung sinnvoll im historisch-biogeographischen Kontext interpretiert werden.

Im folgenden soll kurz auf die in Abschnitt 1.3. aufgeworfenen Fragen (siehe dort) eingegangen werden:

Die afrikanischen Vipern sind nicht monophyletisch sondern paraphyletisch.
Die paläarktischen Vipern sind die Schwestergruppe von *Atheris*.
In dieser Arbeit wurden Hinweise dafür gefunden, daß *Echis* und *Cerastes* kein Monophylum sind. Weitere Untersuchungen zu den Verwandtschaftsverhältnissen dieser Gattungen sind wünschenswert.
Die immunologischen Ergebnisse zu *Atheris* s.str. können bis auf die Monophylie der Gruppe an sich nur als Hinweise auf intragenerische Beziehungen gewertet werden. Durch die große Seltenheit vieler Arten standen lediglich kleine Blutmengen für die Untersuchung zu Verfügung. Hier sind weitere Tests notwendig, um zu hinreichend gesicherten Resultaten zu gelangen. Die isolierte Position von *"Atheris" superciliaris* wurde durch beide Methoden (immunologisch und morphologisch) bestätigt. Leider konnten die in diesem Zusammenhang sehr wichtigen Arten *Atheris hindi* und *Adenorhinos barbouri* mangels Blutproben nicht untersucht werden. Aus diesem Grund soll auf nomenklatorische Konsequenzen, das heißt Gattungsstatus für *superciliaris*, vorerst verzichtet werden.
Die Gattung *Bitis* ist monophyletisch. Immunologisch existieren drei Gruppen (Trichotomie) innerhalb *Bitis*, nämlich die Klein-*Bitis*-Gruppe, *B. arietans* und die tropischen Groß-*Bitis* (*nasicornis* und *gabonica*). Wichtig ist die zukünftige immunologische Untersuchung von *Bitis worthingtoni* für die weitere Aufklärung der Phylogenie der Gattung *Bitis*.
Die Evolution der Serumalbumine der untersuchten Viperiden vollzog sich mit einer durchschnittlich konstanten Geschwindigkeit und stützt die Molekularuhrhypothese KIMURAs.

Die kritische Wertung der morphologischen Daten von GROOMBRIDGE und ASHE et al. und die anschließende Reanalyse derselben mit HENNIG86 erbrachte lediglich eine unvollständige phylogenetische Hypothese. Die von ASHE et al. verwendeten Merkmale zeigten einen hohen Grad an Homoplasie und wurden nicht weitergehend interpretiert. Das auf GROOMBRIDGEs Daten basierende Dendrogramm wies etliche Polytomien auf.
Das Enstehungsalter der einzelne Gruppen der afrikanischen Vipern konnte mit den Ergebnissen der immunologischen Untersuchungen ungefähr ermittelt werden. Danach enstanden die Hauptgruppen der afrikanischen Vipern im Oligozän.
Es läßt sich ein afrikanischer Ursprung der eigentlichen Vipern rekonstruieren.

Zweifellos sind molekulare Methoden geeignet, einen Beitrag zur Ergründung der Stammesgeschichte von Tiergruppen zu liefern, und können als wertvolle Ergänzung zu meist auf morphologischen Ergebnissen basierenden Phylogeniehypothesen betrachtet werden.. In vielen Fällen lassen sich monophyletische Gruppen finden und bestätigen. Dies ist vor allem dort nützlich, wo zum Beispiel morphologische Merkmale und kladistische Analysen an ihre Grenzen stoßen.

Anzustreben ist letztlich immer die vergleichende Betrachtung möglichst vieler unabhängiger, das heißt auf unabhängigen Merkmalen und unabhängigen Methoden basierender, phylogenetischer Hypothesen. Aus diesen kann man durch Abwägung der einzelnen Ergebnisse zu einer synthetischen Verwandtschaftshypothese gelangen, die jedoch entwicklungsfähig sein sollten.

7. Zusammenfassung

1. Nach einer vorausgehenden Bearbeitung der paläarktischen Vipern (HERRMANN 1990, HERRMANN et al. 1987-1992, JOGER et al. 1992) unternimmt es die vorliegende Untersuchung, die bisher weitgehend ungeklärte bzw. strittige Phylogenie der afrikanischen Vipern aufzuklären, die nach der herrschenden Systematik 42 Arten umfassen (s. Artenliste, Kap. 1.1.3.).

2. Methodisch steht der immunologische Vergleich der Serumalbumine im Vordergrund. Er wird hauptsächlich ergänzt durch eine Reanalyse bekannter morphologischer Merkmale unter Verwendung des Computerprogramms HENNIG86. Immunologisch wurden 26 Arten und Unterarten aus acht Gattungen untersucht, wobei Antiseren gegen die Albumine von 21 Taxa und Populationen hergestellt wurden. Bei der Reanalyse morphologischer Merkmale wurde auf zwei verschiedene Datensätze zurückgegriffen: (a) die von MARX et al. (1988) untersuchten 43 Merkmale von 31 Arten aus 10 Gattungen und (b) die von GROOMBRIDGE (1980) untersuchten 44 Merkmale von 47 Arten aus 10 Gattungen.

3. Der Versuch einer Ergänzung durch das Verfahren der DNA-DNA-Hybridisierung scheiterte an methodischen Fehlern: eine nicht exakt arbeitende Schmelzapparatur bedingte ein gehäuftes Auftreten von sogenannten Temperaturüberhöhungen während des Schmelzens der DNA-Hybriden. Die erhaltenen Schmelzprofile waren durchaus charakteristisch, doch verbot sich wegen zu großer Ungenauigkeit eine Auswertung im Hinblick auf phylogenetische Beziehungen.

4. Einzelne Evolutionsraten der Albumine wiesen leichte Abweichungen von der durchschnittlichen Evolutionsgeschwindigkeit auf: Die Albumine von "*Atheris*" *superciliaris* und *Cerastes cerastes* evolvierten relativ langsam, die der Arten von *Atheris* s.str. dagegen überdurchschnittlich schnell. Im ganzen sprechen die Ergebnisse jedoch nicht gegen die Existenz einer stochastisch "tickenden" Molekularuhr. Unter Annahme einer linearen Beziehung zwischen zeit und immunologischen Distanzen (IDs) wurde eine Zeitskalierung des per Clusteranalyse erhaltenen Dendrogramms durchgeführt. Das verwendete Zeit-ID-Verhältnis basiert auf einem in einer früheren Arbeit über paläarktische Vipern ermittelten Eichwert ("Messinian event").

5. Albumin-immunologisch lassen sich zwei Hauptgruppen von Vipern unterscheiden: zum einen die Gattung *Bitis* und zum anderen die Taxa *Atheris* s.l., *Echis*, *Cerastes* und die paläarktischen Vipern. Innerhalb der Gattung *Bitis* existieren drei polytom verbundene Gruppen, nämlich (a) *gabonica* und *nasicornis*, (b) *arietans* und (c) die "Klein-*Bitis*"-Gruppe. Letztere läßt sich ihrer-

seits in zwei monophyletische Gruppen trennen: *B. xeropaga, atropos, cornuta* einerseits und *B. caudalis, schneideri, peringueyi* andrerseits.

6. Die Entstehung und Verbreitung der afrikanischen Vipern stellt sich nach der zeitlichen Eichung des Clusteranalysen-Dendrogrammes (Abb. 51.) wie folgt dar. Die Viperinae sind afrikanischen Ursprungs. Im frühen bis mittleren Oligozän trennten sich die Viperinae von den Causinae. Bereits kurze Zeit später trennte sich *Bitis* von den anderen Viperinae. Im späten Oligozän kam es zur Trennung von *Atheris* und der *Echis-Cerastes*-paläarktische Vipern-Gruppe. Kurz darauf erfolgte die Aufspaltung von *Atheris* s.str. und *"A." superciliaris*. Früh-miozänen Ursprungs sind *Echis, Cerastes* und die paläarktischen Vipern. Trennungen auf Artniveau erfolgten in den verschiedenen Gattungen während des späten Miozäns und frühen Pliozäns.

7. Die unter 2. genannten morphologischen Datensätze wurden zunächst einer kritischen Wertung unterzogen. Dabei wurden Autapomorphien und nicht eindeutig homologisierbare Merkmale aus der weiteren Analyse eliminiert sowie solche, bei denen die Abgrenzung der einzelnen Ausprägungen (character states) nicht nachvollziehbar war. Die kladistische Merkmalsanalyse mit Hilfe des Computerprogramms HENNIG86 ergab für die Daten von MARX et al. (1988) ein Kladogramm mit einem hohen Grad an Homoplasien (Konvergenzen, Parallelen und Merkmalsumkehrungen). Deswegen wurde es in der weiteren Interpretation der Ergebnisse nicht berücksichtigt. Die Daten von GROOMBRIDGE (1980) lieferten hingegen ein besser begründetes Kladogramm, welches vergleichend mit den immunologischen Ergebnissen behandelt wurde.

8. Die Reinterpretation der morphologischen Daten von GROOMBRIDGE (1980) stimmte in weiten Bereichen mit den immunologischen Ergebnissen überein (Abb. 50.). In einigen Gruppen, wie zum Beispiel innerhalb von *Bitis*, kommt es im morphologisch begründeten Kladogramm zu Polytomien, die eine weitere Differenzierung der Verwandtschaft nicht zulassen. Die Hauptunterschiede gegenüber den immunologischen Ergebnissen betreffen die Position der paläarktischen Vipern, die in der morphologischen Analyse die Schwestergruppe der restlichen Viperinae bilden, und die Beziehungen von *Cerastes* und *Echis*, die ihre Positionen im Vergleich zu den immunologischen Dendrogrammen vertauscht haben.

9. Unter Zusammenschau aller Ergebnisse und der erschlossenen Verbreitungsgeschichte der Viperinae erscheint der immunologisch begründete afrikanische Ursprung der Viperinae am wahrscheinlichsten. Demnach sind die paläarktischen Vipern relativ jung und stellen die Schwestergruppe von *Cerastes* oder *Echis* oder von beiden dar.

8. Danksagung

Meinen besonderen Dank möchte ich Herrn Prof. Dr. H.-O. von Hagen (Marburg) und Herrn Dr. U. Joger (Darmstadt) für die Betreuung der Arbeit aussprechen. Beide waren im Hinblick auf Anregungen, Kritik und vielfältige materielle Unterstützung unentbehrlich. Herr Dr. Joger sammelte darüber hinaus wichtige Blutproben, die er für diese Arbeit zur Verfügung stellte.

Das Department of Zoological and Biomedical Sciences, Ohio University, Athens (Ohio, U.S.A.) gewährte mir einen Arbeitsplatz zur Durchführung der DNA-DNA-Hybridisierung. Freundlich aufgenommen und angeleitet wurde ich dort von den Herren Prof. Dr. Scott Moody und Prof. Dr. Jon Ahlquist. Herr Chris Parkinson half mir bei einer Vielzahl von Dingen.

In Südafrika konnte ich im Transvaal Museum, Pretoria, arbeiten und die dort vorhandene Laborausstattung sowie das Sammlungsmaterial nutzen. Möglich wurde dies durch die Hilfe von Herrn Wulf Haacke (Pretoria), der auch den Kontakt zu den verschiedenen Behördenvertretern herstellte, von denen ich Sammelerlaubnisse erhielt. Dies waren im einzelnen das Chief Directorate Nature and Environmental Conservation (Cape Province), die Orange Free State Provincial Administration Nature und Environmental Conservation (Bloemfontein), das Natal Parks Board (Pietermaritzburg) und der Administrator of the Province of Transvaal Nature Conservation Division (Pretoria). Besonders bedanken möchte ich mich bei meinem Freund Arno Naude (Pretoria), der mir selbstlos für mehrere Monate Quartier gewährte und für den Erfolg der Arbeit in Südafrika unentbehrlich war. Toy Bodbijl (Mtubatuba), Dr. Bill Branch und Gerald Haagner (beide Port Elizabeth) und Dave Morgan (Johannesburg) halfen bei der Beschaffung von Blutproben und auf andere Weise.

Mike Griffin (Windhoek) vom Wildlife Conservation and Research in Namibia unterstütze meine Arbeit durch die Befürwortung eines Sammelpermits und hilfreiche Angaben zur Verbreitung der Vipern in Namibia. Das Ministry of Wildlife, Conservation and Tourism erteilte eine Sammel- und Ausfuhrgenehmigung.

Eine Reise nach Ruanda und Zaire wäre ohne die umfangreiche Hilfe von Dr. Harald Hinkel (Projet Cartographie Biologique de la Foret de Gishwati (PCBFG), Kigali) nicht durchzuführen gewesen. Durch die von ihm in langjähriger Arbeit aufgebauten Arbeitsmöglichkeiten und Kontakte wurde die dort durchgeführte Sammeltätigkeit erfolgreich. Die Naturschutzbehörde Ruandas erteilte eine Sammel- und Ausfuhrgenehmigung. Gedankt sei auch meinem zairischen Helfer

Dumbo Bonny, durch dessen Kenntnis des tropischen Regenwaldes meine Aufsammlungen entsprechend bereichert wurden.

Herrn Prof. Dr. E. Geyer und Herrn Prof. Dr. A Klein (beide Marburg) und deren Arbeitsgruppen bin ich für methodische Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Herr Klaus von Zahn (München) gestattete mir, den von ihm gepflegten Schlangen Blutproben zu entnehmen.

Ganz besonderer Dank gebührt meiner Familie, ohne deren Unterstützung die Arbeit nie hätte stattfinden können.

Finanziell wurde ich durch Stipendien der hessischen Graduiertenförderung, der Studienstiftung des deutschen Volkes, des Deutschen Akademischen Austauschdienstes und Forschungsmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Allen hier genannten Personen und Einrichtungen und vielen ungenannten Helfern sei nochmals gedankt.

9. Literaturverzeichnis

Anderson, J. (1892): On a small collection of mammals, reptiles and batrachians from Barbary. - Proc. zool. Soc. Lond., 1892: 3-24.

Ashe, J. (1968): A new bush viper. - Jl. E. Afr. nat. Hist. Soc. natn. Mus., 27 (1) 116: 53-59.

Ashe, J.S. & H. Marx (1988): Phylogeny of the viperine snakes (Viperinae): Part II. Cladistic analysis and major lineages. - Field. Zool., New Series 52: 1-23.

Baverstock, P.R., Cole, S.R., Richardson, B.J. & C.H. Watts (1979): Electrophoresis and cladistics. - Syst. Zool. 28: 214-219.

Beverley, S.M. & A.C. Wilson (1982): Molecular evolution in *Drosophila* and higher Diptera. I. Micro-complement fixation studies of a larval hemolymph protein. - J. Mol. Evol. 18: 251-264.

Boettger, O. (1886): Beiträge zur Herpetologie und Malakozoologie Südwest-Afrikas. I. Zur Kenntnis der Fauna von Angra Pequenia. - Abh. senckenb. naturf. Ges.: 1-20.

Böhme, W. (1977): Eine neue Art der Gattung Bitis (Serpenetes: Viperidae) aus Äthiopien. - Monit. zool. ital. 9 (3): 59-68.

Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. - Bonn. zool. Monogr., 27: 1-176.

Böhme, W. & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der Kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. - Salamandra 12: 109-119.

Böhme, W., Joger, U. & B. Schätti (1989): A new monitor lizard (Reptilia: Varanidae) from Yemen, with notes on ecology, phylogeny and zoogeography. - Fauna of Saudi Arabia 10: 433-448.

Boulenger, G.A. (1896): Catalogue of the snakes of the British Museum (Nat. Hist.). III. Containing the Colubridae (Opistoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae and Viperidae. - British Museum of natural History, London.

Boulenger, G.A. (1905): Descriptions of new snakes in the collectionof the British Museum. - Ann. Mag. nat. Hist., 7 (15): 453-456.

Boulenger, G.A. (1906): Description of a new tree-viper from Mount Ruwenzori. - Ann. Mag. nat Hist., 7 (18): 37-38.

Broadley, D.G. (1990): FitzSimons' snakes of southern Africa. Johannesburg: Delta Books, Ltd.

Cadle, J.E. (1982): Problems and approaches in the interpretation of the evolutionary history of venomous snakes. - Mem. Inst. Butantan 46: 255-274.

Cadle, J.E. (1984): Molecular systematics of neotropical xenodontine snakes: I. South American Xenodontines. - Herpetologica 40 (1): 8-20.

Cadle, J.E. (1987): Geographic distribution: Problems in phylogeny and zoogeography. In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & S.S. Novak (eds.): Snakes: Ecology and evolutionary biology. McGraw-Hill, New York, 77-105.

Cadle, J.E. (1988): Phylogenetic relationships among advanced snakes. A molecular perspective. - Univ. Calif. Publ. Zool. 119: 1-77.

Cadle, J.E. (1992): Phylogenetic relationships among vipers: immunological evidence. - In: Campbell, J.A. & E.D. Brodie Jr. (eds.): Biology of pitvipers. Selva, Tyler, Texas: 41-48.

Cadle, J.E. (1994): The colubrid radiation in Africa (Serpentes: Colubridae): phylogenetic relationships and evolutionary patterns based on immunological data. - Zool. J. Linn. Soc. 110: 103-140.

Cherlin, V.A. (1990): Taxonomic revision of the snake genus *Echis* (Viperidae). II. An analysis of taxonomy and description of new forms (in Russisch). - Proc. zool. Inst. Leningrad, 207: 193-223.

Dowling, H.G. & W.E. Duellman (1974-78): Systematic herpetology: A synopsis of families and higher categories. HISS Publications, New York.

Dowling, H.G. & J.V. Jenner (1988): Snakes of Burma. Checklist of reported species and bibliography. Smithson. herp. Info. Serv., 76: 1-19.

Duméril, A.M.C. & G. Bibron (1848): Histoire naturelle des reptiles et des poissons de l'Algérie. - In: Guichenot, A., ed. Exploration scientifique de l'Algerie pendant les années 1840, 1841, 1842, publiée par ordre du gouvernement et avec le concours d'une commision académique. Imprimerie Nationale, Paris, vol. 5: 1-144.

Farris, J.S. (1969): A successive approximations approach to character weighting. Syst. Zool. 18: 374-385.

Farris, J.S. (1970): Methods for computing Wagner trees. - Syst. Zool. 34: 21-34.

Farris, J.S. (1981): Distance data in phylogenetic analysis. - In: Funk, V.A. & D.R. Brooks (eds.): Advances in cladistics. New York, 3-23.

Farris, J.S. (1988): Hennig86 software, version 1.5, and reference. Privat gedruckt und vertrieben.

Felsenstein, J. (1981): A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. - Biol. J. Linn. Soc. 16: 183-196.

Felsenstein, J. (1988): PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Version 3.1. Manual. Washington.

Fitch, W.M. & E. Margoliash (1967): Construction of phylogenetic trees. - Science 155: 279-284.

FitzSimons, V.F.M. (1950): Notes on a collection of reptiles and amphibians from the West Coast of Southern Africa. Ann. Transv. Mus., 21: 253-259.

FitzSimons, V.F.M. (1959): Some new reptiles from southern Africa and southern Angola. - Ann. Transv. Mus., 21: 405-409.

FitzSimons, V.F.M. (1962): The snakes of Southern Africa. - Runell & Sons, Cape Town.

Futuyuma, D.J. (1986): Evolutionary biology. - Sinauer Associates, Massachusetts.

Gans, C. (1978): Reptilian venoms: some evolutionary considerations. - In: Gans, C. & K.A. Gans (eds.): Biology of the Reptilia. 8 Physiology B, London: Academic Press, 1-42.

Golay, P., Smith, H.M., Broadley, D.G., Dixon, J.R., McCarthy, C., Rage, J.-C., Schätti, B. & M. Toriba (1993): Endoglyphs and other major venomous snakes of the world. A checklist. Azemiops S.A., Herpetological Data Center, Geneva.

Groombridge, B.C. (1980): A phyletic analysis of viperine snakes. Unpublished Ph. D. Thesis, City of London Polytechnic / British Museum (Nat. Hist.), 271 S.

Groombridge, B.C. (1984): The facial carotid artery in snakes (Reptilia, Serpentes): Variations and possible cladistic significance. - Amphibia-Reptilia 5: 145-155.

Guyer, C. (1992): A review of estimates of nonreciprocity in immunological studies. - Syst. Biol. 41 (1): 85-88.

Haacke, W.D. (1975): Description of a new adder (Viperidae, Reptilia) from southern Africa, with a discussion of related forms. Cimbebasia, A4 (5): 115-128.

Harding, K.A. & K.R.G. Welch (1980). Venomous snakes of the world. A checklist. - Pergamon Press, Oxford.

Hass, C.A. & L.R. Maxson (1993): Nonreciprocity in immunological studies: A reply. - Syst. Biol. 42 (2): 210-215.

Hennig, W. (1982): Phylogenetische Systematik. Berlin, Hamburg.

Herrmann, H.-W. (1990): Albumin-immunologische Untersuchungen zur Phylogenie der paläarktischen Großvipern (Reptilia: Serpentes: Viperidae). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Philipps-Universität Marburg / Lahn, 142 S.

Herrmann, H.-W., Joger, U. & G. Nilson (1992a): Molecular phylogeny and systematics of viperine snakes. I. Phylogeny of European vipers. In:Korsós, Z. & I. Kiss (eds.): Proc. 6th Ord. Gen. Meet. SEH., Budapest: 219-224.

Herrmann, H.-W., Joger, U. & G. Nilson (1992b): Molecular phylogeny and systematics of viperine snakes. III. Resurrection of the genus *Macrovipera* (Reuss, 1927) as suggested by biochemical evidence. Amphibia-Reptilia 13: 375-392.

Herrmann, H.-W., Joger, U., Nilson, G. & C.G. Sibley (1987): First steps towards a biochemically based reconstruction of the phylogeny of the genus *Vipera*. - In: van Gelder, J.J., Strijbosch, H. & P.J.M. Bergers (eds.): Proc. 4th Ord. Gen. Meet. SEH. Nijmegen, 195-200.

Hillis, D.M. & C. Moritz (1990): An Overview of applications of molecular systematics. - In: Hillis, D.M. & C. Moritz (eds.): Molecular systematics. Sinauer, Massachusetts, 502-515.

Hoge, A.R. & S.A.R.W.L. Romano-Hoge (1978/79): Poisonous snakes of the world. Part I. Check list of the pit vipers Viperoidea, Viperidae, Crotalinae. - Mem. Inst. Butantan 42/43: 179-310.

Horn, H.-G., Gaulke, M. & W. Böhme (1994): New data on ritualized combats in monitor lizards (Sauria: Varanidae), with remarks on their function and phylogenetic implications. - Zool. Garten, N.F., Jena, 64 (5): 265-280.

Hughes, B. (1983): African snake faunas. Bonn. zool. Beitr., 34 (1/3): 311-356.

Joger, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). - Zool. Jb. Anat. 112: 137-256.

Joger, U. (1985): Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands. - Bonn. zool. Beitr. 36 (3/4): 307-314.

Joger, U. (1986): Phylogenetic analysis of Uromastyx lizards, based on albumin immunological distances. - In: Rocek, Z. (ed.): Studies in Herpetology, Prague, 187-192.

Joger, U. (1991): A molecular phylogeny of agamid lizards. - Copeia 1991: 616-622.

Joger, U. & B. Arano (1987): Biochemical phylogeny of the *Agama* genus group. - In: van Gelder, J.J., Strijbosch, H. & P.J.M. Bergers (eds.): Proc. 4th Ord. Gen. Meet. SEH. Nijmegen, 215-218.

Joger, U., Herrmann, H.-W. & G. Nilson (1992): Molecular phylogeny and systematics of viperine snakes. II. A revision of the *Vipera ursinii* complex.. In:Korsós, Z. & I. Kiss (eds.): Proc. 6th Ord. Gen. Meet. SEH., Budapest: 239-244.

Kimura, M. (1983): The neutral theory of molecular evolution. - In: Nei, M. & R.K. Koehn (eds.): Evolution of genes and proteins. Sinauer, Massachusetts, 208-233.

Kimura, M. (1987): Die Neutralitätheorie der molekularen Evolution. Berlin, Hamburg. 303 S.

Klemmer, K. (1963): Liste der rezenten Giftschlangen. - Behringwerk-Mitt., Sonderband: Die Giftschlangen der Erde, 255-464.

Kluge, A.G. (1993): *Aspidites* and the phylogeny of pythonine snakes. - Rec. Aust. Mus. Suppl. 19: 1-77.

Knight, A. & D.P. Mindell (1993): Substitution bias, weighting of DNA sequence evolution, and the phylogenetic position of Fea's viper. - Syst. Biol. 42 (1): 18-31.

Kohne, D.E. (1970): Evolution of higher-organism DNA. - Q. Rev. Biophys. 33: 327-375.

Kramer, E. (1961): Über zwei afrikanische Zwergpuffottern, *Bitis hindii* (Boulenger, 1910) und *Bitis superciliaris* (Peters, 1854). - Vierteljschr. naturf. Ges. Zürich, 106: 419-423.

Laurent, R.F. (1956): Contribution à l'herpétologie de la région des Grands Lacs de l'Afrique centrale. - Annals Mus. r. Congo belge, 8 (48): 1-390.

Liem, K.F., Marx, H. & G. Rabb (1971): The viperid snake *Azemiops*: Its comparative cephalic anatomy and phylogenetic position in relation to Viperinae and Crotalinae. - Fieldiana Zool. 59 (2): 64-126.

Loveridge, A. (1930): Preliminary description of a new tree viper of the genus *Atheris* from Tanganiyika Territory. - Proc. New Engl. zool. Club, 11: 107-108.

Maniatis, T., Fritsch, E.F. & J. Sambrook (1982): Molecular cloning: A laboratory manual. - Cold Spring Habor Publications, Cold. Spring Habor.

Marx, H., Ashe, J.S. & L.E. Watrous (1988): Phylogeny of the viperine snakes (Viperinae): Part I. Character analysis. - Field. Zool., New Series 51: 1-16.

Marx, H. & G.B. Rabb (1965): Relationships and zoogeography of the viperine snakes (Family Viperidae). - Field. Zool. 44 (21): 161-206.

Maxson, L.R., Highton, R. & D. Ondrula (1984): Immunological evidence on genetic relationships of *Plethodon dorsalis*. - J. Herp. 18 (3): 341-344.

Maxson, L.R., Highton, R. & D.B. Wake (1979): Albumin evolution and its phylogenetic implications in the plethodontid salamander genera *Plethodon* and *Ensatina*. - Copeia 1979: 502-508.

Maxson, L.R., Sarich, V.M. & A.C. Wilson (1975): Continental drift and the use of albumin as an evolutionary clock. - Nature 255: 397-400.

Maxson, L.R., Tyler, M.J. & R.D. Maxson (1982): Phylogenetic relationships of *Cyclorana* and the *Litoria aurea* species group (Anura: Hylidae): A molecular perspective. - Aust. J. Zool. 30: 643-651.

Maxson, L.R. & A.C. Wilson (1975): Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (Hylidae). - Syst. Zool. 24: 1-15.

Mayer, W. & G. Benyr (1994): Albumin-Evolution und Phylogenese in der Familie Lacertidae. Ann. Naturhist. Mus. Wien. 96 B: 621-648.

Mayr, E. & P.D. Ashlock (1991): Principles of systematic zoology. - McGraw-Hill, New York.

McDowell, S.B. (1987): Systematics. - In: Seigel, R.A., Collins, J.T. & S.S. Novak (eds.): Snakes: Ecology and evolutionary biology. McGraw-Hill, New York, 3-50.

Moritz, C. & D.M. Hillis (1990). Molecular systematics: Context and controversies. - In: Hillis, D.M. & C. Moritz (eds.): Molecular systematics. Sinauer, Massachusetts, 1-10.

Nelson, G. & N. Platnick (1981): Systematics and biogeography. cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.

Nuttall, G.H.F. (1904): Blood immunity and blood relationship. Cambridge University Press, Cambridge.

Obst, F.J. (1983): Zur Kenntnis der Schlangengattung *Vipera*. Zool. Abh. staatl. Mus. Tierk. Dresden 38 (13): 229-235.

Parker, H.W. (1932): Scientific results of the Cambridge expedition to the East African lakes, 1930-31. 5. Reptiles and amphibians. - J. Linn. Soc. Zool., 38 (258): 213-229.

Peters, W.K.H. (1854): Diagnosen neuer Batrachier, mit Übersicht der in Mossambique gesammelten Schlangen und Eidechsen. - Mber. dt. Akad. Wiss. Berl., 18´54: 614-628.

Peters, W.K.H. (1862): Eine Mitteilung von über die von dem so früh in Afrika verstorbenen Freiherrn von Barnim und Dr. Hartmann uaf ihrer Reise durch Ägypten, Nubien und dem Sennar gesammelten Amphibien. Mber. dt. Akad. Wiss. Berl., 1862: 271-279.

Piveteau, J. (1927): Etude sur quelques amphibiens et reptiles fossiles. - Ann. Pal. (vertébrés), 16: 59-99.

Prager, E.M. & A.C. Wilson (1976): Congruency of phylogenies derived from different proteins. - J. mol. Evol. 9: 45-57.

Prager, E.M. & A.C. Wilson (1993): Information content of immunological distances. - Methods in Enzymology 224: 140-152.

Quick, D.L.J. (1994): Principles and techniques of contemorary taxonomy. - Blackie Academic and Professional, London.

Rage, J.-C. (1984): Serpentes. - Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 11, Stuttgart.

Sarich, V.M. & J.E. Cronin (1976): Molecular systematics of the primates. - In: Goodman, M. & R. Tashian (eds.): Molecular anthropology. New York, 141-170.

Sarich, V.M., Schmid, C.W. & J. Marks (1989): DNA hybridization as a guide to phylogenies: A critical analysis. - Cladistics 5: 3-32.

Sarich, V.M. & A.C. Wilson (1967): Immunological time scale for hominid evolution. Science 158: 1200-1203.

Schwarz, E. (1936): Untersuchungen über Systematik und Verbreitung der europäischen und mediterranen Ottern. - Behringwerk-Mitt. 7: Die europäischen und mediterranen Ottern und ihre Gifte: 159-362.

Shine, R. (1985): Ecological evidence on the phylogeny of Australian elapid snakes. - In: Grigg, G.C., R. Shine & H. Ehmann (eds.): Biology of Australasian Frogs and Reptiles. Royal Zoological Societyof New South Wales, Sydney: 255-260.

Shine, R. (1987): Ecological ramifications of prey size: food habits and reproductive biology of Australian copperhead snakes (*Australelaps*, Elapidae). J. Herp. 21: 21-28.

Shine, R. (1988): Food habits and reproductive biology of small Australian snakes of the genera *Unechis* and *Suta* (Serpentes, Elapidae). J. Herp. 22: 307-315.

Sibley, C.G. & J. Ahlquist (1987): Avian phylogeny reconstructed from comparisons of the genetic material, DNA. - In: Patterson, C. (ed.): Molecules and morphology in evolution: Conflict or compromise? Cambridge University Press, Cambridge, 95-121.

Sibley, C.G. & J. Ahlquist (1990): Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. - Yale University Press, New Haven & London, 976 S.

Sokal, R.R. & C.D. Michener (1958): A statistical method for evaluating systematic relationships. - Univ. Kansas Sci. Bull. 38: 1409-1438.

Swofford, D.L. (1981): On the utility of the distance Wagner procedure. - In: Funk, V.A. & D.R. Brooks (eds.): Advances in cladistics. New York, 25-43.

Swofford, D.L. & G.J. Olsen (1990): Phylogeny reconstruction. - In: Hillis, D.M. & C. Moritz (eds.): Molecular systematics. Sinauer, Massachusetts, 411-501.

Szyndlar, Z. (1987a): Two new extinct species of the genera *Malpolon* and *Vipera* (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain). Acta Zool. Cracov. 31 (27): 687-706.

Szyndlar, Z. (1987b): 'oriental vipers' of Europe. - In: van Gelder, J.J., Strijbosch, H. & P.J.M. Bergers (eds.): Proc. 4th Ord. Gen. Meet. SEH. Nijmegen, 387-390.

Szyndlar, Z. & J.-C. Rage (1990): West Palaearctic cobras of the genus *Naja* (Serpentes: Elapidae): interrelationships among extinct and extant species. - Amphibia-Reptilia 11: 385-400.

Thenius, E. (1977): Meere und Länder im Wechsel der Zeiten. - Berlin. 200 S.

Tornier, G. (1902): Herpetologisch Neues aus Deutsch Ost-Afrika. - Zool. Jb. 15: 578-590.

Underwood, G.L. (1979): Classification and distribution of venomous snakes in the world. - In: Lee, C.Y. (ed.): Snake venoms: Handbook of experimental pharmacology, Berlin: Springer, 52: 15-40.

Werman, S.D., Springer, M.S. & R.J. Britten (1990): Nucleic acids I: DNA-DNA Hybridization. - In: Hillis, D.M. & C. Moritz (eds.): Molecular systematics. Sinauer, Massachusetts, 204-249.

Werner, F.J.M. (1895): Über einige Reptilien aus Usambara, Deutsch-Ostafrika. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 45: 190-194.

Willis, J.C. (1922): Age and area. A study in geographical distribution and origin of species. - Cambridge University Press, Cambridge.

Wilson, A.C., Ochman, H. & E.M. Prager (1987): Molecular time scale for evolution. - Trends Genet. 3: 241-247.

Witte, G.-F. de (1953): Reptiles. - In: Witte, G.-F. de (ed.): Exploration du parc national de l'Upemba. Mission G.F. de Witte (1946-1949), Institut de parcs nationaux du Congo belge 33: 1-322.

Anhang A

Anhang A1. Codierung der Merkmalsausprägungenund Transformationsreihen der Merkmale nach MARX et al. (1988) für die Analyse mit HENNIG86. Transformation: Wahrscheinlichste Evolution eines Merkmals.

Merkmal **Nr. 1**: Dorsale Kopfbeschuppung

Merkmalsausprägung:

0 neun große Schuppen

1 einige große und einige kleine Schuppen

2 nur kleine Schuppen

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 2**: Rostralschild

Merkmalsausprägung:

0 einzeln und rund

1 einzeln, groß und verändert (nicht rund)

2 intraspezifische Variation zwischen 0 und 3

3 in mehrere Schuppen geteilt

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2 \rightarrow 3$

Merkmal **Nr. 3**: Position des Nasalschildes

Merkmalsausprägung:

0 in Kontakt mit dem Rostrale und den Supralabialia

1 getrennt von den Supralabialia aber in Kontakt mit dem Rostrale

2 getrennt vom Rostrale und den Supralabialia

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 4**: Einbuchtung des Nasalschildes

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 5**: Position der Nasenöffnung im Nasalschild

Merkmalsausprägung:

0 median

1 cranial

2 caudal

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 6**: Supranasale Hörner

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 7**: Lorealschilder

Merkmalsausprägung:

0 eins

1 mehr als drei

2 nicht vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 8**: Supraokulare Hörner

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 intraspezifisch variabel

2 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 9**: Vordere Temporalschilder

Merkmalsausprägung:

0 ein bis drei Schilder

1 mehr als drei

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 10**: Schuppen zwischen Okularia und Labialia

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 intraspezifische Variation

2 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 11**: Anzahl der Supralabialia

Merkmalsausprägung:

0 5-7

1 intermediär

2 8-10

3 intermediär

4 11-13

5 intermediär

6 14-16

7 intermediär

(17-18)

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2.... \rightarrow 7$

Merkmal **Nr. 12**: Augengröße

Merkmalsausprägung:

0 mittel

1 klein

2 groß

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 13**: Mittlere Kehlbeschuppung

Merkmalsausprägung:

0 Mittellinie ist mit großen Kinnschildern ("chin shields") besetzt

1 Mittellinie ist mit zahlreichen Gularia besetzt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 14**: Kielung der Gularia

Merkmalsausprägung:

0 glatt

1 gekielt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 15**: Gesägte Kiele auf lateralen Schuppen

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 16**: Anzahl der Ventralia

Merkmalsausprägung:

0 102-123

1 intermediär

2 124-145

3 intermediär

4 146-167

5 intermediär

6 168-189

7 intermediär

Transformation: $8 \leftarrow (7) \rightarrow 6 \rightarrow 5 \rightarrow 4... \rightarrow 0$

Merkmal **Nr. 17**: Kielung der Ventralia

Merkmalsausprägung:

0 ungekielt

1 gekielt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 18**: Anzahl der Subcaudalia

Merkmalsausprägung:

0	10-23
1	intermediär
2	24-37
3	intermediär
4	38-51
5	intermediär
6	52-65

Transformation: $6 \leftarrow 5 \leftarrow 4 \rightarrow 3 \rightarrow 2 \rightarrow 1 \rightarrow 0$

Merkmal **Nr. 19**: Kielung der Subcaudalia

Merkmalsausprägung:

0	nicht gekielt
1	intraspezifische Variation
2	gekielt

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 20**: Subcaudalia einzeln oder paarig

Merkmalsausprägung:

0	paarig
1	einzeln

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 21**: Caudaler Fortsatz am lateralen Arm der Prämaxilla

Merkmalsausprägung:

0	nicht vorhanden
1	vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal Nr. **22**: Vomerring

Merkmalsausprägung:

0 Lamina mit "Löchern", Ring komplett

1 intraspezifische Variation

2 Lamina tief "emarginated" (Ring komplett) oder Teil der Lamina fehlend

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 23**: Palatinum-Pterygoid-Ausbildung

Merkmalsausprägung:

0 beide Knochen eingekerbt, Sattelverbindung

1 überlappende Verbindung

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 24**: Medianer Flügel des Präfrontale

Merkmalsausprägung:

0 vorhanden

1 nicht vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 25**: Dorsaler Fortsatz des Präfrontale

Merkmalsausprägung:

0 medianer und caudodorsaler Fortsatz vorhanden

1 caudodorsaler Fortsatz nicht vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 26**: Parietalknochen

Merkmalsausprägung:

0 Bulbus cranialis

1 überall schwach ausgebildeter Bulbus

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal Nr. 27: "compound process"

Merkmalsausprägung:

0	einer, median
1	zwei, median größer
2	zwei, gleichgroß

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal Nr: 28: Vorhandensein splenialer und angularer Knochen

Merkmalsausprägung:

0	zwei vorhanden
1	intraspezifische Variation
2	einer vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal Nr. 29: Anzahl der palatinen Zähne

Merkmalsausprägung:

0	0-1,49
1	intermediär
2	1,50-2,99
3	intermediär
4	3,00-4,49
5	4,50-5,99
	(6,00-7,49)
6	intermediär
7	7,50-8,99

Transformation: $0 \leftarrow ... 3 \leftarrow 4 \rightarrow 5 \rightarrow 6 \rightarrow 7$

Merkmal **Nr. 30**: Anzahl der dentalen Zähne

Merkmalsausprägung:

0	11-14
1	intermediär
2	15-18
3	intermediär
4	19-22
5	intermediär
6	23-26
7	27-29

Transformation: $0 \leftarrow 1 \leftarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4... \rightarrow 7$

Merkmal **Nr. 31**: Position des Parietale relativ zum Postorbitale

Merkmalsausprägung:

0	Verbindungsstelle caudal
1	Verbindungsstelle median

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 32**: Dorsocaudaler Fortsatz des Prämaxillare

Merkmalsausprägung:

0	schmal
1	breit
2	an der Basis verbreitert

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 33**: Dorsocraniale Form des Ectopterygoids

Merkmalsausprägung:

0	lateraler Flansch nicht vorhanden
1	breiter lateraler Flansch und Stachelfortsatz
2	schmaler lateraler Flansch und Stachelfortsatz
3	breit im Zentrum und ohne Stachelfortsatz

$$3 \uparrow$$

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 34**: Pupillenform

Merkmalsausprägung:

0 vertikal elliptisch

1 rund

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 35**: Supranasale Einstülpung

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 36**: Laterale Körperschuppenreihen

Merkmalsausprägung:

0 im Winkel zur Körperachse, nicht schräg

1 im Winkel zur Körperachse, schräg

2 senkrecht zur Körperachse

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 37**: Art der Fortpflanzung

Merkmalsausprägung:

0 ovipar

1 intraspezifische Variabilität

2 ovovivipar

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 38**: Kopf vom Hals abgesetzt?

Merkmalsausprägung:

0 nicht oder nur schwach abgesetzt

1 abgesetzt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 39**: Anzahl der Schuppen, die das Nasalschild bilden

Merkmalsausprägung:

0 eine, kann teilweise geteilt sein

1 intraspezifische Variation

2 zwei oder drei

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 40**: Form der Dorsalia

Merkmalsausprägung:

0 oval

1 viereckig

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 41**: Kielung der Temporalia

Merkmalsausprägung:

0 glatt

1 gekielt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 42**: Schuppen zwischen Rostrale und Nasalia

Merkmalsausprägung:

0 Rostrale in Kontakt mit Nasalia

1 eine große Schuppe zwischen Rostrale und Nasalia

2 viele kleine Schuppen zwischen Rostrale und Nasalia

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 43**: Form des Postorbitale

Merkmalsausprägung:

0 schmal

1 breit

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Anhang 1b. Codierung der Merkmalsausprägungenund Transformationsreihen der Merkmale nach GROOMBRIDGE (1980) für die Analyse mit HENNIG86. Transformation: Wahrscheinlichste Evolution eines Merkmals. Die festgestellten Parallelismen sind in GROOMBRIDGEs Arbeit erläutert. Ausprägungen, die mit einem Taxonnamen versehen sind, sind als Kurzbeschreibung einer komplexeren Ausprägung zu verstehen.

Merkmal **Nr. 44**: Teilung des Rostrale

Merkmalsausprägung:

0	ungeteilt
1	horizontal geteilt
2	oberer Teil vertikal geteilt
3	Verlängerung des Rostrale
4	Verlängerung des Rostrale (Parallelentwicklung)
5	Verlängerung des Rostrale (Parallelentwicklung)

Transformation:

$$\begin{array}{ccccc} & & 4 & & \\ & & \uparrow & & \\ 3 & \leftarrow & 0 & \rightarrow 1 \rightarrow & 2 \\ & & \downarrow & & \\ & & 5 & & \end{array}$$

Merkmal **Nr. 45**: Separation von Nasale und Rostrale

Merkmalsausprägung:

0	nicht separiert
1	durch Schuppe getrennt
2	durch Schuppe getrennt (Parallelentwicklung)
3	durch mehrere Schuppen getrennt
4	durch mehrere Schuppen getrennt (Parallelentwicklung)

sformation:

$$\begin{array}{ccccc} & & 2 & & \\ & & \uparrow & & \\ 1 & \leftarrow & 0 & \rightarrow & 3 \\ & & \downarrow & & \\ & & 4 & & \end{array}$$

Anhang 1b. Codierung der Merkmalsausprägungenund Transformationsreihen der Merkmale nach GROOMBRIDGE (1980) für die Analyse mit HENNIG86. Transformation: Wahrscheinlichste Evolution eines Merkmals. Die festgestellten Parallelismen sind in GROOMBRIDGEs Arbeit erläutert. Ausprägungen, die mit einem Taxonnamen versehen sind, sind als Kurzbeschreibung einer komplexeren Ausprägung zu verstehen.

Merkmal **Nr. 44**: Teilung des Rostrale

Merkmalsausprägung:

0	ungeteilt
1	horizontal geteilt
2	oberer Teil vertikal geteilt
3	Verlängerung des Rostrale
4	Verlängerung des Rostrale (Parallelentwicklung)
5	Verlängerung des Rostrale (Parallelentwicklung)

Transformation:

$$\begin{array}{ccccc} & & 4 & & \\ & & \uparrow & & \\ 3 & \leftarrow & 0 & \rightarrow 1 \rightarrow & 2 \\ & & \downarrow & & \\ & & 5 & & \end{array}$$

Merkmal **Nr. 45**: Separation von Nasale und Rostrale

Merkmalsausprägung:

0	nicht separiert
1	durch Schuppe getrennt
2	durch Schuppe getrennt (Parallelentwicklung)
3	durch mehrere Schuppen getrennt
4	durch mehrere Schuppen getrennt (Parallelentwicklung)

Transformation:

$$\begin{array}{ccccc} & & 2 & & \\ & & \uparrow & & \\ 1 & \leftarrow & 0 & \rightarrow & 3 \\ & & \downarrow & & \\ & & 4 & & \end{array}$$

Merkmal **Nr. 46**: Supranasale Einstülpung

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 *Causus*-artige Einstülpung

2 *Bitis*-artige Einstülpung

3 *Pseudocerastes*-artige Einstülpung

Transformation:

$$\begin{array}{ccc} & 2 & \\ & \uparrow & \\ 1 & \leftarrow 0 \rightarrow & 3 \end{array}$$

Merkmal **Nr. 47**: *Adenorhinos*-artiges Nasale

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 48**: *Daboia russelli*-artige nasale Beschuppung

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 49**: Nasalhörner

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden

1 doppelte oder multiple Schnauzenhörner

2 Schnauze aufgeworfen

3 apikales Nasenhorn

Transformation:

$$\begin{array}{ccccc} & & 1 & & \\ & & \uparrow & & \\ 0 & \rightarrow & 2 & \rightarrow & 3 \end{array}$$

Merkmal **Nr. 50**: Circumokularschuppen

Merkmalsausprägung:

0 kein kompletter Ring vorhanden

1 kompletter Ring vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 51**: Form der Supraokulare

Merkmalsausprägung:

0 rechteckig bis länglich

1 dreieckig

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 52**: Fragmentierung der Kopfschilder

Merkmalsausprägung:

0 neun große Kopfschilder

1 Frontale und Parietale gut ausgebildet

2 Frontale und Parietale mehr oder weniger fragmentiert, leicht gekielt

3 Frontale und Parietale total fragmentiert, stark gekielt

4 wie 3, aber auch Supraokulare fragmentiert, mittel bis schwach gekielt

Transformation: $0 \rightarrow 1... \rightarrow 4$

Merkmal **Nr. 53**: Kielung der Gularschuppen

Merkmalsausprägung:

0 nicht vorhanden oder nur schwach ausgeprägt

1 stark ausgeprägt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 54**: Mikroornamentation der Schuppenoberfläche

Merkmalsausprägung:

0 *Vipera*-artig

1 *Pseudocerastes*- und *Eristicophis*-artig

2 *Bitis*-artig (nicht *B. peringueyi*)

3 *Bitis peringueyi*-artig

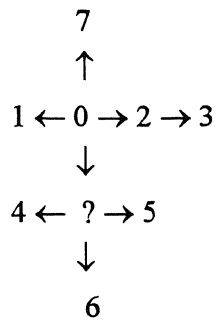
4 *Echis*- und *Cerastes*-artig

5 *A. superciliaris*-, *Adenorhinos*- und *Atheris*(s.str.)-artig

6 *A. hindii*-artig

7 *Causus*-artig

Transformation:



Merkmal **Nr. 55**: Ausrichtung und Kielzahnung der Körperseitenschuppen

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Kielzahnung nur apikal, Flankenschuppen nicht in genauer Schräganordnung

2 Ganzer Kiel gezahnt, Flankenschuppen in genauer Schräganordnung

Transformation: 2 ← ?0? → 1

Merkmal **Nr. 56**: Ausrichtung der transversalen Schuppenreihen

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 *Eristicophis*-artig

Transformation: 0 → 1

Merkmal **Nr. 57**: Duplikation oder Fusion transversaler Schuppenreihen

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 transversale Schuppenreihen regelmäßig dupliziert

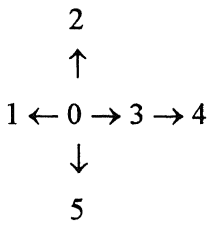
2 Duplikation und Fusion

3 untere Schuppen einer Reihe oft dupliziert

4 transversale Schuppenreihen fusionieren häufig

5 transversale Schuppenreihen regelmäßig dupliziert (Parallelsimus)

Transformation:



Merkmal **Nr. 58**: Körpergröße und Proportionen

Merkmalsausprägung:

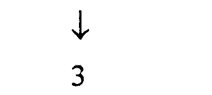
0 "Normaltyp" (mittlere Größe)

1 groß und kräftig

2 schlanker Körper

3 mittelmäßige adulte Körpergröße (nur eurasische Gruppe)

Transformation:



Merkmal **Nr. 59**: Superfiziales Palatinum

Merkmalsausprägung:

0 Papille fehlt

1 Papille vorhanden

2 Papille klein oder fehlend

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 60**: Hemipenis

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 *Causus*-artig

2 *Cerastes*-artig

3 *A. hindi*-artig

4 *Atheris* s.str.- und *Adenorhinos*-artig

5 *D. russelli*-artig

6 *B. nasicornis*- und *gabonica*-artig

7 *B. atropos*-, *cornuta*- und *xeropaga*-artig

8 *B. heraldica*-artig

Transformation:

$$\begin{array}{ccccc} & & 2 & 3 \rightarrow 4 \\ & & \uparrow & \uparrow \\ 1 & \leftarrow & 0 & \rightarrow & 5 \\ & & \downarrow & \downarrow \\ & & 6 & 7 \rightarrow 8 \end{array}$$

Merkmal **Nr. 61**: Faziale Arteria carotis

Merkmalsausprägung:

0 faziale Arteria carotis dorsal zu V_3

1 faziale Arteria carotis zu V_3

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 62**: Craniale Azygosvene

Merkmalsausprägung:

0 craniale Azygosvene vorhanden

1 craniale Azygosvene fehlt

2 craniale Azygosvene vorhanden (sekundär)

3 craniale Azygosvene fehlt (Parallelismus)

Transformation:

$$\begin{array}{l} 0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \\ \downarrow \\ 3 \end{array}$$

Merkmal **Nr. 63**: Lungen- und Pulmonalarterien

Merkmalsausprägung:

0 Tracheallunge fehlt, Trachealarterie fehlt, Herz-Leber-Lücke vorhanden, linkes Lungenflügelrudiment vorhanden, anterolaterale Tasche des rechten Lungenflügels vorhanden

1 wie 0, aber dünne und kurze Trachealarterie, linker Lungenflügel fehlt

2 wie 1, aber Herz-Leber-Lücke teilweise vorhanden, anterolaterale Tasche des rechten Lungenflügels fehlt

3 wie 2, aber Tracheallunge vorhanden, Trachealarterie vorhanden und in rechts-dorsaler Position, caudale Pulmonararterie reduziert

4 wie 3, aber mit langen intrapulmonalem Bronchus, bis hin zur cranialen Hälfte der Leber reichend

5 wie 3, aber mit einer links-ventralen cranialen Pulomonalarterie, rechte caudale Pulmonalarterie fehlt

6 wie 5, aber mit langem intrapulmonalem Bronchus

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 5$

$\downarrow \quad \downarrow$

$4 \quad 6$

Merkmal **Nr. 64**: Maxillarpostorbitales Ligament

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Ligament geht nur bis zur Spitze am Präfrontale

2 Ligament fehlt bei einigen Individuen

3 Ligament fehlt

Transformation: $1 \rightarrow 0 \rightarrow 2$

$\downarrow$

3

Merkmal **Nr. 65**: Giftdrüse

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 stark verlängert

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 66**: Muskel "X"

Merkmalsausprägung:

0 fehlt

1 vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 67**: Musculus add. ext. profundus

Merkmalsausprägung:

0 ungeteilt

1 geteilt

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 68**: M. hyotrachealis

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 M. hyotrachealis verändert Verbindung vom Hyoid zum M. neurocostomandibularis-Komplex

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 69** (29): Lateraler Zweig des M. retractor pterygoidei

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp" (schmaler medianer Kopf)

1 medianer Kopf des M. retractor pterygoideus groß

2 medianer Kopf fehlt

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 70** (30): Ansatzstelle des M. retractor pterygoideus

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 "prootic" modifiziert

2 parietal modifiziert

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 71** (32): Caudale Verbindung des M. pterygoideus

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 verbunden mit "compound"-Knochen

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 72** (33): "Compound"-Knochen: caudale Lamelle

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 mittelmäßig oder tief-laterale und mediane Lamelle vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 73** (34): Angulare und Spleniale

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 stark reduziert

2 in Kontakt mit Dentale

3 Angulare überlappt Dentale stark

Transformation: $3 \leftarrow 0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 74** (35): Prämaxille: Vomerfortsatz

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 strak reduziert oder fast fehlend

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr 75** (36): Geteilte Prämaxille

Merkmalsausprägung:

0 ungeteilt

1 zweiteilig

2 zweiteilig (Parallelismus)

Transformation: $2 \leftarrow 0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 76** (37): Horizontale craniale Knochenplatte der Septomaxille

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 breite mittelmäßig entwickelte Knochenplatte

2 breite stark entwickelte Knochenplatte

3 breite schwach entwickelte Knochenplatte

4 schmale Knochenplatte vorhanden

Transformation: $4 \leftarrow 0 \rightarrow 1 \ldots \rightarrow 3$

Merkmal **Nr. 77** (38): Lateraldorsaler Fortsatz der Septomaxille

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 stachelartiger Fortsatz mit kleinem cranialem Fortsatz

2 an der Spitze konkav

3 wie 2 aber kleiner

Transformation: $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2 \rightarrow 3$

Merkmal **Nr. 78** (39): Ausrichtung des lateraldorsalen Fortsatzes des Septomaxillare

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Fortsatz herausragend gebogen

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 79** (41): Septomaxillare: vorderer Kamm

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Kamm vorhanden

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 80** (42): Präfrontale-Frontale-Verbindung

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 lateraldorsaler Fortsatz reduziert oder fehlend

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 81** (43): Form des Präfrontale

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 sehr kräftig, stark konkav

2 sehr kräftig, ventral medianer Fortsatz

Transformation: $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 82** (44): Maxillare-Pterygoid-Verbindung

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Verbindungsvertiefung eher dreieckig, Ligament mit Knopf auf diagonalem Kamm verbunden

2 Verbindungsvertiefung schwach entwickelt

3 stark hervortretender dorsal transversaler Kamm

Transformation: $3 \leftarrow 0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$

Merkmal **Nr. 83** (45): Ectopterygoid

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 mit breitem Kopf und herausstehendem postero-lateralem Vorsprung

2 schmal und mit gerundetem posterolateralem Vorsprung

3 schmal, Kopf gegabelt, langer antero-medianer Dorn

Transformation: $3 \leftarrow 0 \rightarrow 1$

$\downarrow$

2

Merkmal **Nr. 84** (46): Art der Palatinum-Pterygoid-Verbindung

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 ineinandergreifende Verbindung

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 85** (50): Dorsaler Teil des Postorbitale

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 in Kontakt mit "prootic"

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 86** (51): Distale Spitze des Postorbitale

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Spitze nch hinten gekrümmt

2 Postorbitale nach außen "gedreht"

Transformation: $2 \leftarrow 0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 87** (53): Ausbildung des Vidianschen Kanals

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 Boden des Kanals reduziert

Transformation: $0 \rightarrow 1$

Merkmal **Nr. 88** (54): "prootic"-Foramen

Merkmalsausprägung:

0 "Normaltyp"

1 V_4-Foramen getrennt

2 cranialer Zweig des V_4 weitgehend frei

Transformation: $2 \leftarrow 0 \rightarrow 1$

Anhang B

Anhang B1. Datenmatrix der morphologischen Daten nach MARX et al. (1988) für die Verwendung mit HENNIG86 codiert.

Merkmal-Nr.	**1**	**2**	**3**	**5**	**7**	**13**	**14**	**15**	**17**	**19**	**20**	**22**	**25**	**26**	**27**	**28**	**31**	**32**	**33**	**34**	**35**	**36**	**37**	**38**	**40**	**41**	**42**	**43**
Art																												
Vorfahre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
C. rhombeatus	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
C. lineatus	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
C. lichtensteini	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
C. resimus	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
C. defilippii	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	2	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0
V. russelii	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0
V. latastei	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0
V. aspis	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0
V. berus	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0
V. ammodytes	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0
V. lebetina	2	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0
V. xanthina	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	1	0
V. ursini	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0
P. persicus	2	2	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0
E. carinatus	2	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	2	0
E. coloratus	2	0	2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0

Merkmal-Nr.	1	2	3	5	7	13	14	15	17	19	20	22	25	26	27	28	31	32	33	34	35	36	37	38	40	41	42	43
Art																												
C. cerastes	2	0	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0
C. vipera	2	0	2	0	1	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	2	0
E. macmahoni	2	0	2	2	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	0
A. superciliaris	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0
A. hindii	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	2	1	2	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0
A. nitschei	2	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	2	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0
A. squamiger	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	0	2	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0
A. hispidus	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	0	2	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	1	0
A. barbouri	2	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	3	0	1	0	2	1	0	0	1	0
B. atropos	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	1
B. arietans	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	1
B. gabonica	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	2	1
B. heraldica	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	1
B. cornuta	2	0	2	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	1
B. peringueyi	2	0	2	0	1	1	0	0	1	2	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	2	1	1	0	2	1
B. worthingtoni	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	2	1
B. nasicornis	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	2	1

Anhang B2. Datenmatrix der morphologischen Daten nach GROOMBRIDGE (1980) für die Verwendung mit HENNIG86 codiert.

Merkmal-Nr.	**44**	**45**	**46**	**49**	**52**	**53**	**54**	**57**	**60**	**61**	**62**	**63**	**64**	**65**	**66**	**67**	**68**	**69**	**70**	**71**	**72**	**73**	**74**	**76**	**77**	**78**	**79**	**80**
Art																												
Vorfahre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A. barbouri	1	2	0	0	0	0	5	0	4	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	3	3	0	0	1
A. ceratophorus	2	2	0	0	0	1	5	3	4	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. desaixi	2	2	0	0	0	1	5	3	4	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. chlorechis	2	2	0	0	0	1	5	3	4	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. hindi	1	2	0	0	0	1	6	3	3	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. hispidus	1	2	0	0	0	1	5	4	4	1	1	3	3	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. nitschei	1	2	0	0	0	0	5	3	4	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. squamiger	1	2	0	0	0	1	5	3	4	1	1	3	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	2	0	0	1
A. superciliaris	0	0	0	0	0	1	5	0	0	1	1	4	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	2	2	0	0	1
B. arietans	3	3	2	0	0	0	2	0	0	1	3	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1
B. atropos	3	3	2	0	0	0	2	0	7	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
B. caudalis	3	3	2	0	0	0	2	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
B. cornuta	3	3	2	0	0	0	2	0	7	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
B. gabonica	3	3	2	1	0	0	2	1	6	1	0	3	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1
B. heraldica	3	3	2	0	0	0	2	0	8	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
B. nasicornis	3	3	2	1	0	0	2	1	6	1	0	3	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1

Merkmal-Nr.	44	45	46	49	52	53	54	57	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	76	77	78	79	80
Art																												
B. peringueyi	3	3	2	0	0	0	3	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
B. schneideri	3	3	2	0	0	0	2	2	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
B. worthingtoni	3	0	2	0	0	0	2	0	0	1	0	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
B. xeropaga	3	3	2	0	0	0	2	0	7	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
C. bilinaetus	0	0	1	0	0	0	7	0	1	0	0	6	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
C. defilippii	0	0	1	0	0	0	7	0	1	0	0	5	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
C. lichtensteini	0	0	1	0	0	0	7	0	1	0	0	5	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
C. maculatus	0	0	1	0	0	0	7	0	1	0	0	6	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
C. resimus	0	0	1	0	0	0	7	0	1	0	0	6	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
C. rhombeatus	0	0	1	0	0	0	7	0	1	0	0	6	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
C. cerastes	4	4	0	0	0	0	4	0	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	2	0	0	1
C. vipera	4	4	0	0	0	0	4	0	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	1	2	0	0	1
D. russelii	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	2	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1
E. carinatus	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	1	3	2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1
E. leucogaster	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1
E. ocellatus	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1
E. coloratus	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1
E. macmahoni	5	1	3	0	4	0	1	5	0	1	2	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	1

Merkmal-Nr.	44	45	46	49	52	53	54	57	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	76	77	78	79	80
Art																												
M. lebetina	0	1	0	0	4	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
P. persicus	0	1	3	0	4	0	1	0	0	1	2	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	1
V. ammodytes	0	1	0	3	2	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. aspis	0	1	0	2	2	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. berus	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. bornmuelleri	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. kaznakovi	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. latastei	0	1	0	3	2	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. latifii	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. seoanei	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. ursinii	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
V. xanthina	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Merkmal-Nr.	81	82	83	85	86	88
Art						
Vorfahre	0	0	0	0	0	0
A. barbouri	0	2	3	0	0	2
A. ceratophorus	0	1	0	0	0	0
A. desaixi	0	1	0	0	0	0
A. chlorechis	0	1	0	0	0	0
A. hindi	0	1	0	0	0	2
A. hispidus	0	1	0	0	0	0
A. nitschei	0	1	0	0	0	0
A. squamiger	0	1	0	0	0	0
A. superciliaris	0	1	0	0	0	2
B. arietans	0	3	1	1	0	0
B. atropos	0	3	1	1	0	0
B. caudalis	0	3	1	1	0	1
B. cornuta	0	3	1	1	0	0
B. gabonica	0	3	1	1	0	0
B. heraldica	0	3	1	1	0	0
B. nasicornis	0	3	1	1	0	0

Merkmal-Nr.	81	82	83	85	86	88
Art						
B. peringueyi	0	3	1	1	0	1
B. schneideri	0	3	1	1	0	1
B. worthingtoni	0	0	1	0	0	0
B. xeropaga	0	3	1	1	0	0
C. bilinaetus	0	0	2	0	0	0
C. defilippii	0	0	2	0	0	0
C. lichtensteini	0	0	2	0	0	0
C. maculatus	0	0	2	0	0	0
C. resimus	0	0	2	0	0	0
C. rhombeatus	0	0	2	0	0	0
C. cerastes	0	0	0	0	0	0
C. vipera	0	0	0	0	0	0
D. russelii	1	0	0	0	1	0
E. carinatus	0	1	0	0	0	2
E. leucogaster	0	1	0	0	0	0
E. ocellatus	0	1	0	0	0	0
E. coloratus	0	1	0	0	0	2
E. macmahoni	2	0	0	0	2	0

Merkmal-Nr.	81	82	83	85	86	88
Art						
M. lebetina	1	0	0	0	0	0
P. persicus	2	0	0	0	2	0
V. ammodytes	0	0	0	0	0	0
V. aspis	0	0	0	0	0	0
V. berus	0	0	0	0	0	0
V. bornmuelleri	0	0	0	0	0	0
V. kaznakovi	0	0	0	0	0	0
V. latastei	0	0	0	0	0	0
V. latifii	0	0	0	0	0	0
V. seoanei	0	0	0	0	0	0
V. ursinii	0	0	0	0	0	0
V. xanthina	0	0	0	0	0	0

Anhang B3. Parameter der Merkmale nach MARX et al. (1988) und entsprechend der Dendrogramme Abb. 20. und 21. s: Anzahl der Evolutionsschritte. c: "consistency index". r: "retention index". [a]: Merkmale mit mehr als zwei Ausprägungen unter der Annahme nichtadditiv zu sein.

Merkmal Nr.:	**1**	**1[a]**	**2**	**2[a]**	**3**	**5**	**5[a]**	**7**	**13**	**14**
s	3	4	5	3	9	9	5	2	3	2
c	,33	,50	,40	,66	,22	,22	,40	1,00	,33	,50
r	,94	,83	,72	,85	,69	,53	,57	1,00	,83	,80

Merkmal Nr.:	**15**	**17**	**19**	**20**	**22**	**25**	**26**	**27**	**27[a]**	**28**
s	4	2	4	6	4	1	4	2	3	6
c	,25	,50	,50	,16	,50	1,00	,25	1,00	,66	,33
r	,25	,66	,66	,28	,87	1,00	,62	1,00	,66	,86

Merkmal Nr.:	**28[a]**	**31**	**32**	**32[a]**	**33**	**33[a]**	**34**	**35**	**36**	**36[a]**
s	4	1	5	3	5	3	1	3	6	6
c	,50	1,00	,40	,66	,60	1,00	1,00	,33	,33	,33
r	,87	1,00	,82	,87	,88	1,00	1,00	,80	,50	,42

Merkmal Nr.:	**37**	**37[a]**	**38**	**40**	**41**	**42**	**43**
s	5	3	1	3	5	5	1
c	,40	,66	1,00	,33	,20	,40	1,00
r	,85	,90	1,00	,50	,73	,83	1,00

Anhang B4. Parameter der Merkmale nach GROOMBRIDGE (1980) und entsprechend der Dendrogramme Abb. 23. und 24. s: Anzahl der Evolutionsschritte. c: "consistency index". r: "retention index". [a]: Merkmale mit mehr als zwei Ausprägungen unter der Annahme nichtadditiv zu sein.

Merkmal Nr.:	**44**	**44[a]**	**45**	**45[a]**	**46**	**46[a]**	**49**	**49[a]**	**52**	**52[a]**
s	14	5	10	4	6	3	4	4	4	8
c	,35	1,00	,40	1,00	,50	1,00	,75	,75	1,00	,50
r	,82	1,00	,86	1,00	,90	1,00	,85	,50	1,00	,50

Merkmal Nr.:	**53**	**54**	**54[a]**	**57**	**57[a]**	**60**	**60[a]**	**61**	**62**	**62[a]**
s	3	15	7	12	5	21	9	1	7	4
c	,33	,46	1,00	,41	1,00	,38	,88	1,00	,42	,75
r	,66	,91	1,00	,73	1,00	,83	,93	1,00	,80	,94

Merkmal Nr.:	**63**	**63[a]**	**64**	**64[a]**	**65**	**65[a]**	**66**	**67**	**68**	**69**
s	11	6	6	3	1	2	1	2	2	2
c	,54	1,00	,50	1,00	1,00	,50	1,00	,50	,50	1,00
r	,80	1,00	,62	1,00	1,00	,66	1,00	,75	,80	1,00

Merkmal Nr.:	**70**	**70[a]**	**71**	**72**	**73**	**73[a]**	**74**	**76**	**76[a]**	**77**
s	3	2	1	1	5	3	1	7	4	3
c	,66	1,00	1,00	1,00	,60	1,00	1,00	,57	1,00	1,00
r	,75	1,00	1,00	1,00	,90	1,00	1,00	,89	1,00	1,00

Merkmal Nr.:	**78**	**79**	**80**	**81**	**81[a]**	**82**	**82[a]**	**83**	**83[a]**	**85**
s	1	2	1	3	2	5	3	6	3	1
c	1,00	,50	1,00	,66	1,00	,60	1,00	,50	1,00	1,00
r	1,00	,90	1,00	,66	1,00	,95	1,00	,86	1,00	1,00

Merkmal Nr.:	**86**	**86[a]**	**88**	**88[a]**
s	3	2	7	3
c	,66	1,00	,28	,66
r	,66	1,00	,54	,83

Anhang C

Korrektur der unterschiedlichen Differenzierungsfähigkeit der Antiseren ("nonrandom elements") nach SARICH & CRONIN 1976 in 24 iterativen Einzelschritten (siehe Abschnitt 3.1.1.2.).

Antiserum	*B.arietans*	*B.nasicornis*	*B.gabonica*	*B.atropos*	*B.cornuta*	*B.caudalis*	*B.peringueyi*	*A.superciliar.*	*A.nitschei*	*A. squamig.*	*C.cerastes*	*C.vipera*	*E.ocellatus*	*M.deserti*	*D.russelli*	*C.rhombeat.*	*Boulengerin.*	Summe:
B.arietans	0	52	46	39	49	52	43	56	68	76	68	70	78	79	71	79	93	1019
B.nasicornis	49	0	7	32	46	50	50	50	65	76	60	59	63	57	65	78	93	900
B.gab.rhino.	48	8	0	30	44	55	52	51	59	76	56	50	58	48	65	77	93	870
B.atropos	41	49	30	0	3	37	24	37	70	73	59	51	60	56	68	76	95	829
B.cornuta	54	57	54	19	0	37	16	47	70	78	66	37	74	50	68	82	92	901
B.caudalis	43	62	48	11	8	0	9	55	79	80	48	28	62	43	61	79	88	804
B.peringueyi	53	63	49	13	20	11	0	54	69	75	67	65	64	43	53	77	88	864
A.superciliar.	59	70	40	51	60	51	63	0	31	62	43	42	65	14	62	71	89	873
A.nitschei	74	77	65	70	69	80	69	44	0	30	64	50	72	59	70	84	92	1069
A. squamig.	76	69	62	70	69	77	75	53	10	0	66	51	73	53	71	85	92	1052
C.cerastes	54	65	51	35	48	70	67	36	48	67	0	8	47	19	32	76	81	804
C.vipera	53	71	56	33	44	70	65	50	53	64	20	0	55	35	41	70	84	864
Echis	65	65	47	42	56	70	64	33	58	65	36	35	0	46	19	77	88	866
M.deserti	44	69	50	34	52	71	62	41	59	82	39	33	56	0	26	76	87	881
D.russelli	55	70	56	44	60	74	66	54	64	66	52	40	67	14	0	77	90	949
C.rhombeat.	68	75	68	52	61	74	73	55	74	84	60	67	78	65	55	0	93	1102
Boulengerin.	95	90	91	94	89	96	88	92	92	94	84	88	92	95	89	91	0	1460
Summe:	931	1012	820	669	778	975	886	808	969	1148	888	774	1064	776	916	1255	1438	
1																		
Indizes:	**1,09**	**0,89**	**1,06**	**1,24**	**1,16**	**0,82**	**0,98**	**1,08**	**1,10**	**0,92**	**0,91**	**1,12**	**0,81**	**1,14**	**1,04**	**0,88**	**1,02**	
B.arietans	0	52	46	48	49	52	43	56	68	76	68	70	78	79	71	79	93	1028
B.nasicornis	49	0	7	40	46	50	50	50	65	76	60	59	63	57	65	78	93	908
B.gab.rhino.	48	8	0	37	44	55	52	51	59	76	56	50	58	48	65	77	93	877
B.atropos	41	49	30	0	3	37	24	37	70	73	59	51	60	56	68	76	95	829
B.cornuta	54	57	54	24	0	37	16	47	70	78	66	37	74	50	68	82	92	906
B.caudalis	43	62	48	14	8	0	9	55	79	80	48	28	62	43	61	79	88	807
B.peringueyi	53	63	49	16	20	11	0	54	69	75	67	65	64	43	53	77	88	867
A.superciliar.	59	70	40	63	60	51	63	0	31	62	43	42	65	14	62	71	89	885
A.nitschei	74	77	65	87	69	80	69	44	0	30	64	50	72	59	70	84	92	1086
A. squamig.	76	69	62	87	69	77	75	53	10	0	66	51	73	53	71	85	92	1069
C.cerastes	54	65	51	43	48	70	67	36	48	67	0	8	47	19	32	76	81	812
C.vipera	53	71	56	41	44	70	65	50	53	64	20	0	55	35	41	70	84	872
Echis	65	65	47	52	56	70	64	33	58	65	36	35	0	46	19	77	88	876
M.deserti	44	69	50	42	52	71	62	41	59	82	39	33	56	0	26	76	87	889
D.russelli	55	70	56	55	60	74	66	54	64	66	52	40	67	14	0	77	90	960
C.rhombeat.	68	75	68	64	61	74	73	55	74	84	60	67	78	65	55	0	93	1114
Boulengerin.	95	90	91	117	89	96	88	92	92	94	84	88	92	95	89	91	0	1483
Summe:	931	1012	820	829,56	778	975	886	808	969	1148	888	774	1064	776	916	1255	1438	
2																		
Indizes:	**1,10**	**0,90**	**1,07**	**1,00**	**1,16**	**0,83**	**0,98**	**1,10**	**1,12**	**0,93**	**0,91**	**1,13**	**0,82**	**1,15**	**1,05**	**0,89**	**1,03**	
B.arietans	0	52	46	48	49	52	43	56	68	76	68	70	64	79	71	79	93	1014
B.nasicornis	49	0	7	40	46	50	50	50	65	76	60	59	52	57	65	78	93	896
B.gab.rhino.	48	8	0	37	44	55	52	51	59	76	56	50	48	48	65	77	93	867
B.atropos	41	49	30	0	3	37	24	37	70	73	59	51	49	56	68	76	95	818
B.cornuta	54	57	54	24	0	37	16	47	70	78	66	37	61	50	68	82	92	892
B.caudalis	43	62	48	14	8	0	9	55	79	80	48	28	51	43	61	79	88	795
B.peringueyi	53	63	49	16	20	11	0	54	69	75	67	65	52	43	53	77	88	856
A.superciliar.	59	70	40	63	60	51	63	0	31	62	43	42	53	14	62	71	89	874
A.nitschei	74	77	65	87	69	80	69	44	0	30	64	50	59	59	70	84	92	1073
A. squamig.	76	69	62	87	69	77	75	53	10	0	66	51	60	53	71	85	92	1056
C.cerastes	54	65	51	43	48	70	67	36	48	67	0	8	39	19	32	76	81	804
C.vipera	53	71	56	41	44	70	65	50	53	64	20	0	45	35	41	70	84	862
Echis	65	65	47	52	56	70	64	33	58	65	36	35	0	46	19	77	88	876
M.deserti	44	69	50	42	52	71	62	41	59	82	39	33	46	0	26	76	87	879
D.russelli	55	70	56	55	60	74	66	54	64	66	52	40	55	14	0	77	90	948
C.rhombeat.	68	75	68	64	61	74	73	55	74	84	60	67	64	65	55	0	93	1100
Boulengerin.	95	90	91	117	89	96	88	92	92	94	84	88	75	95	89	91	0	1466
Summe:	931	1012	820	829,56	778	975	886	808	969	1148	888	774	872,48	776	916	1255	1438	
3																		
Indizes:	**1,09**	**0,89**	**1,06**	**0,99**	**1,15**	**0,82**	**0,97**	**1,08**	**1,11**	**0,92**	**0,91**	**1,11**	**1,00**	**1,13**	**1,03**	**0,88**	**1,02**	

B.arietans	0	52	46	48	49	43	43	56	68	76	68	70	64	79	71	79	93	1005
B.nasicornis	49	0	7	40	46	41	50	50	65	76	60	59	52	57	65	78	93	887
B.gab.rhino.	48	8	0	37	44	45	52	51	59	76	56	50	48	48	65	77	93	857
B.atropos	41	49	30	0	3	30	24	37	70	73	59	51	49	56	68	76	95	812
B.cornuta	54	57	54	24	0	30	16	47	70	78	66	37	61	50	68	82	92	886
B.caudalis	43	62	48	14	8	0	9	55	79	80	48	28	51	43	61	79	88	795
B.peringueyi	53	63	49	16	20	9	0	54	69	75	67	65	52	43	53	77	88	854
A.superciliar.	59	70	40	63	60	42	63	0	31	62	43	42	53	14	62	71	89	864
A.nitschei	74	77	65	87	69	66	69	44	0	30	64	50	59	59	70	84	92	1058
A. squamig.	76	69	62	87	69	63	75	53	10	0	66	51	60	53	71	85	92	1042
C.cerastes	54	65	51	43	48	57	67	36	48	67	0	8	39	19	32	76	81	791
C.vipera	53	71	56	41	44	57	65	50	53	64	20	0	45	35	41	70	84	849
Echis	65	65	47	52	56	57	64	33	58	65	36	35	0	46	19	77	88	863
M.deserti	44	69	50	42	52	58	62	41	59	82	39	33	46	0	26	76	87	866
D.russelli	55	70	56	55	60	61	66	54	64	66	52	40	55	14	0	77	90	934
C.rhombeat.	68	75	68	64	61	61	73	55	74	84	60	67	64	65	55	0	93	1087
Boulengerin.	95	90	91	117	89	79	88	92	92	94	84	88	75	95	89	91	0	1449
Summe:	931	1012	820	829,56	778	799,5	886	808	969	1148	888	774	872,48	776	916	1255	1438	
4 Indizes:	1,08	0,88	1,04	0,98	1,14	0,99	0,96	1,07	1,09	0,91	0,89	1,10	0,99	1,12	1,02	0,87	1,01	
B.arietans	0	52	46	48	56	43	43	56	68	76	68	70	64	79	71	79	93	1012
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	65	76	60	59	52	57	65	78	93	894
B.gab.rhino.	48	8	0	37	50	45	52	51	59	76	56	50	48	48	65	77	93	863
B.atropos	41	49	30	0	3	30	24	37	70	73	59	51	49	56	68	76	95	812
B.cornuta	54	57	54	24	0	30	16	47	70	78	66	37	61	50	68	82	92	886
B.caudalis	43	62	48	14	9	0	9	55	79	80	48	28	51	43	61	79	88	797
B.peringueyi	53	63	49	16	23	9	0	54	69	75	67	65	52	43	53	77	88	856
A.superciliar.	59	70	40	63	68	42	63	0	31	62	43	42	53	14	62	71	89	873
A.nitschei	74	77	65	87	79	66	69	44	0	30	64	50	59	59	70	84	92	1068
A. squamig.	76	69	62	87	79	63	75	53	10	0	66	51	60	53	71	85	92	1051
C.cerastes	54	65	51	43	55	57	67	36	48	67	0	8	39	19	32	76	81	798
C.vipera	53	71	56	41	50	57	65	50	53	64	20	0	45	35	41	70	84	856
Echis	65	65	47	52	64	57	64	33	58	65	36	35	0	46	19	77	88	871
M.deserti	44	69	50	42	59	58	62	41	59	82	39	33	46	0	26	76	87	874
D.russelli	55	70	56	55	68	61	66	54	64	66	52	40	55	14	0	77	90	943
C.rhombeat.	68	75	68	64	70	61	73	55	74	84	60	67	64	65	55	0	93	1096
Boulengerin.	95	90	91	117	101	79	88	92	92	94	84	88	75	95	89	91	0	1461
Summe:	931	1012	820	829,56	886,92	799,5	886	808	969	1148	888	774	872	776	916	1255	1438	
5 Indizes:	1,09	0,88	1,05	0,98	1,00	1,00	0,97	1,08	1,10	0,92	0,90	1,11	1,00	1,13	1,03	0,87	1,02	
B.arietans	0	52	46	48	56	43	43	56	68	76	68	70	64	79	71	69	93	1002
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	65	76	60	59	52	57	65	68	93	884
B.gab.rhino.	48	8	0	37	50	45	52	51	59	76	56	50	48	48	65	67	93	853
B.atropos	41	49	30	0	3	30	24	37	70	73	59	51	49	56	68	66	95	802
B.cornuta	54	57	54	24	0	30	16	47	70	78	66	37	61	50	68	71	92	875
B.caudalis	43	62	48	14	9	0	9	55	79	80	48	28	51	43	61	69	88	786
B.peringueyi	53	63	49	16	23	9	0	54	69	75	67	65	52	43	53	67	88	846
A.superciliar.	59	70	40	63	68	42	63	0	31	62	43	42	53	14	62	62	89	864
A.nitschei	74	77	65	87	79	66	69	44	0	30	64	50	59	59	70	73	92	1057
A. squamig.	76	69	62	87	79	63	75	53	10	0	66	51	60	53	71	74	92	1040
C.cerastes	54	65	51	43	55	57	67	36	48	67	0	8	39	19	32	66	81	788
C.vipera	53	71	56	41	50	57	65	50	53	64	20	0	45	35	41	61	84	846
Echis	65	65	47	52	64	57	64	33	58	65	36	35	0	46	19	67	88	861
M.deserti	44	69	50	42	59	58	62	41	59	82	39	33	46	0	26	66	87	864
D.russelli	55	70	56	55	68	61	66	54	64	66	52	40	55	14	0	67	90	933
C.rhombeat.	68	75	68	64	70	61	73	55	74	84	60	67	64	65	55	0	93	1096
Boulengerin.	95	90	91	117	101	79	88	92	92	94	84	88	75	95	89	79	0	1449
Summe:	931	1012	820	830	887	800	886	808	969	1148	888	774	872	776	916	1092	1438	
6 Indizes:	1,08	0,87	1,04	0,97	0,99	0,98	0,96	1,07	1,09	0,91	0,89	1,09	0,99	1,11	1,02	1,00	1,01	

B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	68	76	68	70	64	79	71	69	93	995
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	65	76	60	59	52	57	65	68	93	884
B.gab.rhino.	48	7	0	37	50	45	52	51	59	76	56	50	48	48	65	67	93	852
B.atropos	41	43	30	0	3	30	24	37	70	73	59	51	49	56	68	66	95	796
B.cornuta	54	50	54	24	0	30	16	47	70	78	66	37	61	50	68	71	92	868
B.caudalis	43	54	48	14	9	0	9	55	79	80	48	28	51	43	61	69	88	778
B.peringueyi	53	55	49	16	23	9	0	54	69	75	67	65	52	43	53	67	88	838
A.superciliar.	59	61	40	63	68	42	63	0	31	62	43	42	53	14	62	62	89	854
A.nitschei	74	67	65	87	79	66	69	44	0	30	64	50	59	59	70	73	92	1047
A. squamig.	76	60	62	87	79	63	75	53	10	0	66	51	60	53	71	74	92	1031
C.cerastes	54	57	51	43	55	57	67	36	48	67	0	8	39	19	32	66	81	780
C.vipera	53	62	56	41	50	57	65	50	53	64	20	0	45	35	41	61	84	837
Echis	65	57	47	52	64	57	64	33	58	65	36	35	0	46	19	67	88	853
M.deserti	44	60	50	42	59	58	62	41	59	82	39	33	46	0	26	66	87	855
D.russelli	55	61	56	55	68	61	66	54	64	66	52	40	55	14	0	67	90	923
C.rhombeat.	68	65	68	64	70	61	73	55	74	84	60	67	64	65	55	0	93	1086
Boulengerin.	95	78	91	117	101	79	88	92	92	94	84	88	75	95	89	79	0	1438
Summe:	931	880	820	830	887	800	886	808	969	1148	888	774	872	776	916	1092	1438	
7																		
Indizes:	**1,07**	**1,00**	**1,04**	**0,96**	**0,98**	**0,97**	**0,95**	**1,06**	**1,08**	**0,90**	**0,88**	**1,08**	**0,98**	**1,10**	**1,01**	**0,99**	**1,00**	
B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	68	76	60	70	64	79	71	69	93	987
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	65	76	53	59	52	57	65	68	93	876
B.gab.rhino.	48	7	0	37	50	45	52	51	59	76	49	50	48	48	65	67	93	845
B.atropos	41	43	30	0	3	30	24	37	70	73	52	51	49	56	68	66	95	789
B.cornuta	54	50	54	24	0	30	16	47	70	78	58	37	61	50	68	71	92	860
B.caudalis	43	54	48	14	9	0	9	55	79	80	42	28	51	43	61	69	88	773
B.peringueyi	53	55	49	16	23	9	0	54	69	75	59	65	52	43	53	67	88	830
A.superciliar.	59	61	40	63	68	42	63	0	31	62	38	42	53	14	62	62	89	849
A.nitschei	74	67	65	87	79	66	69	44	0	30	56	50	59	59	70	73	92	1039
A. squamig.	76	60	62	87	79	63	75	53	10	0	58	51	60	53	71	74	92	1024
C.cerastes	54	57	51	43	55	57	67	36	48	67	0	8	39	19	32	66	81	780
C.vipera	53	62	56	41	50	57	65	50	53	64	18	0	45	35	41	61	84	835
Echis	65	57	47	52	64	57	64	33	58	65	32	35	0	46	19	67	88	849
M.deserti	44	60	50	42	59	58	62	41	59	82	34	33	46	0	26	66	87	850
D.russelli	55	61	56	55	68	61	66	54	64	66	46	40	55	14	0	67	90	917
C.rhombeat.	68	65	68	64	70	61	73	55	74	84	53	67	64	65	55	0	93	1079
Boulengerin.	95	78	91	117	101	79	88	92	92	94	74	88	75	95	89	79	0	1428
Summe:	931	880	820	830	887	800	886	808	969	1148	781	774	872	776	916	1092	1438	
8																		
Indizes:	**1,06**	**1,00**	**1,03**	**0,95**	**0,97**	**0,97**	**0,94**	**1,05**	**1,07**	**0,89**	**1,00**	**1,08**	**0,97**	**1,10**	**1,00**	**0,99**	**0,99**	
B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	68	68	60	70	64	79	71	69	93	978
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	65	68	53	59	52	57	65	68	93	868
B.gab.rhino.	48	7	0	37	50	45	52	51	59	68	49	50	48	48	65	67	93	837
B.atropos	41	43	30	0	3	30	24	37	70	65	52	51	49	56	68	66	95	781
B.cornuta	54	50	54	24	0	30	16	47	70	69	58	37	61	50	68	71	92	851
B.caudalis	43	54	48	14	9	0	9	55	79	71	42	28	51	43	61	69	88	764
B.peringueyi	53	55	49	16	23	9	0	54	69	67	59	65	52	43	53	67	88	822
A.superciliar.	59	61	40	63	68	42	63	0	31	55	38	42	53	14	62	62	89	842
A.nitschei	74	67	65	87	79	66	69	44	0	27	56	50	59	59	70	73	92	1036
A. squamig.	76	60	62	87	79	63	75	53	10	0	58	51	60	53	71	74	92	1024
C.cerastes	54	57	51	43	55	57	67	36	48	60	0	8	39	19	32	66	81	772
C.vipera	53	62	56	41	50	57	65	50	53	57	18	0	45	35	41	61	84	828
Echis	65	57	47	52	64	57	64	33	58	58	32	35	0	46	19	67	88	841
M.deserti	44	60	50	42	59	58	62	41	59	73	34	33	46	0	26	66	87	841
D.russelli	55	61	56	55	68	61	66	54	64	59	46	40	55	14	0	67	90	910
C.rhombeat.	68	65	68	64	70	61	73	55	74	75	53	67	64	65	55	0	93	1069
Boulengerin.	95	78	91	117	101	79	88	92	92	84	74	88	75	95	89	79	0	1417
Summe:	931	880	820	830	887	800	886	808	969	1022	781	774	872	776	916	1092	1438	
9																		
Indizes:	**1,05**	**0,99**	**1,02**	**0,94**	**0,96**	**0,96**	**0,93**	**1,04**	**1,07**	**1,00**	**0,99**	**1,07**	**0,96**	**1,08**	**0,99**	**0,98**	**0,99**	

B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	68	68	60	70	64	85	71	69	93	985
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	65	68	53	59	52	62	65	68	93	873
B.gab.rhino.	48	7	0	37	50	45	52	51	59	68	49	50	48	52	65	67	93	841
B.atropos	41	43	30	0	3	30	24	37	70	65	52	51	49	60	68	66	95	785
B.cornuta	54	50	54	24	0	30	16	47	70	69	58	37	61	54	68	71	92	855
B.caudalis	43	54	48	14	9	0	9	55	79	71	42	28	51	46	61	69	88	767
B.peringueyi	53	55	49	16	23	9	0	54	69	67	59	65	52	46	53	67	88	825
A.superciliar.	59	61	40	63	68	42	63	0	31	55	38	42	53	15	62	62	89	844
A.nitschei	74	67	65	87	79	66	69	44	0	27	56	50	59	64	70	73	92	1041
A. squamig.	76	60	62	87	79	63	75	53	10	0	58	51	60	57	71	74	92	1028
C.cerastes	54	57	51	43	55	57	67	36	48	60	0	8	39	21	32	66	81	774
C.vipera	53	62	56	41	50	57	65	50	53	57	18	0	45	38	41	61	84	831
Echis	65	57	47	52	64	57	64	33	58	58	32	35	0	50	19	67	88	845
M.deserti	44	60	50	42	59	58	62	41	59	73	34	33	46	0	26	66	87	841
D.russelli	55	61	56	55	68	61	66	54	64	59	46	40	55	15	0	67	90	911
C.rhombeat.	68	65	68	64	70	61	73	55	74	75	53	67	64	70	55	0	93	1075
Boulengerin.	95	78	91	117	101	79	88	92	92	84	74	88	75	103	89	79	0	1425
Summe:	931	880	820	830	887	800	886	808	969	1022	781	774	872	838	916	1092	1438	
10																		
Indizes:	**1,06**	**0,99**	**1,03**	**0,95**	**0,96**	**0,96**	**0,93**	**1,04**	**1,07**	**1,01**	**0,99**	**1,07**	**0,97**	**1,00**	**0,99**	**0,98**	**0,99**	
B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	73	68	60	70	64	85	71	69	93	990
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	70	68	53	59	52	62	65	68	93	877
B.gab.rhino.	48	7	0	37	50	45	52	51	63	68	49	50	48	52	65	67	93	845
B.atropos	41	43	30	0	3	30	24	37	75	65	52	51	49	60	68	66	95	790
B.cornuta	54	50	54	24	0	30	16	47	75	69	58	37	61	54	68	71	92	860
B.caudalis	43	54	48	14	9	0	9	55	85	71	42	28	51	46	61	69	88	773
B.peringueyi	53	55	49	16	23	9	0	54	74	67	59	65	52	46	53	67	88	830
A.superciliar.	59	61	40	63	68	42	63	0	33	55	38	42	53	15	62	62	89	846
A.nitschei	74	67	65	87	79	66	69	44	0	27	56	50	59	64	70	73	92	1041
A. squamig.	76	60	62	87	79	63	75	53	11	0	58	51	60	57	71	74	92	1028
C.cerastes	54	57	51	43	55	57	67	36	51	60	0	8	39	21	32	66	81	777
C.vipera	53	62	56	41	50	57	65	50	57	57	18	0	45	38	41	61	84	834
Echis	65	57	47	52	64	57	64	33	62	58	32	35	0	50	19	67	88	849
M.deserti	44	60	50	42	59	58	62	41	63	73	34	33	46	0	26	66	87	845
D.russelli	55	61	56	55	68	61	66	54	68	59	46	40	55	15	0	67	90	916
C.rhombeat.	68	65	68	64	70	61	73	55	79	75	53	67	64	70	55	0	93	1080
Boulengerin.	95	78	91	117	101	79	88	92	98	84	74	88	75	103	89	79	0	1431
Summe:	931	880	820	830	887	800	886	808	1037	1022	781	774	872	838	916	1092	1438	
11																		
Indizes:	**1,06**	**1,00**	**1,03**	**0,95**	**0,97**	**0,97**	**0,94**	**1,05**	**1,00**	**1,01**	**0,99**	**1,08**	**0,97**	**1,01**	**1,00**	**0,99**	**1,00**	
B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	73	68	60	76	64	85	71	69	93	995
B.nasicornis	49	0	7	40	52	41	50	50	70	68	53	64	52	62	65	68	93	882
B.gab.rhino.	48	7	0	37	50	45	52	51	63	68	49	54	48	52	65	67	93	849
B.atropos	41	43	30	0	3	30	24	37	75	65	52	55	49	60	68	66	95	794
B.cornuta	54	50	54	24	0	30	16	47	75	69	58	40	61	54	68	71	92	863
B.caudalis	43	54	48	14	9	0	9	55	85	71	42	30	51	46	61	69	88	775
B.peringueyi	53	55	49	16	23	9	0	54	74	67	59	70	52	46	53	67	88	835
A.superciliar.	59	61	40	63	68	42	63	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	849
A.nitschei	74	67	65	87	79	66	69	44	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1045
A. squamig.	76	60	62	87	79	63	75	53	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1033
C.cerastes	54	57	51	43	55	57	67	36	51	60	0	9	39	21	32	66	81	778
C.vipera	53	62	56	41	50	57	65	50	57	57	18	0	45	38	41	61	84	834
Echis	65	57	47	52	64	57	64	33	62	58	32	38	0	50	19	67	88	852
M.deserti	44	60	50	42	59	58	62	41	63	73	34	36	46	0	26	66	87	848
D.russelli	55	61	56	55	68	61	66	54	68	59	46	43	55	15	0	67	90	919
C.rhombeat.	68	65	68	64	70	61	73	55	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1085
Boulengerin.	95	78	91	117	101	79	88	92	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1438
Summe:	931	880	820	830	887	800	886	808	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
12																		
Indizes:	**1,07**	**1,00**	**1,04**	**0,96**	**0,97**	**0,97**	**0,94**	**1,05**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,01**	**1,00**	**0,99**	**1,00**	

B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	56	73	68	60	76	64	85	71	69	93	995
B.nasicornis	52	0	7	40	52	41	50	50	70	68	53	64	52	62	65	68	93	885
B.gab.rhino.	51	7	0	37	50	45	52	51	63	68	49	54	48	52	65	67	93	852
B.atropos	44	43	30	0	3	30	24	37	75	65	52	55	49	60	68	66	95	797
B.cornuta	58	50	54	24	0	30	16	47	75	69	58	40	61	54	68	71	92	867
B.caudalis	46	54	48	14	9	0	9	55	85	71	42	30	51	46	61	69	88	778
B.peringueyi	57	55	49	16	23	9	0	54	74	67	59	70	52	46	53	67	88	839
A.superciliar.	63	61	40	63	68	42	63	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	853
A.nitschei	79	67	65	87	79	66	69	44	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1050
A. squamig.	81	60	62	87	79	63	75	53	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1038
C.cerastes	58	57	51	43	55	57	67	36	51	60	0	9	39	21	32	66	81	782
C.vipera	57	62	56	41	50	57	65	50	57	57	18	0	45	38	41	61	84	838
Echis	70	57	47	52	64	57	64	33	62	58	32	38	0	50	19	67	88	856
M.deserti	47	60	50	42	59	58	62	41	63	73	34	36	46	0	26	66	87	851
D.russelli	59	61	56	55	68	61	66	54	68	59	46	43	55	15	0	67	90	923
C.rhombeat.	73	65	68	64	70	61	73	55	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1090
Boulengerin.	102	78	91	117	101	79	88	92	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1445
Summe:	996	880	820	830	887	800	886	808	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
13																		
Indizes:	**1,00**	**1,01**	**1,04**	**0,96**	**0,98**	**0,97**	**0,95**	**1,06**	**1,01**	**1,02**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,02**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	
B.arietans	0	45	46	48	56	43	43	59	73	68	60	76	64	85	71	69	93	999
B.nasicornis	52	0	7	40	52	41	50	53	70	68	53	64	52	62	65	68	93	888
B.gab.rhino.	51	7	0	37	50	45	52	54	63	68	49	54	48	52	65	67	93	855
B.atropos	44	43	30	0	3	30	24	39	75	65	52	55	49	60	68	66	95	799
B.cornuta	58	50	54	24	0	30	16	50	75	69	58	40	61	54	68	71	92	869
B.caudalis	46	54	48	14	9	0	9	58	85	71	42	30	51	46	61	69	88	781
B.peringueyi	57	55	49	16	23	9	0	57	74	67	59	70	52	46	53	67	88	842
A.superciliar.	63	61	40	63	68	42	63	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	853
A.nitschei	79	67	65	87	79	66	69	47	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1053
A. squamig.	81	60	62	87	79	63	75	56	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1041
C.cerastes	58	57	51	43	55	57	67	38	51	60	0	9	39	21	32	66	81	784
C.vipera	57	62	56	41	50	57	65	53	57	57	18	0	45	38	41	61	84	841
Echis	70	57	47	52	64	57	64	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	858
M.deserti	47	60	50	42	59	58	62	43	63	73	34	36	46	0	26	66	87	853
D.russelli	59	61	56	55	68	61	66	57	68	59	46	43	55	15	0	67	90	926
C.rhombeat.	73	65	68	64	70	61	73	58	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1093
Boulengerin.	102	78	91	117	101	79	88	98	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1450
Summe:	996	880	820	830	887	800	886	856	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
14																		
Indizes:	**1,00**	**1,01**	**1,04**	**0,96**	**0,98**	**0,98**	**0,95**	**1,00**	**1,02**	**1,02**	**1,00**	**1,01**	**0,98**	**1,02**	**1,01**	**1,00**	**1,01**	
B.arietans	0	45	46	48	56	43	41	59	73	68	60	76	64	85	71	69	93	997
B.nasicornis	52	0	7	40	52	41	48	53	70	68	53	64	52	62	65	68	93	886
B.gab.rhino.	51	7	0	37	50	45	49	54	63	68	49	54	48	52	65	67	93	853
B.atropos	44	43	30	0	3	30	23	39	75	65	52	55	49	60	68	66	95	798
B.cornuta	58	50	54	24	0	30	15	50	75	69	58	40	61	54	68	71	92	869
B.caudalis	46	54	48	14	9	0	9	58	85	71	42	30	51	46	61	69	88	781
B.peringueyi	57	55	49	16	23	9	0	57	74	67	59	70	52	46	53	67	88	842
A.superciliar.	63	61	40	63	68	42	60	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	850
A.nitschei	79	67	65	87	79	66	66	47	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1049
A. squamig.	81	60	62	87	79	63	71	56	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1037
C.cerastes	58	57	51	43	55	57	64	38	51	60	0	9	39	21	32	66	81	780
C.vipera	57	62	56	41	50	57	62	53	57	57	18	0	45	38	41	61	84	838
Echis	70	57	47	52	64	57	61	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	855
M.deserti	47	60	50	42	59	58	59	43	63	73	34	36	46	0	26	66	87	850
D.russelli	59	61	56	55	68	61	63	57	68	59	46	43	55	15	0	67	90	923
C.rhombeat.	73	65	68	64	70	61	69	58	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1090
Boulengerin.	102	78	91	117	101	79	84	98	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1446
Summe:	996	880	820	830	887	800	842	856	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
15																		
Indizes:	**1,00**	**1,01**	**1,04**	**0,96**	**0,98**	**0,98**	**1,00**	**0,99**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,01**	

B.arietans	0	45	48	46	56	43	41	59	73	68	60	76	64	85	71	69	93	995
B.nasicornis	52	0	7	38	52	41	48	53	70	68	53	64	52	62	65	68	93	884
B.gab.rhino.	51	7	0	36	50	45	49	54	63	68	49	54	48	52	65	67	93	851
B.atropos	44	43	30	0	3	30	23	39	75	65	52	55	49	60	68	66	95	798
B.cornuta	58	50	54	23	0	30	15	50	75	69	58	40	61	54	68	71	92	868
B.caudalis	46	54	48	13	9	0	9	58	85	71	42	30	51	46	61	69	88	780
B.peringueyi	57	55	49	15	23	9	0	57	74	67	59	70	52	46	53	67	88	842
A.superciliar.	63	61	40	61	68	42	60	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	848
A.nitschei	79	67	65	83	79	66	66	47	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1046
A. squamig.	81	60	62	83	79	63	71	56	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1034
C.cerastes	58	57	51	42	55	57	64	38	51	60	0	9	39	21	32	66	81	779
C.vipera	57	62	56	39	50	57	62	53	57	57	18	0	45	38	41	61	84	836
Echis	70	57	47	50	64	57	61	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	853
M.deserti	47	60	50	40	59	58	59	43	63	73	34	36	46	0	26	66	87	849
D.russelli	59	61	56	52	68	61	63	57	68	59	46	43	55	15	0	67	90	920
C.rhombeat.	73	65	68	62	70	61	69	58	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1087
Boulengerin.	102	78	91	112	101	79	84	98	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1441
Summe:	996	880	820	796	887	800	842	856	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
16																		
Indizes:	**1,00**	**1,00**	**1,04**	**1,00**	**0,98**	**0,98**	**1,00**	**0,99**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	
B.arietans	0	45	48	46	56	43	41	59	73	68	60	76	64	85	71	69	93	996
B.nasicornis	52	0	7	38	52	41	48	53	70	68	53	64	52	62	65	68	93	885
B.gab.rhino.	51	7	0	36	50	45	49	54	63	68	49	54	48	52	65	67	93	851
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	75	65	52	55	49	60	68	66	95	799
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	50	75	69	58	40	61	54	68	71	92	870
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	71	42	30	51	46	61	69	88	782
B.peringueyi	57	55	51	15	23	9	0	57	74	67	59	70	52	46	53	67	88	844
A.superciliar.	63	61	42	61	68	42	60	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	849
A.nitschei	79	67	68	83	79	66	66	47	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1048
A. squamig.	81	60	64	83	79	63	71	56	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1036
C.cerastes	58	57	53	42	55	57	64	38	51	60	0	9	39	21	32	66	81	781
C.vipera	57	62	58	39	50	57	62	53	57	57	18	0	45	38	41	61	84	838
Echis	70	57	49	50	64	57	61	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	855
M.deserti	47	60	52	40	59	58	59	43	63	73	34	36	46	0	26	66	87	851
D.russelli	59	61	58	52	68	61	63	57	68	59	46	43	55	15	0	67	90	923
C.rhombeat.	73	65	71	62	70	61	69	58	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1090
Boulengerin.	102	78	95	112	101	79	84	98	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1445
Summe:	996	880	853	796	887	800	842	856	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
17																		
Indizes:	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**0,98**	**1,00**	**0,99**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	
B.arietans	0	45	48	46	55	43	41	59	73	68	60	76	64	85	71	69	93	995
B.nasicornis	52	0	7	38	51	41	48	53	70	68	53	64	52	62	65	68	93	883
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	45	49	54	63	68	49	54	48	52	65	67	93	850
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	75	65	52	55	49	60	68	66	95	799
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	50	75	69	58	40	61	54	68	71	92	870
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	71	42	30	51	46	61	69	88	782
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	74	67	59	70	52	46	53	67	88	843
A.superciliar.	63	61	42	61	67	42	60	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	848
A.nitschei	79	67	68	83	77	66	66	47	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1047
A. squamig.	81	60	64	83	77	63	71	56	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1035
C.cerastes	58	57	53	42	54	57	64	38	51	60	0	9	39	21	32	66	81	780
C.vipera	57	62	58	39	49	57	62	53	57	57	18	0	45	38	41	61	84	837
Echis	70	57	49	50	63	57	61	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	854
M.deserti	47	60	52	40	58	58	59	43	63	73	34	36	46	0	26	66	87	849
D.russelli	59	61	58	52	67	61	63	57	68	59	46	43	55	15	0	67	90	921
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	61	69	58	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1088
Boulengerin.	102	78	95	112	99	79	84	98	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1443
Summe:	996	880	853	796	869	800	842	856	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
18																		
Indizes:	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,00**	**0,99**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**0,98**	**1,01**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	

B.arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	68	60	76	64	85	71	69	93	994
B.nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	53	70	68	53	64	52	62	65	68	93	883
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	44	49	54	63	68	49	54	48	52	65	67	93	849
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	75	65	52	55	49	60	68	66	95	798
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	50	75	69	58	40	61	54	68	71	92	869
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	71	42	30	51	46	61	69	88	782
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	74	67	59	70	52	46	53	67	88	843
A.superciliar.	63	61	42	61	67	41	60	0	33	55	38	45	53	15	62	62	89	847
A.nitschei	79	67	68	83	77	64	66	47	0	27	56	54	59	64	70	73	92	1046
A. squamig.	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	60	57	71	74	92	1033
C.cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	51	60	0	9	39	21	32	66	81	779
C.vipera	57	62	58	39	49	56	62	53	57	57	18	0	45	38	41	61	84	836
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	853
M.deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	63	73	34	36	46	0	26	66	87	848
D.russelli	59	61	58	52	67	59	63	57	68	59	46	43	55	15	0	67	90	920
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	59	69	58	79	75	53	72	64	70	55	0	93	1087
Boulengerin.	102	78	95	112	99	77	84	98	98	84	74	95	75	103	89	79	0	1441
Summe:	996	880	853	796	869	784	842	856	1037	1022	781	836	872	838	916	1092	1438	
19																		
Indizes:	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	1,01	1,01	1,00	1,00	0,98	1,01	1,00	1,00	1,00	
B.arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	68	60	76	63	85	71	69	93	993
B.nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	53	70	68	53	64	51	62	65	68	93	882
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	44	49	54	63	68	49	54	47	52	65	67	93	848
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	75	65	52	55	48	60	68	66	95	797
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	50	75	69	58	40	59	54	68	71	92	868
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	71	42	30	50	46	61	69	88	781
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	74	67	59	70	51	46	53	67	88	842
A.superciliar.	63	61	42	61	67	41	60	0	33	55	38	45	52	15	62	62	89	846
A.nitschei	79	67	68	83	77	64	66	47	0	27	56	54	58	64	70	73	92	1044
A. squamig.	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	59	57	71	74	92	1032
C.cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	51	60	0	9	38	21	32	66	81	778
C.vipera	57	62	58	39	49	56	62	53	57	57	18	0	44	38	41	61	84	835
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	62	58	32	38	0	50	19	67	88	853
M.deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	63	73	34	36	45	0	26	66	87	847
D.russelli	59	61	58	52	67	59	63	57	68	59	46	43	54	15	0	67	90	919
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	59	69	58	79	75	53	72	63	70	55	0	93	1086
Boulengerin.	102	78	95	112	99	77	84	98	98	84	74	95	74	103	89	79	0	1440
Summe:	996	880	853	796	869	784	842	856	1037	1022	781	836	855	838	916	1092	1438	
20																		
Indizes:	1,00	1,00	0,99	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	1,01	1,01	1,00	1,00	1,00	1,01	1,00	0,99	1,00	
B.arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	68	60	76	63	85	71	69	93	994
B.nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	53	70	68	53	64	51	62	65	68	93	882
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	44	49	54	64	68	49	54	47	52	65	67	93	849
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	76	65	52	55	48	60	68	66	95	798
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	50	76	69	58	40	59	54	68	71	92	869
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	71	42	30	50	46	61	69	88	782
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	75	67	59	70	51	46	53	67	88	843
A.superciliar.	63	61	42	61	67	41	60	0	34	55	38	45	52	15	62	62	89	846
A.nitschei	79	67	68	83	77	64	66	47	0	27	56	54	58	64	70	73	92	1044
A. squamig.	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	59	57	71	74	92	1032
C.cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	52	60	0	9	38	21	32	66	81	778
C.vipera	57	62	58	39	49	56	62	53	57	57	18	0	44	38	41	61	84	836
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	63	58	32	38	0	50	19	67	88	853
M.deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	64	73	34	36	45	0	26	66	87	848
D.russelli	59	61	58	52	67	59	63	57	69	59	46	43	54	15	0	67	90	920
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	59	69	58	80	75	53	72	63	70	55	0	93	1087
Boulengerin.	102	78	95	112	99	77	84	98	99	84	74	95	74	103	89	79	0	1441
Summe:	996	880	853	796	869	784	842	856	1047	1022	781	836	855	838	916	1092	1438	
21																		
Indizes:	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,99	1,00	1,01	1,00	1,00	1,00	1,01	1,00	1,00	1,00	

B.arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	68	60	76	63	85	71	69	93	993
B.nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	52	70	68	53	64	51	62	65	68	93	882
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	44	49	54	64	68	49	54	47	52	65	67	93	848
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	76	65	52	55	48	60	68	66	95	798
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	49	76	69	58	40	59	54	68	71	92	868
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	71	42	30	50	46	61	69	88	781
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	75	67	59	70	51	46	53	67	88	842
A.superciliar.	63	61	42	61	67	41	60	0	34	55	38	45	52	15	62	62	89	846
A.nitschei	79	67	68	83	77	64	66	46	0	27	56	54	58	64	70	73	92	1044
A. squamig.	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	59	57	71	74	92	1032
C.cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	52	60	0	9	38	21	32	66	81	778
C.vipera	57	62	58	39	49	56	62	52	57	57	18	0	44	38	41	61	84	835
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	63	58	32	38	0	50	19	67	88	853
M.deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	64	73	34	36	45	0	26	66	87	847
D.russelli	59	61	58	52	67	59	63	57	69	59	46	43	54	15	0	67	90	919
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	59	69	58	80	75	53	72	63	70	55	0	93	1086
Boulengerin.	102	78	95	112	99	77	84	97	99	84	74	95	74	103	89	79	0	1440
Summe:	996	880	853	796	869	784	842	848	1047	1022	781	836	855	838	916	1092	1438	
22																		
Indizes:	**1,00**	**1,00**	**0,99**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,01**	**1,00**	**0,99**	**1,00**	
B.arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	69	60	76	63	85	71	69	93	994
B.nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	52	70	68	53	64	51	62	65	68	93	882
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	44	49	54	64	68	49	54	47	52	65	67	93	849
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	76	66	52	55	48	60	68	66	95	798
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	49	76	70	58	40	59	54	68	71	92	869
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	72	42	30	50	46	61	69	88	782
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	75	67	59	70	51	46	53	67	88	843
A.superciliar.	63	61	42	61	67	41	60	0	34	56	38	45	52	15	62	62	89	847
A.nitschei	79	67	68	83	77	64	66	46	0	27	56	54	58	64	70	73	92	1044
A. squamig.	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	59	57	71	74	92	1032
C.cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	52	60	0	9	38	21	32	66	81	778
C.vipera	57	62	58	39	49	56	62	52	57	58	18	0	44	38	41	61	84	836
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	63	58	32	38	0	50	19	67	88	853
M.deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	64	74	34	36	45	0	26	66	87	848
D.russelli	59	61	58	52	67	59	63	57	69	59	46	43	54	15	0	67	90	920
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	59	69	58	80	76	53	72	63	70	55	0	93	1087
Boulengerin.	102	78	95	112	99	77	84	97	99	84	74	95	74	103	89	79	0	1441
Summe:	996	880	853	796	869	784	842	848	1047	1032	781	836	855	838	916	1092	1438	
23																		
Indizes:	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,01**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	
B.arietans	0	45	48	46	55	42	41	59	73	69	60	76	63	86	71	69	93	995
B.nasicornis	52	0	7	38	51	40	48	52	70	68	53	64	51	62	65	68	93	883
B.gab.rhino.	51	7	0	36	49	44	49	54	64	68	49	54	47	52	65	67	93	850
B.atropos	44	43	31	0	3	30	23	39	76	66	52	55	48	61	68	66	95	799
B.cornuta	58	50	56	23	0	30	15	49	76	70	58	40	59	55	68	71	92	870
B.caudalis	46	54	50	13	9	0	9	58	85	72	42	30	50	47	61	69	88	782
B.peringueyi	57	55	51	15	22	9	0	57	75	67	59	70	51	47	53	67	88	843
A.superciliar.	63	61	42	61	67	41	60	0	34	56	38	45	52	15	62	62	89	847
A.nitschei	79	67	68	83	77	64	66	46	0	27	56	54	58	64	70	73	92	1045
A. squamig.	81	60	64	83	77	62	71	56	11	0	58	55	59	58	71	74	92	1032
C.cerastes	58	57	53	42	54	56	64	38	52	60	0	9	38	21	32	66	81	779
C.vipera	57	62	58	39	49	56	62	52	57	58	18	0	44	38	41	61	84	836
Echis	70	57	49	50	63	56	61	35	63	58	32	38	0	50	19	67	88	854
M.deserti	47	60	52	40	58	57	59	43	64	74	34	36	45	0	26	66	87	848
D.russelli	59	61	58	52	67	59	63	57	69	59	46	43	54	15	0	67	90	920
C.rhombeat.	73	65	71	62	68	59	69	58	80	76	53	72	63	71	55	0	93	1088
Boulengerin.	102	78	95	112	99	77	84	97	99	84	74	95	74	104	89	79	0	1442
Summe:	996	880	853	796	869	784	842	848	1047	1032	781	836	855	846	916	1092	1438	
24																		
Indizes:	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	**1,00**	

Ges.korr.fak	**1,07**	**0,87**	**1,04**	**1,19**	**1,12**	**0,80**	**0,95**	**1,05**	**1,08**	**0,90**	**0,88**	**1,08**	**0,80**	**1,09**	**0,00**	**0,87**	**0,00**
	B.arietans	*B.nasicornis*	*B.gabonica*	*B.atropos*	*B.cornuta*	*B.caudalis*	*B.peringueyi*	*A.superciliar.*	*A.nitschei*	*A. squamig.*	*C.cerastes*	*C.vipera*	*E.ocellatus*	*M.deserti*	*D.russelli*	*C.rhombeat.*	*Boulengerin.*