

Wieso *Phelsuma punctulata* MERTENS, 1970 zur eigenen Art erhoben wurde

Philip-Sebastian Gehring, Miguel Vences & Frank Glaw

Mit zwei Abb. von Philip-Sebastian Gehring und vier Abb. von Miguel Vences

Zu den weniger bekannten Arten der madagassischen Taggeckos der Gattung *Phelsuma* dürfte *Phelsuma punctulata* gehören. Dies ist sicherlich darin begründet, dass *P. punctulata* nur in einem wenig zugänglichen Teil der Gebirge Nordmadagaskars vorkommt und deshalb kaum für die Terrarienhaltung gesammelt, gehalten oder gezüchtet wurde. Generell ist über diesen „Reinhold Messner“ der Gattung *Phelsuma* bisher nur sehr wenig bekannt. Neue Untersuchungen innerhalb der *Phelsuma dorsivittata*-Artengruppe (GEHRING et al. 2013, GEHRING et al. 2022) kommen zu dem Schluss, dass *P. punctulata* nicht als Unterart von *P. lineata* anzusehen ist, sondern eine eigene Art darstellt. Wieso ist das so?

Der höchste Berg von Madagaskar ist der Maromokotro mit 2876 m Höhe über dem Meeresspiegel im Tsaratanana-Gebirge im Norden der Insel. Dies ist der Lebensraum von *Phelsuma punctulata*, die in diesem Gebirge und im angrenzenden Makira-Plateau in Höhen etwa zwischen 1000 m ü.N.N. bis zur Gipfelregion des Maromokotro in fast 3000 m Höhe vorkommt. Damit ist diese Art ein wahrer „Gebirgsspezialist“, die zumindest in den extremen Höhenlagen auch eine rupicole (fel-



Abb. 2) *Phelsuma punctulata* aus dem Tsaratanana-Gebirge in Nordmadagaskar, in der Nähe des Dorfes Antambato, in einer Höhe von etwa 1200 m ü. N.N. Foto: Miguel Vences

senbewohnende) Lebensweise zeigt und unter den Taggeckos Madagaskars den Spitzenplatz in der Kategorie „Höhenverbreitung“ einnimmt. Oberhalb der Baumgrenze besteht der Lebensraum der Geckos aus einer Heide-Graslandschaft, die auf kargem Basaltgestein wächst (Abb. 1). Die Gipfelregion des Tsaratanana-Gebirges ist häufig in dichten Nebel gehüllt und die

Abb. 1) Lebensraum von *Phelsuma punctulata* in der Gipfelregion des Maromokotro, dem höchsten Berg Madagaskars. Foto: Miguel Vences



Fauna und Flora ist in dieser Höhe starken Temperatur- und Wetterschwankungen ausgesetzt. Die Temperaturen können im Südwinter unter dem Gefrierpunkt liegen und gar nicht so selten kommt es vor, dass Schnee am höchsten Gipfel Madagaskars fällt. Neben diesem extremen Lebensraum lässt sich *P. punctulata* in tiefer gelegenen Gebieten innerhalb des Verbreitungsgebietes auch als Kulturfolger in den Siedlungen z. B. an Zäunen oder an Hauswänden finden.

Die Geckos erreichen eine Gesamtlänge von rund 115 bis 120 mm. Die Grundfärbung von *Phelsuma punctulata* ist ein dunkles Grün (Abb. 2), wobei Kopf und Nacken mit feinen roten Punkten versehen sind, welche der Art ihren Namen gaben (*punctulata* = „die Gepunktete“). Beginnend bei der Nasenöffnung verläuft jeweils ein roter Strich unter dem Auge bis hin zur Ohröffnung. Dorsal zeigen die Tiere eine rote, teilweise auch schwarze Punktzeichnung, wobei die Schuppen auf dem Rücken metallisch-glänzend erscheinen und je nach Blickwinkel auch völlig schwarz wirken können. Vermutlich dient diese Besonderheit den Tieren dazu, sich in dem kühlen Bergklima möglichst schnell in der Sonne aufwärmen zu können. Die Schwanzoberseite zeigt eine schwache, dunkle Marmorierung. Ein weißes Lateralband verläuft von der Schnauzenspitze bis zu den hinteren

Extremitäten. Oberhalb von dieser befindet sich ein weiteres, schwarzes Lateralband, welches bei den vorderen Extremitäten beginnend bis kurz hinter die hinteren Extremitäten verläuft. Eine graue Laterallinie verläuft unterhalb des weißen Lateralbandes von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzansatz. Die Unterseite ist wie bei anderen *Phelsuma*-Arten weiß gefärbt.

Insgesamt erscheint *Phelsuma punctulata* aufgrund ihres Äußeren sehr ähnlich zu *Phelsuma lineata*, weshalb sie auch von ROBERT MERTENS (1970) als Unterart von *Phelsuma lineata* beschrieben wurde. Als Unterart (Subspezies) wird eine taxonomische Einteilung unterhalb der eigentlichen Art verstanden. Die Individuen verschiedener Unterarten weisen entweder bestimmte morphologische, ethologische und/oder biogeographische Unterschiede zueinander auf, gehören jedoch zur selben Art. Ein Beispiel: Die Nominatform *Phelsuma lineata lineata* und die Unterart (oder Subspezies) *Phelsuma lineata elanethana* unterscheiden sich deutlich auf Grund der unterschiedlichen Färbung (z. B. in der Ausprägung der roten Rückenzeichnung). Dennoch weisen die Unterarten so viele Gemeinsamkeiten auf, dass die einzelnen Tiere sich ohne Weiteres miteinander paaren könnten, was allerdings unter natürlichen Bedingungen praktisch kaum vorkommt, da die Unterarten in der Regel durch (geographische) Barrieren wie beispielsweise Höhenlagen oder Gewässer voneinander getrennt leben. Es kann hier aber auch zu Kontaktzonen kommen, in denen sich die Verbreitungsareale der verschiedenen Unterarten überlappen, die Tiere miteinander in Kontakt kommen und sich verpaaren. Die genetische Separation der beiden Taxa in zwei getrennte Stammlinien, zwischen denen kein vollständiger Austausch genetischen Materials mehr vorkommt, ist in einem solchen Fall noch nicht final vollzogen. Somit dringt genetisches Material von jeder der beiden Formen permanent in den Genpool der jeweils anderen Form ein und die Stam-

Abb. 3) Phylogenetischer Stammbaum des *Phelsuma lineata*-Artenkomplexes aus Gehring et al. (2013). Im gelben Kasten ist die monophyletische Gruppe von *Phelsuma lineata* (sensu lato) und ihren validen Unterarten *P. l. elanethana* und *P. l. bombetokensis* hervorgehoben und im roten Kasten die monophyletische Gruppe der nördlichen *Phelsuma dorsivittata*-Gruppe, welche die Kandidatenart *P. sp. „Marojejy Highland“*, *P. dorsivittata dorsivittata*, *P. dorsivittata paradoxa* und *P. punctulata* umfasst

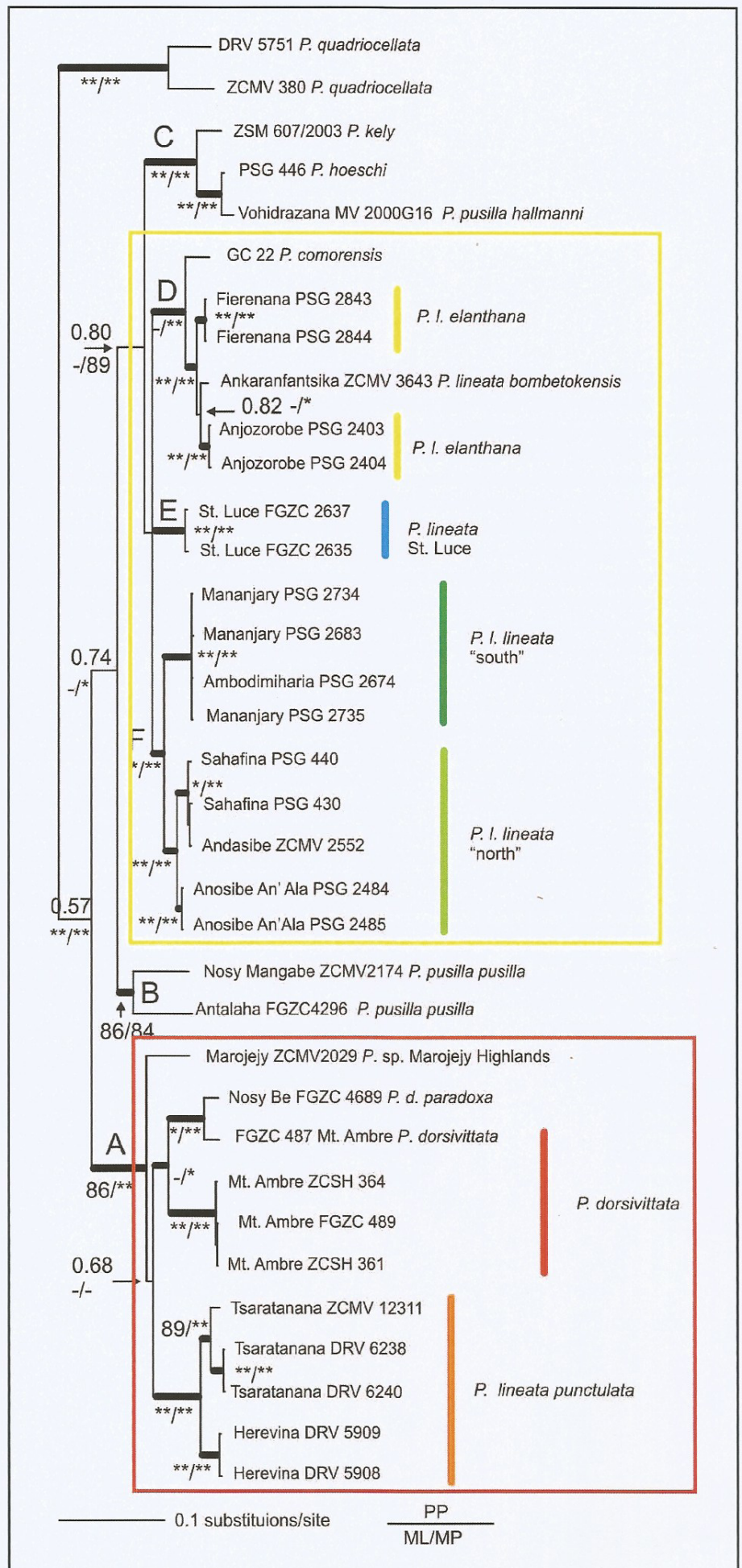




Abb. 4) Eine *Phelsuma punctulata* aus dem Tsaratanana-Gebirge (Matsaborimaika) in einer Höhe von 2020 m ü. N.N. Foto: Miguel Vences

meslinien bleiben miteinander verbunden. Untersucht man die Gensequenzen der Nominatform und der verschiedenen Unterarten und erstellt daraus einen Stammbaum, der die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Taxa graphisch darstellt, so lassen sich alle Stammeslinien auf einen letzten gemeinsamen Vorfahren zurückführen, man bezeichnet dies dann als monophyletische Gruppe. Diese monophyletische Gruppe umfasst die Nominatform, z. B. *Phelsuma lineata lineata* und alle Stammeslinien, die sich von dem letzten gemeinsamen Vorfahren abspalten und dann als Unterarten definiert werden können (Abb. 3; gelber Kasten). Diese Einteilung der einzelnen Stammeslinien in Unterarten (sowie jegliche taxonomische Einteilung), ist jedoch abhängig von der Definition der bearbeitenden Taxonomen. Man könnte diese einzelnen Stammeslinien durchaus auch als verschiedene, tiefe genetische Linien der Nominatform auffassen und diese nicht

mit einem eigenständigen (Unterart-) Namen versehen, sondern als lokale Variationen bezeichnen. Da sich jedoch, wie z. B. bei *Phelsuma lineata elanthana* im Vergleich zur Nominatform *P. lineata lineata*, konstante, deutliche Unterschiede in der Färbung und Beschuppung zeigen und die Taxa auch geographisch voneinander separiert sind, sollte man diese auch eindeutig benennen, um sie voneinander abgrenzen zu können. Diese Differenzierung spielt nicht nur eine wichtige Rolle im Naturschutz (z. B. um Artenschutzmaßnahmen zu begründen) oder in der Wissenschaft (z. B. um phylogeographische Rekonstruktionen zu erstellen), sie spielt vor allem auch für die Haltung und die Zucht im Terrarium eine entscheidende Rolle, da gerade im Sinne von Erhaltungszuchten die unterschiedlichen genetischen Stammeslinien möglichst erhalten und voneinander getrennt bleiben sollten.

In den Untersuchungen von GEHRING et al. (2013) und GEHRING et al. (2022) bildet *P.*

lineata zusammen mit *P. comorensis* und den Unterarten *P. l. elanthana* und *P. l. bombetokensis* (und möglicherweise einer weiteren, bisher unbeschriebenen Unterart aus dem Südosten Madagaskars) eine monophyletische Gruppe. Die phylogenetische Position von *P. comorensis* und deren nahe Verwandtschaft mit *P. l. elanthana* und *P. l. bombetokensis* deutet darauf hin, dass die taxonomische Einteilung der gesamten restlichen *P. lineata*-Gruppe einer weiteren genaueren Untersuchung bedarf. Im Fall von *P. punctulata* zeigten genetische Untersuchungen (GEHRING et al. 2013; GEHRING et al. 2022) deutlich, dass *P. punctulata* nicht in diese monophyletische Gruppe von *P. lineata* fällt, sondern einen gemeinsamen Vorfahren mit anderen Phelsumen teilt, die im Norden Madagaskars verbreitet sind, nämlich mit *P. d. dorsivittata*, *P. d. paradoxa* und einer bisher wissenschaftlich noch nicht benannten Form aus dem Marojejy-Gebirge (Abb. 3; roter Kasten). Zudem bilden alle untersuchten *P. punctulata*-Populationen (aus dem Tsaratanana-Gebirgsmassiv und vom Makira-Plateau) eine monophyletische Gruppe, haben also einen einzigen gemeinsamen Vorfahren. Aufgrund dieser eigenständigen Position, die eine von anderen Arten deutlich separierte Evolutionslinie innerhalb der nördlichen *P. dorsivittata*-Untergruppe darstellt und aufgrund der konstanten morphologischen Unterschiede, die *P. punctulata* im Vergleich zu anderen Arten aufweist (glatte Schnauzenschuppen, Interorbitalia, Subcaudalia und Dorsalschuppen am Schwanz, auch wenn diese Unterschiede relativ gering sind), kommen GEHRING et al. (2022) zu dem Schluss, dass der Artstatus für *P. punctulata* gerechtfertigt ist. Weitere, noch unveröffentlichte Daten aus unseren Untersuchungen weisen darauf hin, dass wahrscheinlich weitere Unterschiede zwischen *P. punctulata* und *P. lineata* in verschiedenen Schuppenwerten existieren; insgesamt scheint *P. punctulata* sich durch relativ größere Körperschuppen auszuzeichnen, was dann zu geringeren Zahlen von Dorsal- und Ventralschuppen führen würde. Generell sind detaillierte morphologische Untersuchungen an diesen Geckos zwar sehr mühselig, aber wahrscheinlich unumgänglich für eine umfassende taxonomische Revision.

Auch biogeographisch ergibt die Zuordnung von *P. punctulata* zu einer Gruppe von Phelsumen aus dem Norden Madagaskars (die *P. dorsivittata*-Untergruppe) Sinn. Im Stammbaum der gesamten *P. lineata*-Gruppe – bestehend aus *P. lineata* (*lineata*, *l. elanthana*, *l. bombetokensis*

Abb. 5) Habitat von *Phelsuma punctulata* bei Matsaborimaika in 2020 m ü. N.N. Die sonnenexponierten Lichtungen mit dem dunklen Basaltgestein bieten optimale Bedingungen, um sich nach kühlen Nächten und Tagen aufzuwärmen. Foto: Miguel Vences



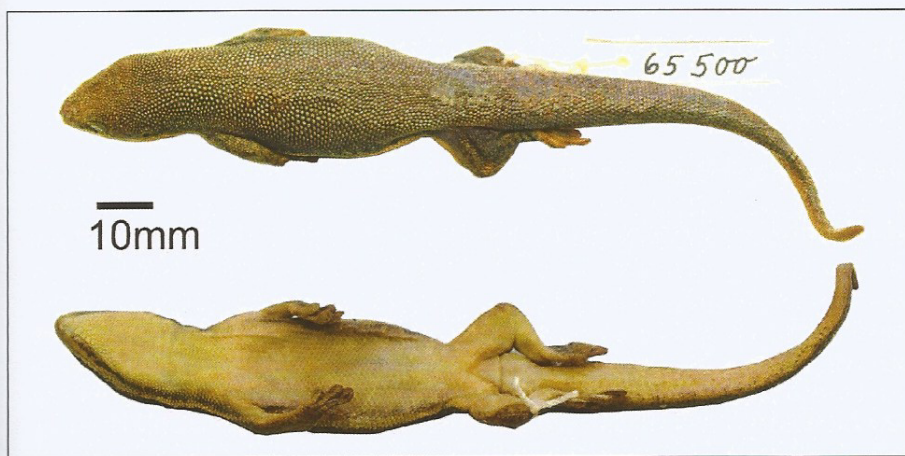


Abb. 6: Dorsal- und Ventralansicht des Holotypen von *Phelsuma punctulata* (SMF 65500). Fotos: Philip-Sebastian Gehring

und cf. *lineata*), *P. comorensis*, *P. hoeschi*, *P. kely*, *P. comorensis*, *P. dorsivittata* (*d. dorsivittata* und *d. paradoxa*), *P. pusilla* (*p. pusilla* und *p. hallmanni*) – stellt die im Norden Madagaskars vorkommende *P. dorsivittata*-Untergruppe die Schwestergruppe zu allen anderen Arten dar. Mit Ausnahme von *P. pusilla*, die auch in den Tieflandgebieten der Nordostküste bis etwa Sambava an der Nordostküste vorkommt (auch *P. pusilla* stellt derzeit einen Artenkomplex mit bisher unbeschriebenen Arten dar; GEHRING et al. 2013), sind alle anderen Arten der *P. lineata*-Gruppe südlich einer Line von etwa Mahajanga im Westen bis Nosy Boraha (St. Marie) im Osten verbreitet. Vieles spricht dafür, dass im Norden Madagaskars eine Radiation von gestreiften Taggeckos auf den einzelnen Gebirgen stattgefunden hat: *P. sp.* im Marojejy-Massiv, *P. punctulata* im Tsaratanana-Massiv und *P. dorsivittata* in Montagne d'Ambre. In den umgebenen Tieflandgebieten hat sich *P. dorsivittata* ausgebreitet und in der Sambirano-Region bildete sich die Unterart *P. d. paradoxa* aus.

Im Tsaratanana-Gebirge lassen sich innerhalb von *P. punctulata* fünf unterschiedliche genetische Untergruppen identifizieren (und eine weitere kommt auf dem Makira-Plateau, südöstlich vom Tsaratanana-Gebirge vor), die mit einer Separation durch unterschiedliche Höhenlagen der Fundorte korrelieren (Abb. 1 in GEHRING et al. 2022). Grob gefasst, lassen sich die Populationen, die oberhalb von 2000 m ü. N.N. vorkommen, von denen die in Lagen um etwa 1100 m ü. N.N. vorkommen, unterscheiden. Dies könnte darin begründet sein, dass der Bergnebelwald für die Geckos eine Verbreitungsbarriere darstellt. Schaut man sich die Habitate an, in denen die Geckos gefunden wurden, so fällt auf, dass die Fundorte zumeist offene, sonnen-

beschiente Flächen sind, in die dunkles Basaltgestein eingestreut ist (Abb. 5). An den Steinen finden die Geckos optimale Möglichkeiten, sich nach den kalten Bergnächten oder in den häufigen nebelverhangenen Tagstunden aufzuwärmen, zudem speichern die erwärmten Steine die Wärme und bieten Versteckmöglichkeiten vor Prädatoren. Diese Strukturen und daraus resultierenden Möglichkeiten lassen sich in den geschlossenen Bergregenwäldern nicht finden. Im Gegenteil, die hohe Luftfeuchtigkeit in Kombination mit den stetigen Gebirgswinden kühlt eher ab und die Kronenschicht der Bäume lässt nur bedingt wärmendes Licht einfallen. Die unterschiedlichen Populationen von *P.*

punctulata haben im Tsaratanana-Gebirge daher wahrscheinlich eine inselartige Verbreitung, die zumindest in den Höhenlagen wahrscheinlich auf die offenen Habitats begrenzt ist, wobei der Bergregenwald vermutlich eine Ausbreitungsbarriere für diese Geckos darstellt, so dass es nur selten zum genetischen Austausch entlang des Höhengradienten gekommen ist. Durch die Isolation konnten sich eigenständige Entwicklungslinien ausbilden, die man im Stammbaum als solche identifizieren kann. Da aber alle untersuchten Populationen auf eine Stammart zurückzuführen sind (eine monophyletische Gruppe bilden) und bislang auch keine nennenswerten morphologischen Unterschiede zwischen den Populationen bekannt sind, werden sie zur Zeit als eine Art, *Phelsuma punctulata*, aufgefasst.

Literatur:

- GEHRING, P.-S. F. GLAW, M. GEHARA, F.M. RATSOAVINA & M. VENCES (2013): Northern origin and diversification in the central lowlands? – Complex phylogeography and taxonomy of widespread day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. – *Organisms, Diversity & Evolution* 13: 605-620.
- GEHRING, P.-S., J.H. RAZAFINDRAIBE, M. VENCES & F. GLAW (2022): Day geckos (*Phelsuma*) in northern Madagascar: first step to resolve a paradoxical case of mitochondrial paraphyly and morphological differentiation. – *Salamandra* 58(2): 83-100.
- MERTENS, R. (1970): Neues über einige Taxa der Geckonengattung *Phelsuma*. – *Senckenbergiana biologica* 51: 1-13.

Abb. 7) Verbreitungskarte der *P. dorsivittata*-Untergruppe in Nordmadagaskar.

