

# Ungewöhnlich hoher Farb- Polymorphismus in alpinen Aspivipern in Frankreich

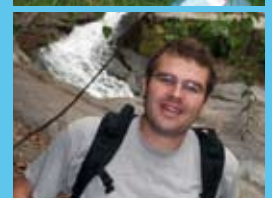
– Zufall oder natürliche Selektion?

Von Konrad Mebert, Valerie Zwahlen, Philippe Golay, Thierry Durand, Sylvain Ursenbacher

**Einführung**  
Morphologische Anpassung an ein lokales Umfeld ist von entscheidender Bedeutung für das Überleben und den Fortpflanzungserfolg einer Tierart, da sie die relevante Nahrungssuche und Energieaufnahme für die Reproduktion, sowie das Risiko der Prädation affektiert. Dieses Phänomen führte zur Entwicklung von spezifischen Eigenschaften, wie aposematische (Warn-) und kryptische (Tarn-) Färbung und Verhaltensmustern. Unter Reptilien haben sich Dorsalzeichnungen (Rückenmuster) von Schlangen in sehr unterschiedlichen Richtungen entwickelt, wobei einige Muster kryptische Funktion übernehmen, und andere mit knalligen Farben oder starken Kontrasten zur Abschreckung dienen, und damit eine mögliche Ungenießbarkeit oder das Risiko einer Vergiftung anzeigen. Zum Beispiel wird das dorsale Zickzack-Muster bei den europäischen Vipern als aposematisches Signal für Vögel betrachtet (NISKANEN & MAPPE 2005, WÜSTER et al. 2003). Tatsächlich wurden die Plastilin-Schlangen, aus einer Modelliermasse gebastelte Schlangennimitate, mit einem Zickzack-Muster in beiden vorhin erwähnten Studien seltener von Vögeln attackiert als ihre einfarbigen („Concolor“ genannt) Imitate. Bisherige Studien über den Vorteil des Melanismus (Schwarzfärbung) bei Kreuzottern, *Vipera berus*, kamen zu ähnlichen Schlussfolgerungen (ANDREN & NILSON 1981).

Ebenso wird die Variabilität der Dorsalzeichnungen in mehreren amerikanischen Nattern allgemein als Resultat eines Gleichgewichts zwischen natürlicher Selektion und Migration (Wanderung zwischen Populationen) der Tiere betrachtet. Zum Beispiel wurde der extreme Farbmuster-Polymorphismus (einschließlich von Concolor-Morphen) in der Nördlichen Schwimmnatter, *Nerodia sipedon insularum*, seit den 1950er Jahren untersucht (CAMIN et al. 1954, CAMIN & EHRLICH 1958, EHRLICH & CAMIN 1960, KING 1987, 1992, 1993a, 1993b). Sie enthüllten diverse lokale und sogar zeitliche Variationen des Polymorphismus. CAMIN und EHRLICH vermuten natürliche Selektion und Migration als kausale Faktoren des beobachteten Polymorphismus, wobei KING (1987) außerdem den Einfluss einer historischen Verbreitung als wichtigen Faktor mit einbezieht. KING schlug auch weitere alternative Hypothesen vor, wie genetischer Drift (z. B. dem plötzlichen Aussterben eines Morphes in einer Population aufgrund seiner Seltenheit), Gründereffekte und sexuelle Selektion.

Bei einer anderen Schlangenart, der Strumpfbandnatter *Thamnophis elegans*, beobachteten MANIER & ARNOLD (2005) ökotypische Variation zwischen den Populationen über nur ein paar wenige Kilometer, trotz der Existenz eines, wenn auch kleinen, Genflusses (Individuenaustausch) zwischen ihnen. Die Kombination morphologischer und genetischer Stu-



## Autoren:

KONRAD MEBERT  
Siebeneichenstrasse 31, CH-5634 Merenschwand, E-Mail: konradmebert@gmail.com

PHILIPPE GOLAY  
Cultural Foundation Elapsoïdea, CP 98, CH-1219 Aire-Geneva, E-Mail: philippe.golay@edu.ge.ch

VALERIE ZWAHLEN  
Institut für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz (NLU), Universität Basel, St. Johannis-Vorstadt 10, CH-4056 Basel, E-Mail: vale.zwahlen@stud.unibas.ch

THIERRY DURAND  
E-Mail: thierry.durand48@wanadoo.fr

SYLVAIN URSENBACHER  
Institut für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz (NLU), Universität Basel, St. Johannis-Vorstadt 10, CH-4056 Basel, E-Mail: s.ursenbacher@unibas.ch



**Abb. 1.: Melanistische Aspisp viper aus den französischen Alpen.**

dien durch MANIER et al. (2007) zeigt also, dass natürliche Selektion zur Differenzierung von Eigenschaften zwischen als auch innerhalb der verschiedenen Ökotypen geführt hatte.

Somit ist die Untersuchung der morphologischen Variation und der daraus resultierenden Selektion besonders interessant, um die Mechanismen bei der Selektion der Dorsalzeichnung bei Reptilien, und vor allem bei Schlangen, zu verstehen. Der hohe Grad des Farbmuster-Polymorphismus bei der Aspisp viper, *Vipera aspis*, (BRODMANN 1987, SAINT GIRONS 1978) macht diese Art zu einem besonders guten Modell, um solche Fragen der Evolutionsbiologie zu studieren. Neben einer melanistischen Form (Abb. 1) können zahlreiche Typen anhand ihrer dorsalen Muster unterschieden werden (BRUNO 1985). Auch wenn einige Farbmuster-Morphe gewissen Unterarten zugeordnet werden können (z. B. das Rautenmuster



**Abb. 2.: Kleingefleckte Aspisp viper aus den französischen Alpen: (a, Mitte) Männchen, (b, unten) Weibchen.**

in *V. a. hugyi*), treten die meisten von ihnen in ähnlichen Regionen auf. Tatsächlich kann man ein „normales“ dorsales Muster mit zahlreichen kleineren, dunklen Flecken in *V. a. aspis* aus Frankreich, der Schweiz, und Deutschland finden, aber auch in spanischen Populationen der *V. a. zinnikeri* und der *V. a. francisciredi* aus Italien (Abb. 2a, b). Andere Farbmuster-Morphe zeigen eine eher regionale Verteilung, wie zum Beispiel das vorwiegend starke und breite Zickzack-Muster der „alpinen“ Aspisp viper, *V. a. „atra“*, (MEYER et al. 2009), welches sich von jenem seiner Artgenossen im Tiefland gut unterscheidet (Abb. 3a, b). Es wurde jedoch kürzlich gezeigt, dass dieser alpine Ökotyp nur mit den Umweltfaktoren Temperatur und Luftfeuchtigkeit (GOLAY 2005) korreliert und nicht aus einer historischen Trennung von Vipern im Alpenraum resultierte (GOLAY et al. 2008). Genetisch sind Aspisp vipern aus den Alpen und dem Tiefland nicht zu unterscheiden (URSENBACHER et al. 2006).

### Eine Concolor-Population

Populationen mit einem ungewöhnlich hohen Anteil an ungewöhnlich gezeichneten Individuen, hiermit pauschal Concolor genannt, wurden vor ein paar Jahren in Frankreich entdeckt (Abb. 4). Diese Tiere besitzen oft einen einfarbigen Rücken, manchmal aber auch einen dorsalen Vertebral-Streifen in verschiedener Ausprägung und Breite, sowie rudimentäre Zeichnungselemente bestehend aus einzelnen, unregelmäßig verteilten Flecken (Abb. 5a-f). Normal gefärbte Vipern kommen syntopisch mit Concolor Morphen an der gleichen Stelle vor (Abb. 6). Einige Tiere besitzen Zeichnungsmuster von zwei Morphen, wie z. B. einen dorsalen Streifen mit Zacken, Zeichnungselemente nur auf dem Vorderkörper, oder einen Melanismus, der nur auf der Hälfte des Körpers ausgebildet ist (Abb. 7a-c). Diese Population bietet eine attraktive Ausgangslage, um die Beziehung zwischen Farbmuster-Polymorphismus und selektiven Faktoren in Einbezug der geographischen Variation zu untersuchen. Solche Concolor-Morphe von Aspisp vipern kennt man mit kleiner Frequenz aus einem Gebiet über eine Strecke von ca. 200 Kilometern in den italienischen, französischen und Schweizer Alpen, und als extrem

### Literatur

ANDREN C. & G. NILSON (1981): Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic color morphs of the adder, *Vipera berus*. – Biological Journal of the Linnean Society 15: 235-246.

BRODMANN P. (1987): Die Giftschlangen Europas und die Gattung *Vipera* in Afrika und Asien. – Kümmerly und Frei, Bern, 148 S.

BRUNO S. (1985): Le vipere d' Italia e d' Europa. – Edagricole, Bologna, 269 S.

CAMIN J. H. & P. R. EHRLICH (1958): Natural selection in Water Snakes (*Natrix sipedon* L.) on islands in Lake Erie. – Evolution 12: 504-511.

CAMIN J.H., C. TRIPLEHORN & H. WALTER (1954): Some indications of the survival value in the type "A" pattern of the island water snakes in Lake Erie. – The Chicago Academy of Sciences, Natural History Miscellanea 131: 1-3.

EHRLICH P. R. & J. H. CAMIN (1960): Natural Selection in Middle Island Water Snakes (*Natrix sipedon* L.). – Evolution 14: 1-36.



seltene Anomalie auch von anderen Regionen von Nordfrankreich bis zu den Pyrenäen. Eine vorläufige Untersuchung im Gebiet der neu entdeckten Concolor-Population in den französischen Alpen zeigt aber, dass lokal ein viel höherer Anteil solcher Tiere möglich ist. In einem kleinen vipernreichen Tal fanden wir den Kern des Concolor-Verbreitungsgebietes, wo der Anteil an „abnormen“ Vipern über 50 % beträgt. Interessanterweise sinkt die Häufigkeit der Concolor-Vipern von diesem Zentrum aus in alle Richtungen innerhalb etwa 20 km drastisch auf 10 % (siehe Tabelle), was möglicherweise auf einen starken Selektionsdruck mit einem lokalen Vorteil für die Concolor-Vipern deuten könnte.

Site	N (N concolor)	% concolor	km
BA	20 (11)	55%	0
GL	27 (12)	44%	3
VV	11 (1)	9%	14
LF	34 (15)	44%	1.5
PL	18 (5)	28%	3
RO	30 (4)	13%	4
GI	45 (4)	9%	3.5
GU	6 (0)	0%	8
BT	16 (4)	25%	1.5
GV	12 (0)	0%	3

**Tabelle. Häufigkeit der Concolor-Aspivipern in den französischen Alpen. In der Kategorie km sind die Distanzen der jeweiligen Population zum Zentrum (Population BA) angegeben. Die Himmelsrichtung einer Population vom Zentrum aus ist durch ihre Farbe gekennzeichnet: schwarz (Osten), blau (Westen), rot (Süden).**

In der Tat, wenn ein bestimmtes Rückenmuster lokal mit einer hohen Dichte auftritt, werden meist Mechanismen der natürlichen Selektion und/oder der genetischen Isolation vermutet. Das Spannungsfeld zwischen diesen Faktoren und die Schwächung von lokal adaptierten Tieren (den Concolor-Vipern) sind besonders markant zwischen Populationen, die in unmittelbarer Nähe zueinander stehen, und zwischen denen ein regelmäßiger Aus-

**Abb. 3.: Grossfleckige Aspiviper aus den französischen Alpen: (a, oben) Männchen, (b, Mitte) Weibchen.**



tausch von Individuen stattfindet. Das heisst, die aussergewöhnliche Dorsalfärbung der lokal konzentrierten Concolor-Vipern könnte durch die stetige Einwanderung von normal gefärbten Vipern aus der Nachbarschaft sozusagen verdünnt werden. Diese Einwanderung von normalen Vipern könnte, falls die Concolor-Vipern lokal nicht überlegen sind, das Verschwinden dieser besonderen Tiere zur Folge haben. Der statistische Vergleich genetischer ( $F_{ST}$ ) und morphologischer ( $Q_{ST}$ ) Variation hilft dabei, die lokal unterschiedliche Ausprägung der dorsalen Muster zu verstehen. Der Vergleich des Grades der Diversifizierung quantitativer Merkmale ( $Q_{ST}$ ) und neutraler genetischer Marker ( $F_{ST}$ ) ermöglicht uns, die Rolle der Selektion für die verschiedenen Zeichnungstypen zu untersuchen (LANDE 1992, ME-



**Abb. 4.: Gebiet der Erstentdeckung der Concolor-Aspivipern in den Alpen Frankreichs.**

GOLAY P. (2005): Systématique du complexe *Vipera aspis* (Serpentes, Viperidae) en Suisse. – unpubl. thesis, M.S. Université de Lyon, France, 245 S.

GOLAY P., J.-C. MONNEY, A.E. CONELLI, T. DURAND, G. THIERY, M.A.L. ZUFFI & S. URSENBACHER (2008): Systematics of the Swiss asp viper: some implications for the European *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) complex (Serpentes: Viperidae) – A tribute to Eugen Kramer. – Amphibia-Reptilia 29: 71-83.

KING R. B. (1987): Color pattern polymorphism in the Lake Erie water snake, *Nerodia sipedon insularum*. – Evolution 41: 241-255.

KING R. B. (1992): Lake Erie Water snakes revisited – Morph-specific and age-specific variation in relative crypsis. – Evolutionary Ecology 6: 115-124.

KING R. B. (1993a): Color pattern variation in Lake Erie Water snakes: inheritance. – Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 71: 1985-1990.

KING R. B. (1993b): Color-pattern variation in Lake Erie Water snakes: prediction and measurement of natural-selection. – Evolution 47: 1819-1833.





**Abb. 5.: Concolor-Aspivipern aus den französischen Alpen: a-c (Abbildungen auf dieser Doppelseite) Farbmuster-Polymorphismus aus einer Population.**



LANDE R. (1992): Neutral theory of quantitative genetic variance in an island model with local extinction and colonization. – *Evolution* 46: 381-389.

MANIER M. K. & S. J. ARNOLD (2005): Population genetic analysis identifies source-sink dynamics for two sympatric garter snake species (*Thamnophis elegans* and *Thamnophis sirtalis*). – *Molecular Ecology* 14: 3965-3976.

MANIER M. K., C. M. SEYLER & S. J. ARNOLD (2007): Adaptive divergence within and between ecotypes of the terrestrial garter snake, *Thamnophis elegans*, assessed with  $F_{ST}$ - $Q_{ST}$  comparisons.

– *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1705-1719.

MERILA J. & P. CRNOKRAK (2001): Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. – *Journal of Evolutionary Biology* 14: 892-903.

MEYER A., S. ZUMBACH, B. R. SCHMIDT & J.-C. MONNEY (2009): Amphibiens et reptiles de Suisse. – Haupt Verlag, Bern, Schweiz, 336 S.

NISKANEN M. & J. MAPPES (2005): Significance of the dorsal zigzag pattern of *Vipera latastei gaditana* against avian predators. – *Journal of Animal Ecology* 74: 1091-1101.





Abb. 5.: Concolor-Aspivipern aus den französischen Alpen: d-f (Abbildungen auf dieser Doppelseite) Farbmuster-Polymorphismus aus einer Population.



SAINT GIRONS, H.J. (1978): Morphologie externe comparée et systématique des vipères d' Europe (Reptilia, Viperidae). – Revue suisse Zoologie 85(3):565-595.

URSENBACHER S., A. E., CONELLI, P. GOLAY, J.-C. MONNEY, M. A. L. ZUFFI, G. THIERY, T. DURAND & L. FUMAGALLI (2006): Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*) inferred from mitochondrial DNA sequence data: Evidence for multiple Mediterranean refugial areas. – Molecular Phylogenetics and Evolution 38: 546-552.

WÜSTER W., C. S. E. ALLUM, I. B. BJARGARDÓTTIR, K. L. BAILEY, K. J. DAWSON, J. GUENIOL, J. LEWIS, J. MCGURK, A. G. MOORE, M. NISKANEN & C. P. POLLARD (2004): Do aposematism and Batesian mimicry require bright colours? A test, using European viper markings. – Proceedings of the Royal Society of London. B 271: 2495-2499.





Abb. 6.: Zwei stark unterschiedlich gefärbte Männchen der Aspiviper, *Vipera a. aspis*, an der gleichen Stelle, Frankreich.

RILA & CRNOKRAK 2001). Man kann zwischen hoher Diversifizierung ( $Q_{ST} > F_{ST}$ ), d. h. es gibt wenig Austausch von Vipern zwischen den Populationen, und stabilisierender Selektion, d. h. es gibt viel Austausch zwischen den Populationen, unterscheiden ( $F_{ST} > Q_{ST}$ ).

#### Projektumsetzung

Das übergeordnete Ziel dieses mehrschichtigen Projektes ist es, die wichtigsten Faktoren für die beobachtete Verteilung dieses Farbmuster-Polymorphismus, und somit ein besseres Verständnis deren evolutionären Mechanismen zu erforschen. In der ersten Phase dieses Projektes möchten wir die genaue geographische Verbreitung und Häufigkeit der ungewöhnlichen Morphotypen bestimmen und den Selektionsdruck auf die damit verbundenen Farbmuster durch genetische

Methoden ermitteln. Vergleicht man die genetischen und morphologischen Differenzierungen zwischen den verschiedenen lokalen Populationen, kann man feststellen, ob eine Selektion für das ungewöhnliche Concolor-Farbmuster auftritt (wenn  $Q_{ST} > F_{ST}$ ), oder ob der Genfluss (Migration zwischen den Populationen) begrenzt ist, d. h. die Concolor-Vipern können momentan existieren, weil zu wenig normale Vipern einwandern ( $F_{ST} > Q_{ST}$ ; siehe MANIER et al. 2007).

Wir testen, ob eine hohe lokale Selektion für Concolor-Vipern vorliegt, oder ob die beobachtete Verbreitung dieser Morphotypen auf begrenzte Wanderung zwischen den Populationen und dem Verschwinden der „normalen“ Erscheinungsform, der es aufgrund ihrer Seltenheit an Paarungserfolg fehlte, zurückgeht. In der ersten Phase versuchen wir, die lokalen

#### Melanin

Melanine sind rötliche, braune oder schwarze Pigmente, die die Färbung von z. B. Haut, Haaren oder Augen bewirken. Sie kommen in Wirbeltieren und Insekten, als Farbmittel in der Tinte von Tintenfischen und auch in Mikroorganismen und Pflanzen vor. Gebildet wird Melanin bei Wirbeltieren in den Melanozyten der Haut und in der Netzhaut des Auges. Dabei handelt es sich um eine enzymatische Oxidation von Tyrosin.

#### Polymorphismus

Polymorphismus bedeutet in der Übersetzung aus dem Griechischen Vielgestaltigkeit. Dieses kann sich z. B. auf das Aussehen (also den Phänotyp) einer Art beziehen. In der Genetik bezieht sich der Begriff auf das Auftreten einer oder mehrerer Genvarianten (das heißt: eines oder mehrerer Allele) innerhalb einer Population.



**Abb. 7a-c.: Concolor Aspispipern, die jeweils zwei Morphe (typische Farbvarietäten) zugleich repräsentieren.**

Verhältnisse dieser Concolor-Vipern in einem Bereich von ca. 20-30 km um die Kernpopulation zu ermitteln. Dafür ist eine umfangreiche Feldarbeit erforderlich, indem wir ungefähr 200-300 Vipern (etwa 20 Tiere jede 2-4 km) aus allen regionalen Populationen rund um die Kernpopulation sammeln. Die Datenerfassung umfasst Gewebepollen für die genetische Analyse (Mundhöhlenabstriche und Schuppengewebe), Gewicht, Längenangaben und die Aufzeichnung der Farbmuster. Die genetischen Analysen werden im Labor des Instituts für Natur-, Landschafts- und Umweltschutz (Universität Basel, Schweiz) durchgeführt. Spezifische Mikrosatellitenmarker werden derzeit im Labor entwickelt und genetische und morphologische Differenzierung werden mit Hilfe verschiedener statistischer Ansätze analysiert werden.

Nachfolgende Phasen des Projektes beziehen sich unter anderem auf korrelierende Umweltfaktoren. Vor allem der Zusammenhang des auffällig niedrigen Waldbestandes im Gebiet der Concolor-Aspispipern mit umliegenden Regionen soll mittels GIS Daten ermittelt werden (Abb. 8). Weitere Phasen beziehen sich auf experimentelle Untersuchungen von Lebensstrategien, wie Fekundität und Wachstum, unterschiedlicher Vorteil der Thermoregulation, sowie Vergleiche zu anderen regionalen Populationen mit potenziellen Concolor-Anteilen. Dieses Projekt wird unser Verständnis über die Lebensweise von alpinen Vipern (Migration), deren natürlicher Selektion, und wertvolles Wissen zum Schutz einmaliger Populationen bedeutend vergrößern.



**Abb. 8.: Die mehrheitlich alpine Graslandschaft der Concolor Aspispipern.**



**Aspispiper**

Ordnung:	Schuppenkriechtiere (Squamata)
Unterordnung:	Schlangen (Serpentes)
Familie:	Vipern (Viperidae)
Unterfamilie:	Echte Vipern (Viperinae)
Gattung:	Echte Ottern (Vipera)
Art:	Aspispiper ( <i>Vipera aspis</i> )