

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 42	H. 3-4	S. 261—269	Bonn, November 1991
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Zur genetischen und morphologischen Variabilität der Gattung *Apodemus* (Muridae) im Westen der Iberischen Halbinsel

Cristina Fernandes, Horst Engels, Augusto Abade & Maurício Coutinho

Abstract. Specimens from different populations of the murid genus *Apodemus* from the northwestern part of the Iberian Peninsula were investigated enzymatically and morphologically with respect to species composition and variability. The presence of *Apodemus flavicollis* in the Serra de Ancares was verified enzymatically and with the aid of exterior morphological characters, but morphological separation in skull and tooth measurements was incomplete. Possibilities of introgression between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* are discussed.

Key words. *Apodemus*, genetic variability, morphology, introgression.

Einführung

Mit Lebend- und Klappfallen gefangene Kleinsäuger der Gattung *Apodemus* von der westlichen Iberischen Halbinsel wurden von uns mit Hilfe morphologischer und biochemischer Methoden auf ihre Artenzusammensetzung hin untersucht. Da uns die erhaltenen Resultate bezüglich der enzymatischen und morphologischen Variabilität von *Apodemus sylvaticus* aufschlußreich erscheinen und die in den Aufsammlungen enthaltenen *Apodemus flavicollis* wegen ihrer auf der Iberischen Halbinsel begrenzten Verbreitung (Pyrenäen und Kantabrische Gebirgskette) und ihrer relativen Seltenheit wertvoll sind, möchten wir sie hier mitteilen.

Material und Methoden

Die *Apodemus*-Exemplare stammten von folgenden Fundorten (Abb. 1): (1) Tres Bispos (Serra de Ancares, 1500 m NN), *A. sylvaticus* (N = 23); (2) Villa Piestra (Serra de Ancares, 900 m NN), *A. sylvaticus* (N = 14) + *A. flavicollis* (N = 2); (3) Fondo da Costa (Serra de Ancares, 700 m NN), *A. sylvaticus* (N = 42) + *A. flavicollis* (N = 1); (4) Serra de Nogueira (Bragança), *A. sylvaticus* (N = 23); (5) Castro Laboreiro, *A. sylvaticus* (N = 25) + Soajo (Gerês), *A. sylvaticus* (N = 19); (6) Conímbriga (Coimbra), *A. sylvaticus* (N = 17); (7) Porto Covo (Sines), *A. sylvaticus* (N = 11). Die beiden Fundorte Villa Piestra und Fondo de Costa, die *Apodemus flavicollis* aufwiesen, befanden sich auf einer Höhenstufe zwischen 700 m NN und 900 m NN, mit Bestand an *Castanea sativa*.

Untersuchte Enzyme

Mit Hilfe von 2-Phasen-Acrylamidgelen wurden Gewebeproben von Leber, Niere und Herz der lebend oder in Klappfallen gefangenen *Apodemus* auf Indophenol-Oxidase (IPO), nicht-spezifische Esterasen (EST) und Albumine (ALB) hin untersucht. Puffer und Färbungen wurden nach Engel et al. (1973) und Gemmeke (1980) gewählt.

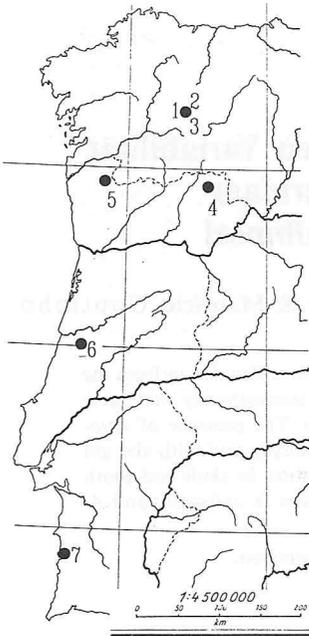


Abb. 1: Fundorte der *Apodemus*-Exemplare. 1 — Tres Bispos (Serra de Ancares); 2 — Villa Piestra (Serra de Ancares); 3 — Fondo da Costa (Serra de Ancares); 4 — Serra da Nogueira (Bragança); 5 — Castro Laboreiro und Soajo (Gerês); 6 — Conimbriga (Coimbra); 7 — Porto Covo (Sines).

Morphologische Untersuchung

Die *Apodemus* wurden in 15 Schädelmaßen und 4 Körpermaßen untersucht. Folgende Maße wurden aufgenommen: Condylabasallänge (CCB); Diastemalänge (DIA); Länge der Foramina incisivi (FORI); Länge der oberen Molarenreihe, an den Kronen gemessen (CM^S); Länge der unteren Molarenreihe, an den Kronen gemessen (CM^I); Nasallänge (NAS); Palatallänge (CP); Mandibellänge 1, vom vorderen Rand des Dentale bis Apex des Proc. angularis (MD1); Mandibellänge 2, vom vorderen Rand des Dentale bis Apex des Proc. articularis (MD2); Länge des ersten oberen Molars, an der Krone gemessen (CM^U); Länge des ersten unteren Molars, an der Krone gemessen (CM^U); Interorbitalbreite (LIO); rostro-caudaler Durchmesser des ersten oberen Incisiven (LI^U); Palatalbreite (LP); Rostralbreite, in der Höhe des Foramen lacrimale (LR); Kopf-Rumpflänge (CC); Schwanzlänge (CR); Hinterfußlänge (CPP); Ohrlänge (CO).

Aus der Schwanzlänge (CR) und der Kopf-Rumpflänge (CC) wurde die relative Schwanzlänge (CR/CC) berechnet.

Die zweiten und dritten oberen Molaren einiger *Apodemus*-Exemplare wurden mit Hilfe von Bezier-Polynomfunktionen (Engels 1986, 1990) auf ihre geometrische Ähnlichkeit hin überprüft. Die ermittelten Bezier-Koeffizienten dienten zur Erstellung eine Ähnlichkeitsdiagrammes, das mit Hilfe einer UPGMA-Clusteranalyse (Rohlf 1990) gewonnen wurde.

Außerdem wurden Geschlecht, Gewicht, Hodenlänge, Laktationszustand, Form des Kehlflecks, Durchmesser der Schwanzwurzel sowie der Abnutzungsgrad der Molaren (modifiziert nach Saint-Girons 1973) registriert und die Exemplare nach dem Abnutzungsgrad der oberen Molaren folgenden Altersklassen (AG) zugeordnet:

- (1) Jungtiere, Zähne nicht abgenutzt;
- (2) Jungtiere, leichte Abnutzung am Molar 3;
- (3) Subadulte, Abnutzung an Molaren 3 und 2;
- (4) Adulte, mäßige Abnutzung an Molaren 3, 2 und 1;
- (5) Adulte, Abnutzung bis auf Wurzeln an Molaren 3, 2 und 1.

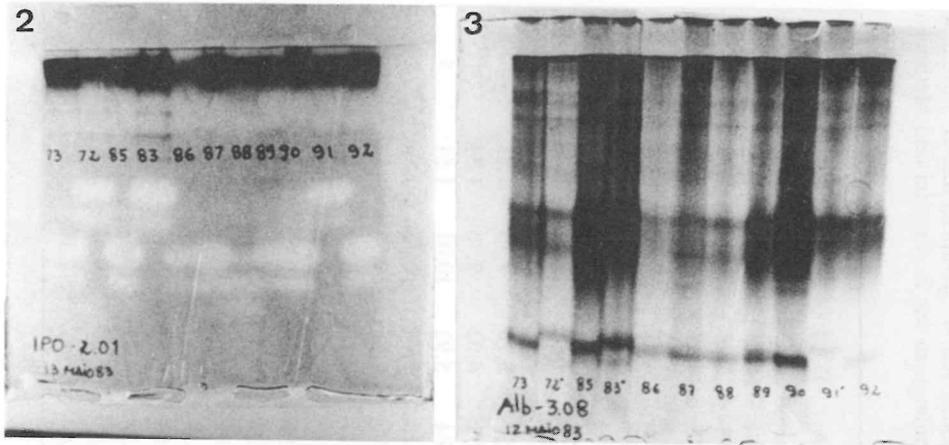


Abb. 2: Enzymogramme der Indophenoloxidase (IPO) von *Apodemus sylvaticus* (73, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92) und *Apodemus flavicollis* (72, 83, 91).

Abb. 3: Proteinogramme mit Albumin von *Apodemus sylvaticus* (73, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 92) und *Apodemus flavicollis* (72, 83, 91).

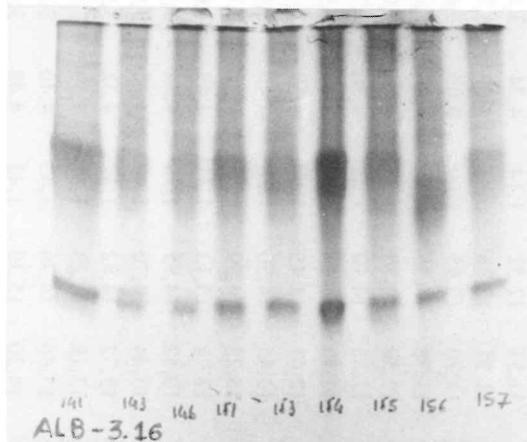


Abb. 4: Proteinogramme von *Apodemus sylvaticus* mit Auftreten von Prae- und Postalbumin bei den Exemplaren 141 und 143.

Ergebnisse

Das Vorhandensein von *Apodemus flavicollis* in den Stichproben von Villa Piestra und Fondo da Costa in der Serra de Ancares ist schon an äußerlichen Merkmalen der Tiere erkennbar: So besitzt eine der drei in den Stichproben enthaltenen Gelbhalsmäuse (ein ♂) ein durchgehendes gelbes Halsband und eine gut von der braunen Rücken- und Seitenfärbung abgesetzte, weißlich erscheinende Bauchfärbung des Fells, sowie eine deutlich verdickte Schwanzwurzel ($\varnothing = 3,8$ mm). Im Vergleich zu den

Tabelle 1: Einzel- und Mittelwerte in den Körper- und Schädelmaßen verschiedener Populationen von *A. sylvaticus* und *A. flavicollis* (mit * gekennzeichnet) aus Nordspanien und Portugal. Abkürzungen und Numerierung der Populationen wie in Material und Methoden und Abb. 1.

Fundort	Altersklasse	CCB	CM ^S	MDI	MD2	LI ¹	LIO	CM ₁	LR	DIA	FORI	NAS	CM ₁	N
3	2	21,70	3,48	11,52	12,70	1,02	4,25	3,64	2,94	6,10	5,27	8,23	1,71	1
4	2	20,42	3,34	11,51	12,51	1,14	4,24	3,46	3,02	6,03	5,28	8,52	1,75	4
6	2	19,30	3,29	11,35	12,38	0,94	4,08	3,78	3,01	5,70	4,97	8,00	1,86	2
2+3*	2	20,15	3,46	11,70	12,95	1,09	4,05	3,60	3,21	6,06	4,94	8,61	1,71	1
1	3	21,85	3,46	11,75	13,35	1,14	4,20	3,60	2,96	6,67	5,23	8,97	1,74	1
2	3	23,65	3,85	13,50	14,70	1,38	4,36	4,00	3,07	6,79	5,82	10,30	1,91	1
3	3	22,83	3,55	12,88	14,10	1,25	4,36	3,79	3,14	7,11	5,80	9,87	1,83	12
4	3	23,46	3,72	13,48	14,53	1,13	4,31	3,93	3,19	6,57	6,12	10,16	1,90	5-6
5	3	21,31	3,49	12,41	13,45	1,28	4,38	3,75	3,26	6,91	5,78	9,10	1,82	10-13
6	3	23,20	3,70	13,45	14,50	1,27	4,49	3,85	3,21	6,84	6,02	9,70	1,81	1
7	3	23,23	3,63	13,28	14,30	1,31	4,31	3,81	3,21	6,84	5,92	10,01	1,81	5
2+3*	3	23,68	3,80	13,78	15,13	1,31	4,49	4,00	4,02	7,15	5,78	10,18	1,91	2
2	4	24,10	3,70	13,52	14,95	1,38	4,44	3,82	3,24	7,09	6,08	10,54	1,82	1-2
3	4	23,50	3,70	13,44	14,70	1,40	4,30	3,90	3,19	7,11	6,12	10,26	1,87	10-11
4	4	23,77	3,77	13,72	14,82	1,37	4,32	3,95	3,25	7,17	6,11	10,30	1,88	9-10
5	4	23,21	3,71	13,18	14,28	1,31	4,39	3,86	3,32	6,99	6,14	10,22	1,81	7
6	4	24,20	3,76	13,66	14,76	1,43	4,40	3,91	3,28	7,21	6,34	10,52	1,91	4
7	4	24,84	3,76	14,30	15,39	1,43	4,48	3,98	3,30	7,48	6,46	10,88	1,86	4
1	5	23,45	3,75	13,34	14,50	1,38	4,38	3,86	3,10	7,18	5,94	10,48	1,82	4
3	5	23,20	3,60	13,20	14,05	1,38	4,15	3,70	3,11	7,03	5,82	9,82	1,78	1
5	5	23,80	3,84	13,53	14,59	1,36	4,30	3,93	3,19	7,38	6,32	10,62	1,82	11
6	5	24,01	3,90	13,84	14,84	1,46	4,33	4,02	3,22	7,31	6,20	10,62	1,87	10
7	5	25,42	4,03	14,60	15,55	1,43	4,30	4,05	3,28	6,42	6,42	11,16	1,82	2

sympatrischen *Apodemus sylvaticus* waren die Seiten besser abgesetzt und die Bauchfärbung weißer. Auch die Rückenfärbung erschien bei diesem Tier in einem satteren Braun als bei den *Apodemus sylvaticus*. Dagegen wurden die beiden restlichen Gelbhalsmäuse (ein Jungtier und ein ♀) erst auf Grund der Enzymuntersuchungen als solche identifiziert und ein Unterschied in der Fellfarbe nicht entdeckt.

Die *Apodemus flavicollis* aus der Serra de Ancares unterscheiden sich wie in Mitteleuropa in den Enzymen Indophenoloxidase (IPO) (Abb. 2), den unspezifischen Esterasen und den Albuminen von *Apodemus sylvaticus*.

Bemerkenswert ist das Auftreten von zwei Albuminbanden bei zwei *Apodemus sylvaticus* aus der Serra do Gerês (Abb. 4), die jedoch nicht notwendig als Hybridbanden einzustufen sind, da Postalbumine auch bei Waldmäusen aus Mitteleuropa und Porto Covo beobachtet wurden (Gemmeke 1980).

Die Anwesenheit von *Apodemus flavicollis* in den Stichproben der Serra de Ancares läßt sich anhand schädelmorphologischer Kriterien erst nach Aufteilung der Tiere in verschiedene Altersstufen (anhand der Kriterien nach Saint-Girons (1973)) zeigen (Tab. 1). Als beste Trenngröße erweist sich die Rostralbreite (LR), was den Befunden von Niethammer (1969) insofern entspricht, als dieser eine gute Trennbarkeit der beiden Arten in Mitteleuropa in der „Breite der oberen Incisiven“ nachgewiesen hat. Offensichtlich ist das Rostrum bei *Apodemus flavicollis* robuster als bei *Apodemus sylvaticus* angelegt. *Apodemus flavicollis* liegt bei vergleichbarem Alter (Stufen 2 und 3) in den Mittelwerten der Rostralbreite deutlich höher als *A. sylvaticus* (Tab. 1). Ein Vergleich der Einzelwerte zeigt jedoch auch hier, daß die Trennbarkeit nicht absolut ist (Abb. 5).

Auch die Gruppierung von Polynomkoeffizienten, die aus Kurvenanpassungen an die Kronenmuster der oberen Molaren 2 und 3 einiger ausgewählter *Apodemus*-Exemplare gewonnen wurden, erlaubte keine vollständige morphologische Trennung der beiden Arten (Abb. 6).

Abbildung 7, welche die überlagerten Durchschnittsformen der Kaumuster von

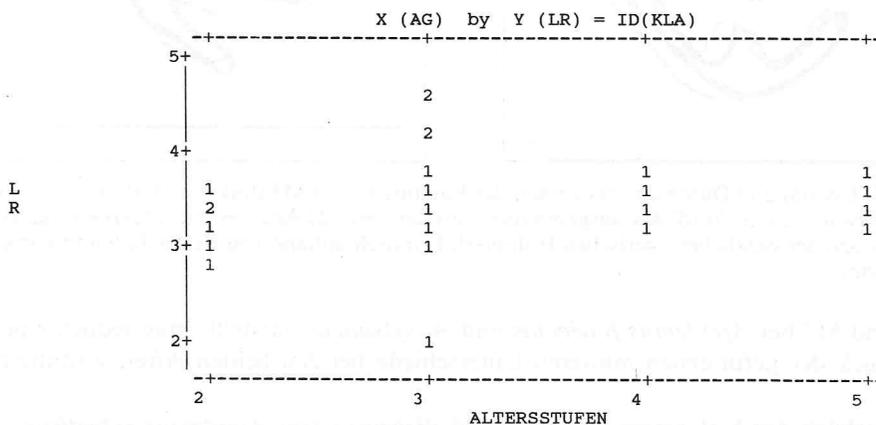


Abb. 5: Verteilung der *Apodemus sylvaticus* (1) und *Apodemus flavicollis* (2) bezgl. der Rostralbreite (LR) (Ordinate) und einer Alterseinteilung in 5 Stufen (Abszisse).

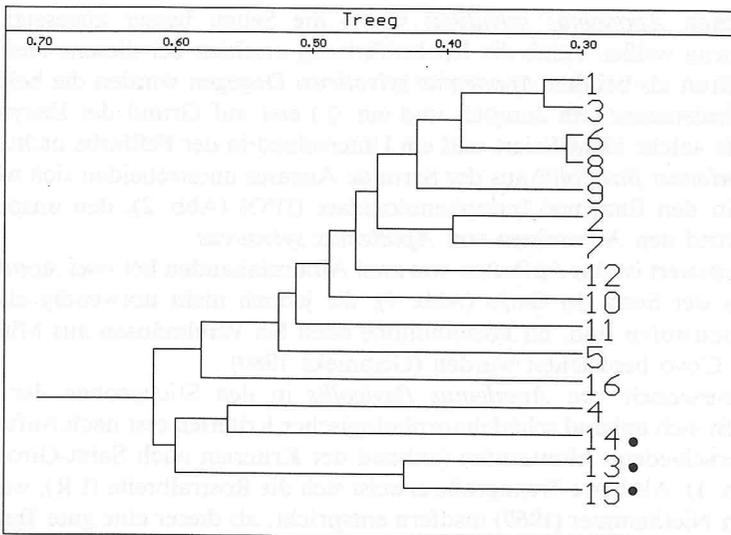


Abb. 6: Gruppierung von 16 *Apodemus*-Exemplaren anhand ihrer Kronenmuster von M^2 und M^3 mit Hilfe einer UPGMA-Cluster-Analyse. Für die Clusteranalyse wurden 144 Variable (Polynomkoeffizienten) verwendet. Mit (*) sind die *Apodemus flavicollis* gekennzeichnet.

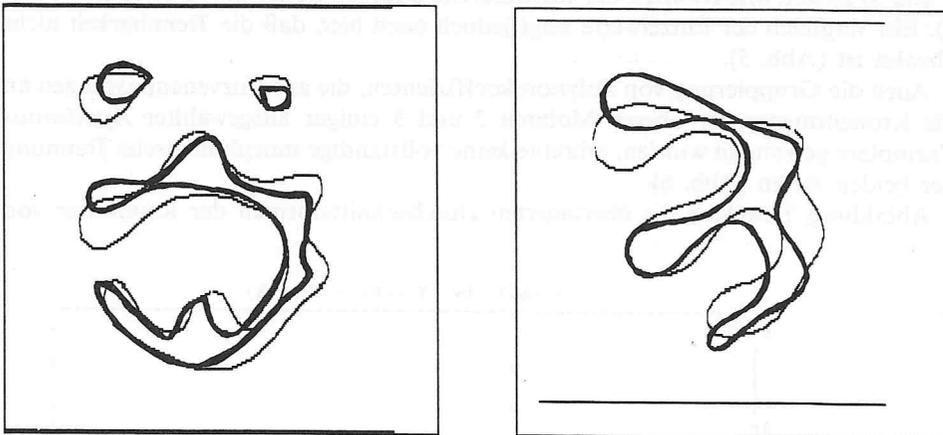


Abb. 7: Überlagerte Durchschnittsformen der Kaumuster von M^2 (links) und M^3 (rechts) von 3 *Apodemus flavicollis* (dicker ausgezeichnet) aus der Serra de Ancares und 13 *Apodemus sylvaticus* von der westlichen Iberischen Halbinsel. Ermittelt anhand von Bezier-Polynomkurven 7. Grades.

M^2 und M^3 bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus* darstellt, mag jedoch einen Eindruck der gefundenen mittleren Unterschiede bei den beiden Arten vermitteln.

Vergleich der Unterarten *callipides* und *dichrurus* von *Apodemus sylvaticus*

Im Untersuchungsgebiet existieren zwei Unterarten von *Apodemus sylvaticus*: die im Nordwesten der Iberischen Halbinsel bis Sintra (Portugal) reichende ssp. *callipides*

und die in Zentralspanien, Südportugal und Südspanien bis zum östlichen Pyrenäenrand verbreitete ssp. *dichrurus*. Für die Unterart *callipides* wird in der Diagnose angegeben, daß sie in den Körpermaßen kleiner sei als *dichrurus*. Die Bauchseite von *callipides* ist als reinweiß beschrieben, der Schwanz soll deutlich zweifarbig abgesetzt sein. Für *dichrurus* ist eine weniger reinweiße Bauchseite und häufige Reduktion des gelben Halsflecks beschrieben (Madureira & Ramalhinho 1981). Diese Autoren bestätigen einen geringen Unterschied in der Größe der Unterarten, stellen jedoch die Gültigkeit der Subspeziesunterscheidung in Frage, da die angegebenen Farbunterschiede bei den beiden Unterarten nicht durchgehend beobachtbar seien. Bei den hier untersuchten Populationen läßt sich bestätigen, daß in den Populationen von der Serra de Ancares bis Porto Covo ein signifikanter Unterschied in den Mittelwerten einiger Schädelmaße besteht, wobei von Norden nach Süden eine Größenzunahme festzustellen ist. Die Population aus Conimbriga entspricht dabei in den meisten Maßen bereits der Population von Porto Covo. Die angegebenen Farbunterschiede können leider nicht überprüft werden, da das Balgmateriale nicht erhalten geblieben ist.

Bei den logarithmierten Werten der folgenden Meßstrecken: CCB, FORI, CP, CM¹, MAND¹, NASL, CPP, CM¹, MAND², CPP, CR/CC konnte für die ersten 6 Meßstrecken CCB bis NASL eine leicht ansteigende Tendenz ($b = 0,01$) von Norden nach Süden auf dem 1–10 % Fehlerniveau für die linearen Regressionen gegen die Lokalitäten festgestellt werden (Abb. 8 zeigt zum Beispiel die Tendenz bei der Condylolobasallänge CCB). Bei den übrigen genannten Meßstrecken war jedoch trotz teilweise signifikanter Unterschiede in den Mittelwerten keine signifikante Tendenz zu beobachten (am Beispiel von Abb. 9, der relativen Schwanzlänge bei *Apodemus sylvaticus*, gezeigt).

Diskussion

Die Ergebnisse zeigen, daß *Apodemus flavicollis* auf der Iberischen Halbinsel von *Apodemus sylvaticus* enzymatisch und aufgrund äußerer Kriterien wie Fellzeichnung

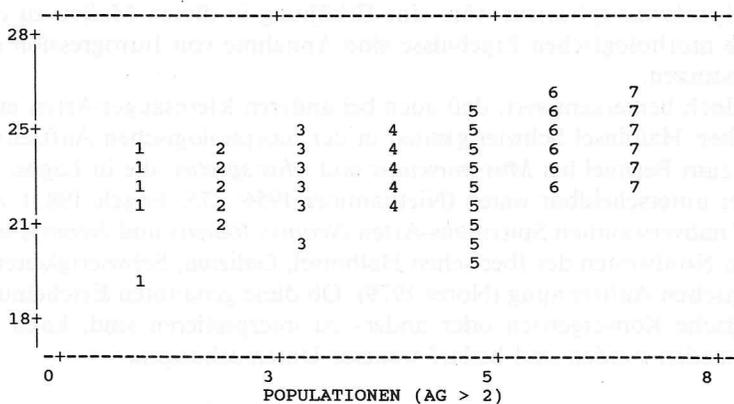


Abb. 8: Verteilung der Condylolobasallängen (CCB) von *Apodemus sylvaticus* in den untersuchten Populationen.

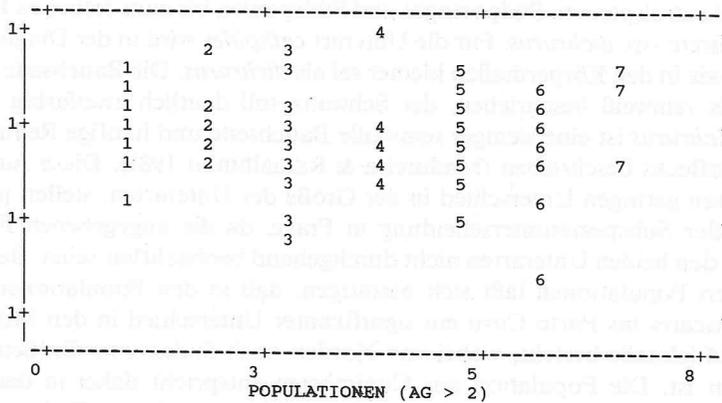


Abb. 9: Verteilung der relativen Schwanzlängen (CR/CC) bei den untersuchten *Apodemus sylvaticus*. Abszisse: Populationen 1–7.

unterschieden werden kann, daß jedoch eine Aufteilung der beiden Arten anhand morphologischer Kriterien, auch nach Einstufung in verschiedene Altersgruppen, nur unvollkommen gelang. Die erschwerte Trennarbeit von *Apodemus sylvaticus* und *Apodemus flavicollis* in Randgebieten ihrer Verbreitung bestätigt sich also auch hier im Nordwesten der Iberischen Halbinsel. Sie hat immer wieder zu Spekulation über den Artstatus der beiden Taxa geführt (Amtmann 1965, Witte 1965) und zu Untersuchungen über mögliche Introgression Anlaß gegeben (Niethammer 1969). Die Resultate der enzymatischen Untersuchungen bekräftigen die Annahme einer regelmäßigen Hybridisierung zwischen den beiden Taxa jedoch nicht.

Bei *Apodemus sylvaticus* aus der Serra de Ancares ist keine signifikante Erhöhung der Rostralbreite (LR) zu beobachten. Auch das Schwanz- zu Kopfrumpflängeverhältnis (CR/CC) der *Apodemus sylvaticus* aus der Serra de Ancares (Abb. 9) ist nicht erhöht. Im Fall einer Introgression von Genen von *Apodemus flavicollis* in den Genpool von *Apodemus sylvaticus* wäre eine Erhöhung in diesen Maßen zu erwarten, weshalb die morphologischen Ergebnisse eine Annahme von Introgression ebenfalls nicht unterstützen.

Es ist jedoch bemerkenswert, daß auch bei anderen Kleinsäuger-Arten im Westen der Iberischen Halbinsel Schwierigkeiten in der morphologischen Auftrennung bestehen. So zum Beispiel bei *Mus musculus* und *Mus spretus*, die in Lagos, Algarve, nicht immer unterscheidbar waren (Niethammer 1956: 275, Engels 1983). Auch bei den beiden nahverwandten Spitzmaus-Arten *Neomys fodiens* und *Neomys anomalus* bestehen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel, Galizien, Schwierigkeiten bei der morphologischen Auftrennung (Nores 1979). Ob diese genannten Erscheinungen als morphologische Konvergenzen oder anders zu interpretieren sind, kann zur Zeit nicht entschieden werden und bedarf weiterer Untersuchungen.

Zusammenfassung

Die Gattung *Apodemus* wurde anhand enzymatischer und morphologischer Untersuchungen im Nordwesten der Iberischen Halbinsel auf ihre Artenzusammensetzung hin überprüft. Die

Ergebnisse zeigen, daß *Apodemus flavicollis* im untersuchten Gebiet außer durch äußere Kennzeichen auch enzymatisch von *Apodemus sylvaticus* unterscheidbar ist. Eine vollständige schädel- und zahnmorphologische Trennung der beiden Arten war nicht möglich. Introgression ist nach den vorliegenden Ergebnissen jedoch unwahrscheinlich. Das Vorkommen von *Apodemus flavicollis* in der Serra de Ancares kann als Reliktvorkommen gedeutet werden, und der Nachweis für die Serra de Ancares ist damit nicht nur anhand morphologischer Merkmale (Santiago & Castroviejo 1971), sondern auch anhand von Enzymmerkmalen erbracht. *Apodemus flavicollis* konnte im Untersuchungsgebiet nur in einer Region (Serra de Ancares) nachgewiesen werden.

Literatur

- Amtmann, E. (1985): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 3: 103–156.
- Engel, W., W. Vogel, I. Voiculescu, H.-H. Ropers, M. T. Enzes & K. Bender (1973): Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis*, possibly responsible for the failure to interbreed. — Comp. Biochem. Physiol. 44B: 1165–1173.
- Engels, H. (1983): Elektrophoretische Untersuchungen an Hausmäusen (*Mus musculus brevirostris* Waterhouse, 1837 und *Mus spretus* Lataste, 1883) aus Süd- und Mittelportugal zur Überprüfung vermuteter Hybridisierung. — Ciênc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal) 5: 97–104.
- Engels, H. (1986): A Least Squares Method for Estimation of Bezier Curves and Surfaces and its Applicability to Multivariate Analysis. — Math. Biosc. 79 (2): 155–170.
- Engels, H. (1990): Bezier Curve Fitting Software. Program package for curve- and surface-approximation with Bezier polynomials. — Departamento de Biologia, Universidade de Aveiro. 3800 Aveiro, Portugal.
- Gemmeke, (1980): Proteinverhalten und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 348–365.
- Madureira, M. L. & M. G. Ramalhinho (1981): Notas sobre a distribuição, diagnose e ecologia dos Insectivora e Rodentia Portugueses. — Archos. Mus. Bocage (série A) 1: 165–263.
- Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger (1953): Methods and principles of systematic zoology. — New York.
- Niethammer, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. — Bonn. zool. Beitr. 7: 249–295.
- Niethammer, J. (1969): Zur Frage der Introgression bei den Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* (Mammalia, Rodentia). — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 7: 77–127.
- Nores, C. (1979): Nuevas aportaciones al conocimiento de la subfamilia Soricinae (Mammalia, Insectivora) en los distritos Cantabrico y Lusitano. — Diplomarbeit. Departamento de Zoologia de la Facultad de Ciencias, Universidad de Oviedo.
- Rohlf, F. J. (1990): NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Vers. 1.50. — Setauket, New Exeter Publishing Lts.
- Saint Girons, M.-C. (1973): L'age des micromammifères dans le regime de deux rapaces nocturnes, *Tyto alba* et *Asio otus*. — Mammalia 37: 439–456.
- Santiago, J. & J. Castroviejo (1971): Notas preliminares sobre la disribucion de algunos micromamiferos en el norte de España. — Säugetierk. Mitt. 19: 217–222.
- Witte, G. (1964): Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*. Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte-Gargano (Süditalien). — Bonn. zool. Beitr. 13: 138–208

Horst Engels, Cristina Fernandes, Maurício Coutinho, Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro, Universidade de Aveiro, 3800 Aveiro, Portugal. — Augusto Abade, Departamento de Antropologia da Universidade de Coimbra, Universidade de Coimbra, 3000 Coimbra, Portugal.