

QL
1
B716
NH

ZUR GENITALMORPHOLOGIE DER SAURIA:
FUNKTIONELLE UND
STAMMESGESCHICHTLICHE ASPEKTE



von
WOLFGANG BÖHME

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 27
1988

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten sind an die Schriftleitung zu richten; Bestellungen und Tauschangebote bitte an die Bibliothek des Instituts.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication should be addressed to the editor. Purchase orders and requests for exchange please address to the library of the institute.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série doit être adressée à l'éditeur. Commandes et demandes pour échanges adresser à bibliothèque de l'institut, s. v. p.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 27, 1988

Preis: 33,— DM

Schriftleitung/Editor:

G. Rheinwald

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

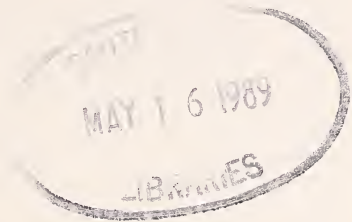
Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn 1, Germany

Druck: Buch- und Offsetdruckerei E. Seidl GmbH, 5300 Bonn 3

ISBN 3-925382-27-5

ISSN 0302-671X

ZUR GENITALMORPHOLOGIE DER SAURIA:
FUNKTIONELLE UND
STAMMESGESCHICHTLICHE ASPEKTE



von
WOLFGANG BÖHME

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 27
1988

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

CIP-Titelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Böhme, Wolfgang:

Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle u. stammesgeschichtl. Aspekte /
Wolfgang Böhme. Hrsg.: Zoolog. Forschungsinst. u. Museum Alexander Koenig,
Bonn. — Bonn: Zoolog. Forschungsinst. u. Museum Alexander Koenig, 1988
(Bonner zoologische Monographien; Nr. 17)
Zugl.: Bonn, Univ., Habil.-Schr., 1988
ISBN 3-925382-27-5

NE: GT

HABILITATIONSSCHRIFT AN DER MATHEMATISCH-
NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT DER
RHEINISCHEN FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BONN

INHALT

	Seite
Einleitung	5
Historischer Überblick	5
Zielsetzung und Arbeitshypothesen	6
Material	7
Methoden	8
Danksagung	9
Allgemeiner Teil	10
Merkmalsvariation	10
Individuelle Variation	11
Saisonale Variation	11
Ontogenetische Variation	13
Ökologische und Geographische Variation	14
Funktionelle Aspekte	15
Reizfunktion	15
Haltefunktion	16
Schlüssel-Schloß-Prinzip	19
Signalfunktion	20
Allgemeine Schlußfolgerungen	22
Merkmalsbewertung	22
Transformationsproblem	23
Spezieller Teil	27
Terminologisches und Vorgehensweise	27
Abhandlung der Familien	28
Iguanidae	29
Agamidae	48
Chamaeleonidae	64
Gekkonidae	66
Pygopodidae	72
Xantusiidae	74
Teiidae	76
Lacertidae	89
Cordylidae	92
Scincidae	97
Dibamidae	104
Xenosauridae	104
Anguidae	107
Anniellidae	112
Helodermatidae	113
Varanidae	113
Lanthanotidae	145

Spezielle Schlußfolgerungen	146
Diagnostische Aspekte	146
Zoogeographische Aspekte	147
Paläontologische Aspekte	150
Phylogenetische Aspekte	152
Zusammenfassung	155
Summary	159
Literatur	162

EINLEITUNG

Historischer Überblick

Vergleichende genitalmorphologische Untersuchungen spielen in der Systematik und Klassifikation vieler Tiergruppen eine überragende Rolle, vor allem im Bereich der Wirbellosen. Häufig genug ist besonders bei Spinnentieren und Insekten eine sichere Determination nicht ohne vorherige Präparation der — zumeist männlichen — Genitalorgane möglich. Ich verweise hier auf die Studie von Kraus (1968) als noch heute gültige Übersichtsarbeit; für Gruppenbearbeitungen aus dem entomologischen Bereich können die Untersuchungen von Dirsh (1973) und Willmann (1981) über Orthopteren respektive Mecopteren als beispielhaft gelten. Eine Fülle weiterer Literatur findet sich bei Eberhard (1985).

Bei Wirbeltieren ist die Untersuchung entsprechender Genitalstrukturen naturgemäß auf solche Gruppen beschränkt, die im männlichen Geschlecht über intromittente Organe verfügen. Dies sind — sieht man von den zu Gonopoden umgestalteten Afterflossen mancher cyprinider Fische (Kosswig 1959, Villwock 1966) und der Kloakenevagination des „Schwanzfrosches“ (*Ascaphus truei*): Noble (1931), van Dijk (1955), Duellmann & Trueb (1986) einmal ab — zunächst die Blindwühlen (Gymnophiona) unter den Amphibien, deren Männchen unpaare, evertible Begattungsorgane haben (Noble 1931, Tonutti 1931, 1934, Wake 1972, Duellmann & Trueb 1986). Im Bereich der paraphyletischen „Klasse“ der Reptilien sind als nächste die Schildkröten (Testudines) zu nennen (Gerecke 1932, Zug 1966), dann die Krokodile (Crocodylia) mit ihrer engverwandten Schwestergruppe der Vögel (Aves), von denen hier vor allem die Ratiten und Anseriformes relevant sind (Müller 1838, Grimpe 1930, Liebe 1914, King & McLelland 1981). Schließlich sind die Säugetiere (Mammalia) anzuführen, die ebenfalls einen dem der vorigen Gruppen homologen unpaaren Penis besitzen, dessen Ausformungen einschließlich der bei manchen Ordnungen auftretenden Stützknochen (Bacula) vielfache taxonomische Verwendbarkeit fanden (z.B. Ognev 1959, Lidicker 1968, Burt 1960 u.a.). Erwähnenswert ist, daß die Kloakentiere (Monotremata) durch ihren in der Kloake verborgenen Penis eine markante genitalmorphologische Sonderstellung innerhalb der mitunter als paraphyletisch angesehenen Säugetiere besitzen (Ognev l.c.).

Die Lepidosaurier, als letzte aus den Stammreptilien hervorgegangene und noch heute existente Gruppe besitzen im männlichen Geschlecht kein intromittentes, unpaares Organ, was auch auf die meisten modernen Vögel (ohne Ratiten und Anseriformes) zutrifft. In dieser Situation verharret — gemeinsam mit den genannten Vögeln — die als letzte überlebende Art der Schnabelköpfe (Rhynchocephalia) angesehene Brückenechse (*Sphenodon punctatus*), während die Männchen ihrer Schwestergruppe, der Schuppenkriechtiere (Squamata), paarige Bildungen in der Schwanzwurzel aufweisen, die als **Hemipenes** bezeichnet werden.

Wohl als erster erwähnte sie der holländische Naturforscher Swammerdam (1752) in seinen „Biblia Naturae“, der sie an Schlangen beobachtet hatte. Von Müller (1838) wurde dann die für Echsen und Schlangen charakteristische „Duplicität der Ruthe“ nicht nur gründlich beschrieben, sondern auch mit den Penes von ratiten und anseriformen Vögeln, von Schildkröten, Krokodilen und Säugetieren verglichen. Sogar erste Hinweise zur Variabilität von

Oberflächenstrukturen bei Schlangen finden sich bereits bei Müller (l.c.): mit Stacheln bewaffnet bei *Crotalus*, glatt bei *Python*. Auf diese frühe Beobachtung wird weiter unten noch zurückzukommen sein.

In späteren Arbeiten studierten vor allem Leydig (1857, 1872), Gadow (1887), Unterhössl (1902), Wöpke (1930), Beuchelt (1936), Furieri (1962, 1964) und Majupuria (1969) den anatomischen Bau des Squamaten-Hemipenis gründlich und widmeten sich auch funktionell-anatomischen Fragen wie dem Ausstülpungsmodus. Summierend läßt sich festhalten, daß die Hemipenes als paarige Ausstülpungen der Kloakenwand zunächst muskulär hervorstülpt und dann durch Lymph- (Leydig 1857) und Blutzufuhr (Wöpke 1930) zu voller Entfaltung und maximaler Turgidität gebracht werden (vgl. auch Murphy & Baker 1980 sowie Arnold 1986). Die zitierten Arbeiten zu Anatomie und Funktion beschränkten sich üblicherweise auf die Untersuchung einer oder nur weniger Arten. Die außerordentlich große Vielfalt genitalmorphologischer Ausformungen bei den Squamata fand in nennenswertem Umfange zunächst nur bei den Schlangen Beachtung, begründet durch die berühmte Studie zu diesem Thema von Cope (1895). In größeren zeitlichen Abständen trugen dann z.B. Dunn (1928), Pope (1935), Bogert (1940), Smith (1943), Dowling & Savage (1960), Dornier (1963), Rossman & Eberle (1977), Branch (1981) u.a. wesentliche Erkenntnisse zur Systematik der Schlangen aufgrund von Hemipenis-Strukturen bei.

Die Resonanz auf die entsprechende Pionierstudie von Cope (1896) über den Hemipenis der Sauria war erheblich geringer. Lediglich Camp (1923) sowie McCann (1949) untersuchten hier in größerem, aber dennoch den Schlangen in keiner Weise vergleichbarem Rahmen. Weitere Autoren, darunter auch der Verfasser, widmeten sich in neuerer Zeit diesem Merkmalsbereich für einzelne Echsenfamilien. Diese Arbeiten werden weiter unten im Speziellen Teil der vorliegenden Untersuchungen zitiert und besprochen.

Zielsetzung und Arbeitshypothesen

Erstes Ziel dieser Arbeit ist, mit der Untersuchung einer Merkmalsgruppe, die in der Systematik anderer Tiergruppen eine hervorragende Rolle spielt, der taxonomischen und phylogenetischen Erforschung der Echsen (Sauria) neue Impulse zu geben. Um dabei der Gefahr einer à-priori-Wertung der Merkmale zu entgehen, sollen

a) die Merkmalsvariation in ihren Bedingtheiten (individuell, saisonal, ontogenetisch, ökologisch, geographisch) diskutiert und

b) eine ausführliche, funktionelle Analyse (Reiz-, Halte-, Schlüssel-Schloß- und Signalfunktion) vorgenommen werden, beides auf der Grundlage von Literaturdaten und eigenen früheren und neuen, aktuellen Forschungen. Dabei soll die allgemeine Arbeitshypothese geprüft werden, ob die Genitalmerkmale innerartlich konstant sind und als ökologisch (= selektionswertig) neutral angesehen werden können.

Zweitens soll anhand der hier vorgelegten Originaldaten geprüft werden, ob die Genitalmorphologie

a) zu zahlreichen Einzelproblemen und -hypothesen der Taxonomie und Systematik einzelner Sauria-Gruppen sinnvoll Stellung nehmen kann, und

b) als Test für Arbeitshypothesen diagnostischer, zoogeographischer, paläontologischer und phylogenetischer Bedeutung innerhalb und zwischen den verschiedenen Echsen Gruppen geeignet ist.

Drittens verfolgt die Arbeit das Ziel, durch eine möglichst vollständige Erfassung der Literatur zum Thema und durch die Darstellung allen erreichbaren Materials (auch wenn es im Zusammenhang noch nicht deutbar ist), einen Gesamtüberblick über den Stand der genital-morphologischen Forschung an Echsen zu geben und dadurch die zahlreichen notwendigen Folgeuntersuchungen zu erleichtern.

Material

Da ein Ausstülpfen und eine in situ-Präparation von Hemipenes bei bereits fixierten Individuen durch die Härtung des Gewebes, vor allem des großen Retraktormuskels, nicht mehr möglich ist (vgl. Klemmer 1957, Böhme 1971), war ich seit vielen Jahren bemüht, möglichst viele Präparationen an frischtot bzw. tiefgefroren einkommendem Material vorzunehmen. Die so in 15 Jahren akkumulierten Präparate rekrutierten sich aus eigenen Aufsammlungen, aus Ankäufen des Museums oder auch Schenkungen aus Reiseausbeuten, zu einem erheblichen Teil aber auch aus Beständen hilfsbereiter Terrarianer und Importeure. Die für diese Arbeit untersuchten Präparate sind im Speziellen Teil unter Angabe ihrer Inventar-nummer einzeln aufgeführt. Ergänzt wurde dies eigene und selbst präparierte Material des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig, ZFMK, Bonn, durch ausgeliehene Präparate anderer Museen und Sammlungen, wo — nach wie vor die Ausnahme! — auch bei Echsen die Hemipenes vor der Konservierung ausgestülpt worden waren. Dabei handelt es sich (in Klammern die Akronyme nach Leviton et al. 1980 und Rheinwald 1984) um:

- Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor (UMMZ),
- Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge/Mass. (MCZ),
- Chicago Natural History Museum (CNHM),
- Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden (MTKD),
- Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF),
- Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (MHNG),
- Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (MNCN),
- Museum of Natural History, Kansas University, Lawrence (KU),
- Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH),
- British Museum (Nat. Hist.), London (BM),
- Umtali Museum, Umtali (UM): heute in Bulawayo (NMZB-UM) sowie
- Australian Museum Sydney (AM).

Trotz des jahrelangen Bemühens um eine möglichst repräsentative Sammlung von Hemipenis-Präparaten gelang es nicht, alle Echsenfamilien in vergleichbarer Weise abzudecken.

Es ergaben sich einige Schwerpunkte, die dann weiter intensiviert wurden. Sie betreffen vor allem drei Familien, die sich aus folgenden Gründen für die Darstellung besonders gut eignen und ergänzen:

1. Leguane (Iguanidae). Diese auf beide Amerikas, auf Madagaskar sowie den Tonga- und Fidschi-Archipel beschränkte Familie wird heute an die Basis, d.h. den Anfang der systematischen Reihenfolge der Echtenfamilie gestellt (Dowling & Duellmann 1978). Sie weist eine außerordentlich große adaptive Radiation auf, vereint also generalisierte und hochspezialisierte Vertreter in besonders großer Vielfalt von Lebensformtypen, was sich durch die herkömmliche Klassifikation in einer großen Zahl verschiedener Gattungen niederschlug.

2. Chamäleons (Chamaeleonidae). Mit den Leguanen und den (ebenfalls akrodont bezahnten) Agamen die Infraordnung Iguania bildend, gehören sämtliche Arten demselben hochspezialisierten Lebensformtyp an. Er charakterisiert sich durch die blattartige Gestalt, die einzigartigen Greiffüße und die über körperlange Schleuderzunge. Wegen dieses einheitlichen Bauplans wurden sie von der typologischen Systematik traditionell in nur zwei bis drei Gattungen klassifiziert (vgl. Werner 1911, Mertens 1966). Nach ihrer Beutestrategie sind sie einheitlich als „sit-and-wait-predator“ gekennzeichnet.

3. Warane (Varanidae). Ebenfalls eine sehr einheitliche Familie, im Unterschied zu voriger aber von stark generalisierter Eidechsengestalt und beutestrategisch als „active forager“ charakterisiert. Hier wird sogar nur eine einzige Gattung anerkannt (Mertens 1963).

Neben diesen drei Hemipenis-Materialschwerpunkten werden aber auch Vertreter anderer Familien in die Untersuchung einbezogen, auch wenn die Interpretation der Befunde bei ihnen vorerst noch fragmentarischer bleiben muß.

Methoden

Die Präparationsmethode ist beim frischtot bzw. frisch aufgetaut vorliegenden Männchen einfach (vgl. Ortenburger 1929, Böhme 1971, Böhme & Klaver 1980). Der oben beschriebene zweiphasige Eversionsvorgang beim lebenden, aktiven Tier (erste Ausstülpung muskulär, dann Turgidität durch Blut und Lymphe) wird zunächst durch Fingerdruck auf die in der Schwanzwurzel ventral liegenden Hemipenistaschen in kranialer Richtung, sodann durch Injektion mit 96%-igem Alkohol in den Taschenhohlraum oder den unteren Schaftbereich des Organes selbst nachvollzogen. Bei kleineren Objekten bzw. kleinwüchsigen Arten genügt es, die Individuen mit derart ausgestülptem Hemipenis schnell unter Fixierungsflüssigkeit zu bringen, um ein Wiederauslaufen des injizierten Alkohols zu verhindern. Bei großwüchsigen Arten (Großleguane, Großwarane) wurde der ausgestülpte und zum maximalen Turgor aufgespritzte Hemipenis schnell an der Basis abgebunden, um den Rücklauf der Injektionsflüssigkeit zu bremsen. Sodann wurde das Organ unterhalb der Abbindung mit einer Schere abgetrennt und gesondert in einem beschrifteten Alkoholfläschchen verwahrt.

Anstatt mit Alkohol kann auch mit heißem Wachs injiziert werden, wie dies für einige aus amerikanischen Sammlungen entlehene Hemipenes zutrifft. Der Vorteil liegt in einer größeren Festigkeit und Formkonstanz des Organes, während jedoch der Verlust jeglicher Transparenz als Nachteil zu sehen ist.

Im Falle der Warane wurden zur Ermittlung und Dokumentation interner Stützkonstruktionen Aufhellungspräparate angefertigt, wobei nach üblichen Verfahren „clearing and staining“-Präparate angefertigt wurden: Das Gewebe frischpräparierter, aber auch evertiert al-

koholfixierter Organe wurde durch eine Alkohol-Glyzerin-Reihe aufgeheilt und mit Alizarin S angefärbt.

Um in bestimmten wichtigen Fällen das Fehlen bedeutsamer Arten als Frischpräparat auszugleichen, wurde gelegentlich versucht, auch die eingezogen in der Schwanzwurzel liegenden Hemipenes aufzupräparieren und eine Vorstellung über die dann zuinnerst liegenden Oberflächenstrukturen zu gewinnen. Hierfür wurde das eingezogen herauspräparierte Organ an der Ventralseite mit einem scharfen Skalpell median in Längsrichtung gespalten. Es war dann meist möglich, durch Aufklappen über die dorsale Querachse die Apikalstrukturen auch in ihrer ausgestülpten Lagebeziehung deutlich zu machen. Besonders bei Chamäleons erwies sich diese Behelfspräparation als nützlich (vgl. Böhme & Klaver 1980).

Zusätzlich wurden bei einigen Vertretern der Scincomorpha, deren Hemipenes mikroskopische Bestachelungen aufwiesen, Raster-Elektronen-Mikroskop-Aufnahmen angefertigt.

Danksagung

Mein erstes Dankwort gilt Herrn Prof. Dr. W.J. Kloft, Universität Bonn, für seine Ermutigung, diese Arbeit zusammenzustellen und sie unter seiner Betreuung und Fürsprache als Habilitationsschrift an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn einzureichen.

Danach habe ich all denen zu danken, die durch Beschaffung, Schenkung oder Ausleihe von Material die Erarbeitung der Resultate erst ermöglicht haben. Zuerst nenne ich als großzügige Schenker die Herren K. Gutsche, Aachen, und P. Hoch, Waldkirch, die aus Importen frisches bzw. eingefrorenes Material für diese Untersuchung überließen. Ebenso großzügig verfuhr die Herren Prof. Dr. H.-G. Horn, Sprockhövel, R. Hagmann, Düsseldorf, F.W. Henkel, Bergkamen, R. Leptien, Alveslohe und H. Meier, Hamburg, die mir aus ihren vielseitigen privaten Terrarienhaltungen mehrfach frisch eingegangene Männchen zur Präparation zur Verfügung stellten. Herr J. Unger Peters, Filadelfia, nahm für mich an im Chaco Paraguays gesammelten Echsen- und Schlangen-Männchen gleich selbst die Ausstülpungspräparation vor. Ebenso vorbehandeltes Material verdanke ich Herrn Prof. A. Alcala, Dumaguete City/Negros, und Frau Dr. M. Gaulke, Kiel.

Für die Ausleihe relevanten Materials danke ich folgenden Kollegen Kuratoren und Kustoden der mit uns kooperierenden auswärtigen Museen und Sammlungen:

Dr. E.N. Arnold, London (BM), Dr. D.G. Broadley, Bulawayo (NMZB/UM), Dr. H.G. Dowling & Miss K. Anderson, New York (N.Y. Univ.), Dr. W.E. Duellman & D. Frost, Lawrence (KU), Dr. A.E. Greer, Sydney (AM), Dr. M.S. Hoogmoed, Leiden (RMNH), Dr. R.F. Inger & Dr. H. Marx, Chicago (CNHM), Dr. K. Klemmer, Frankfurt am Main (SMF), Dr. A.G. Kluge & Dr. R.A. Nussbaum, Ann Arbor (UMMZ), Dr. V. Mahnert & Dr. J.-L. Perret, Genève (MHNG), Dipl.-Biol. F.J. Obst, Dresden (MTKD), Dr. F.B. Sanchiz, Madrid (MNCN), Prof. Dr. E.E. Williams & J.P. Rosado, Cambridge/Mass. (MCZ).

Mit Photomaterial über Fortpflanzungsverhalten von Echsen, das teils hier verwendet, teils umgezeichnet, teils zur eigenen Dokumentation verwahrt wurde, unterstützten mich: H. Bringsøe, Køge, J. Gudel, Harthausen, C. de Haan, Montpeyroux, M. Heilbrunner, Mün-

zenberg, J. Krimmer, München, Dr. H. Künzl, Pressbaum, H. Kulmus, Friedrichshafen, V. Lanka, Rakovnik, M. Lundberg, Farsta, G. Pillich, Staufenberg, W.D. Schuster, Bad Homburg, O. Stemmler, Seltisberg, H. Strohmaier, Nürnberg, E. Wallikewitz, Brühl, und K.E. Wening, Stein.

Bei der Durchführung der Arbeiten halfen mir durch das Anfertigen bzw. Reinzeichnen graphischer Abbildungen Karin Doering, Undine Hauptmann und Jörn Kulla als Volontäre in der Herpetologischen Abteilung des ZFMK sowie als ständige Mitarbeiterin daselbst Ursula Bott. Frau Bott besorgte auch die Reinschrift des Manuskripts. Dr. M. Gruschwitz, Bonn, und die Mitarbeiterinnen des Instituts für Angewandte Zoologie der Universität Bonn, Frau C. Bock und Frau K. Ulmen, leisteten mannigfache Hilfe, auch beim Anfertigen von Makro- und REM-Photographien.

Dr. Gruschwitz, Bonn, Dr. U. Joger, Darmstadt, Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, Dr. S.M. Moody, Athens/Ohio, Dr. H. Reichstein, Kiel sowie Dr. O. Rieppel, Zürich, halfen mir durch vielerlei wertvolle Hinweise.

Mein besonderer Dank geht an Drs. Charles Klaver, Groningen, der als DAAD-Stipendiat in meiner Abteilung maßgeblich an der Auswertung der Chamäleon-Hemipenes beteiligt war und wesentlichen Anteil an der Vorabfertigstellung des Chamäleon-Kapitels aus dem Speziellen Teil dieser Arbeit hatte, das als gesonderte englischsprachige Publikation ausgearbeitet wurde (Klaver & Böhme 1986).

ALLGEMEINER TEIL

Zu den Kriterien, die Mayr (1969, 1975) an Merkmale oder Merkmalsgruppen von hohem stammesgeschichtlichem Aussagewert anlegte, gehören Strukturen,

- die als **komplizierte Bildungen** bezeichnet werden können,
- deren individuelle und innerartliche **Konstanz** gesichert ist,
- für die das **Darwin-Prinzip** gilt: Je weniger ein Merkmal funktionell determiniert ist, desto höher ist seine systematische Wertigkeit zu veranschlagen, und
- die im Zusammenhang mit dem vorigen Punkt auch **ökologisch neutral** sind.

Demzufolge ist zu untersuchen und im Zusammenhang zu diskutieren, ob die zu beobachtenden Hemipenis-Strukturen diese Kriterien erfüllen. Weitere, hier nicht genannte, wie z.B. die **Hennig'sche Synapomorphieregel** und das **Korrelationsprinzip** haben nichts mit der Merkmalsbewertung zu tun und werden daher im Speziellen Teil diskutiert. Nachdem der 1. Punkt, daß nämlich die in Rede stehenden Strukturen komplizierte Bildungen sind, ohne weiteres bejaht werden kann, beginne ich mit der Erörterung der innerartlichen Konstanz und frage nach der innerartlichen

Merkmalsvariation

Ich unterteile sie in Anlehnung an die Gliederungsschemata der Europa-Handbücher von Niethammer & Krapp (1978) sowie Böhme (1981), beginne aber mit dem Stichwort

Individuelle Variation

Seit Dowling & Savage (1960) kann als gesichert gelten, daß Hemipenismerkmale bei Schlangen innerartlich stabil, also konstant sind. Es ist seither kein Beispiel bekannt geworden, das dem zweifelsfrei widersprochen hätte (auf den einzigen problematischen Fall (Inger & Marx 1962) gehe ich im Abschnitt über die Haltefunktion ein). Bei den Echsen konnte ich dasselbe für die Lacertiden demonstrieren (Böhme 1971). Entsprechendes konnte inzwischen auch, wenngleich mit weniger Tieren, an Chamäleons (*C. hoehnelii*: Böhme & Klaver 1980; *C. africanus*: Böhme 1985) demonstriert werden. Bei anderen Gruppen, die nicht in entsprechenden Serien zur Verfügung standen, wurde nie ein innerartlicher Unterschied entdeckt, selbst bei völlig voneinander verschiedenen Stichproben verschiedener Untersucher (z.B. Branch 1982 und Abschnitt Varanidae). Die Hypothese innerartlich konstanter Hemipenismerkmale ist also bisher nicht zu falsifizieren.

Hier muß man jedoch darauf verweisen, daß es sehr wohl Fälle gibt, wo sich drastische Unterschiede innerhalb von Gruppen auftun, die die typologische Systematik als Unterarten oder „Rassen“ derselben Art klassifiziert hat. Besonders bei Chamäleons (*Chamaeleo bitaeniatus*-Komplex: Böhme & Klaver 1980, *C. chamaeleon*- und *C. montium*-Komplex: Klaver & Böhme 1986) lieferten gerade die genitalmorphologischen Merkmalsabstände entscheidende Argumente für die artliche Selbständigkeit dieser Formen. Bei den „Unterarten“ von *C. gastrotaenia* sensu Brygoo, Blanc & Domergue (1970, 1972) handelt es sich vermutlich auch um eigene Arten. Weitere Beispiele aus anderen Familien, z.B. der *Varanus timorensis*-Komplex, werden weiter unten im Speziellen Teil zu besprechen sein.

Saisonale Variation

An der Familie Lacertidae war der Nachweis saisonbedingten Auftretens genitalmorphologischer Ausformungen bei Reptilien erstmals gelungen (Böhme 1971). Die von Altland (1943) gefundene Variabilität der Größe des Hemipenis bei *Sceloporus* war ebenfalls saisonal korreliert und dürfte die Entdeckung jahreszeitlich bedingter Strukturausformungen auch bei Iguaniden nach sich ziehen.

Von besonderem Interesse war nun, die saisonale Variabilität versus Konstanz bei einer weiteren Familie zu testen, deren Vertreter auch in Gebieten mit tropischem Zyklus, also Trockenzeit-Regenzeit-Wechsel, leben. Hierfür boten sich vom Material her die Chamäleons an. *Chamaeleo africanus* zum Beispiel besitzt am ausdifferenzierten Hemipenis verhornte halbkreisförmige Strukturen mit gezähneltem Rand (nach unserer neuen Terminologie „Rotulae“ genannt: Klaver & Böhme 1986), wie am Beispiel von ZFMK 38402 auf Abb. 5 dokumentiert. Gleichgroße und größere Männchen derselben Art oder gar Population zeigen die Rotulae glattrandig oder stumpf gezähnt, die am Sulcus spermaticus stehende Dreiergruppe ist nicht aufgeblättert wie auf Abb. 1a, sondern von undifferenzierter Knospenform (ZFMK 8828: Abb. 1b).

Ähnliche Unterschiede ergaben sich an den Rotulae verschiedener Männchen von *C. montium*. Zusätzlich fanden sich bei dieser Art Exemplare, deren deutlich gezähnelte Rotulae mit tiefen, gefranst gerandeten Calyces kombiniert waren. Bei Tieren mit schwach gezähnten

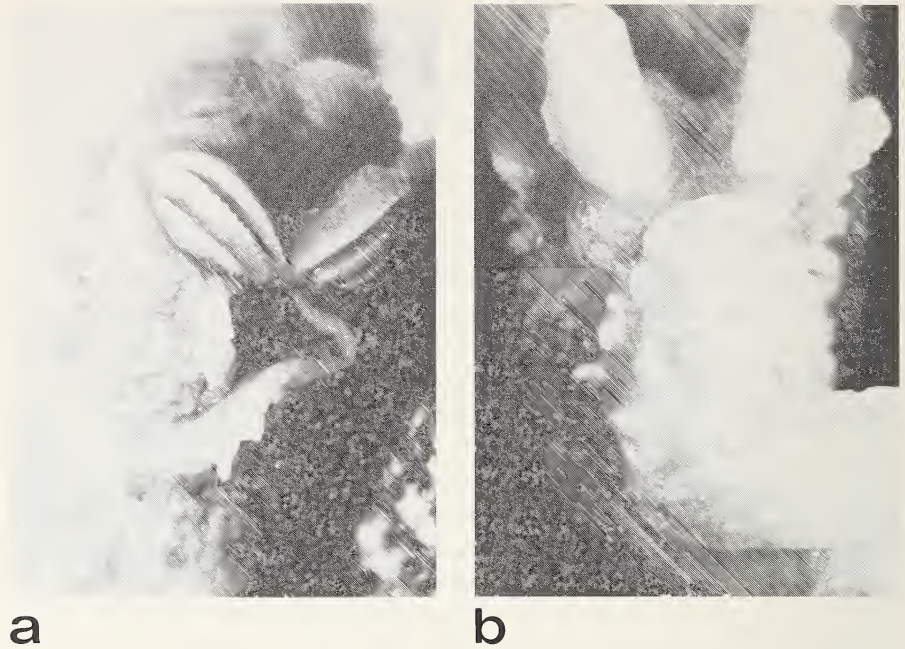


Abb. 1. Saisonale Variation des Hemipenis von *Chamaeleo africanus*. a. ZFMK 38402, sexuell aktiv, Regenzeit, b. ZFMK 8828, sexuelle Ruhephase, Trockenzeit. — Aufn. E. Schmitz.

Rotulae (z.B. ZFMK 8844 und 15288) waren die Calyces am Hemipenis flach mit glatten Leistenkanten. Noch ein weiteres korreliertes Merkmal war die Zahl der fleischigen Papillen, die in 2 Feldern am Apex des *C. montium*-Hemipenis stehen. Bei den Männchen mit schwach differenzierten Rotulae und Calyces betrug die Zahl der Papillen pro Feld acht, bei denen mit gut differenzierten bis zu 16.

Bei beiden untersuchten Arten nun waren die beobachteten Unterschiede im Entwicklungsgrad der Hemipenis-Ornamentierung mit dem Sammel- bzw. Konservierungsdatum der Tiere korreliert, indem Tiere aus der Regenzeit (z.B. Juni im Falle *C. montium*) eine gut entwickelte Ornamentierung haben, Tiere aus der Trockenzeit (z.B. Februar bei *C. montium*) eine mindere. Aufgrund dieser Beobachtungen an zwei Arten darf gefolgert werden, daß die ermittelten Unterschiede saisonal bedingt sind. Diese Hypothese wird gestützt durch die Ergebnisse von Bourgat (1969) und Bouix & Bourgat (1970), die eine klima- und saisonabhängige Korrelation von Spermatogenese, Paarungsverhalten und Eiablage nachgewiesen haben.

Bourgat (l.c.) und später Bourgat & Brygoo (1968) fanden, daß auch die Zahl der Papillen auf den Pedunculi (Terminologie vgl. Klaver & Böhme 1986) variiert, aber sie brachten diesen Befund nicht mit dem Fortpflanzungszyklus in Verbindung. Burrage (1973) trug Daten

über Reproduktionszyklen weiterer Chamäleonarten zusammen, die ebenfalls eine Korrelation von Fortpflanzung und Klima, speziell Regenzeit, nahelegen, obwohl einige Arten auch ganzjährig sexuell aktiv zu sein scheinen. Letztere dürften dazu entweder durch besonders große Verbreitungsgebiete oder durch ganzjährig günstige Klimaumstände, wie die oben genannten Lacertidengattungen auch, in die Lage versetzt sein. Dies gilt z.B. für *C. hoehnelii*, einen Montanwaldbewohner (Lin & Nelson 1981); doch bei den meisten bisher untersuchten Arten scheint es eine eingeschaltete Phase sexueller bzw. reproduktiver Inaktivität zu geben. Leider liefern die Ausführungen von Burrage (1.c.) und der von ihm zitierten Autoren keine Angaben über Hemipenismerkmale.

Für die Zusammenhänge zwischen Reproduktionszyklus und Hemipenis-Struktur gibt es jedoch noch zwei Hinweise:

— Die apikale Ornamentierung von *C. tuzetae*, beschrieben von Brygoo et al. (1972), ist sicher nicht voll ausdifferenziert, was mit dem Fangdatum (Mai) übereinstimmt (Regenzeit in SW-Madagaskar: Oktober bis April).

— Brygoo & Domergue (1971) besprechen die Variation von Hemipenis-Strukturen bei dem Bodenchamäleon *Brookesia ebenau* und erwägen auch saisonale Variation. Und tatsächlich stammt das Tier mit den weniger differenzierten Strukturen aus der Trockenzeit (Mai).

Die hier zusammengetragene Evidenz dürfte ausreichend plausibel machen, daß die Chamäleons nach den Lacertiden (Böhme 1971) die zweite Echsengruppe mit zyklischer und wahrscheinlich ebenfalls hormonell gesteuerter Differenzierung der Hemipenis-Strukturen sind.

Ontogenetische Variation

Wenn die im vorigen Abschnitt entwickelte Hypothese einer saisonal korrelierten zyklischen und hormonell gesteuerten Variation hemipenialer Merkmale stimmt, impliziert dies auch ontogenetische Variation, da diese Merkmale erst bei geschlechtsreifen Tieren ausgebildet sein dürften. Für die Lacertidae habe ich dies am Beispiel von *Podarcis sicula* demonstrieren können, wo gerade geschlechtsreif werdende Männchen das im ersten Aufbau befindliche Stachelpithel aufwiesen (Böhme 1971). Für andere Echsenfamilien liegen hierzu publizierte Aussagen nicht vor.

Eine Durchsicht geeigneter ontogenetischer Serien von mit ausgestülpten Hemipenes präparierten Männchen unserer Sammlung ergab nur bei Chamäleons und Waranen einige Anhaltspunkte, die jedoch nicht der Situation bei den erwähnten Lacertiden entsprachen und daher der Kommentierung bedürfen:

— Bei *Chamaeleo roperi* zeigen kleine, zweifelsfrei subadulte Männchen bereits vertiefte Calyces und alle acht Rotulae pro Hemipenis in erkennbarer Differenzierung, sogar schon mit gesägten Rändern. Lediglich die erhabenen Calyxleisten sind noch nicht so gefranst wie bei den doppelt so großen Adulti. Ein Jungtier-Männchen des sehr großwüchsigen *C. calyptratus* (ZFMK 43235) zeigt schon bei einer Kopf-Rumpflänge von 64 mm die Calyces und (in diesem Fall typisch) sechs Rotulae. Adulte Männchen dieses südwestarabischen Endemiten erreichen eine Kopf-Rumpflänge von 220 mm!

— Der Smaragdwaran (*Varanus prasinus*) gehört zu den Waranen mit unsymmetrisch gebauten Hemipenes, die einander jedoch spiegelbildlich entsprechen. Auf dem Apex des biloben Organs finden sich apikale Stützelemente, von denen eines (bei in situ-präparierten Organen das äußere) eine leicht konkav nach innen gebogene kleine Schaufel, das andere eine kompakte Gruppe von 4 — 5 aufrecht stehenden Zähnen darstellt. Die Form dieser Stützelemente, auf deren Natur weiter unten noch zurückgekommen wird, ändert sich ontogenetisch. Am 11 mm langen Hemipenis eines Jungtieres verjüngt sich dieses Element und läuft apikal in zwei kleine Spitzen aus (Abb. 2 a), bei einem größeren subadulten Männchen ist die apikale Verjüngung weitgehend verschwunden zugunsten einer Betonung der äußeren Ecken, wie sie für die Adulten typisch sind (Abb. 2 b).

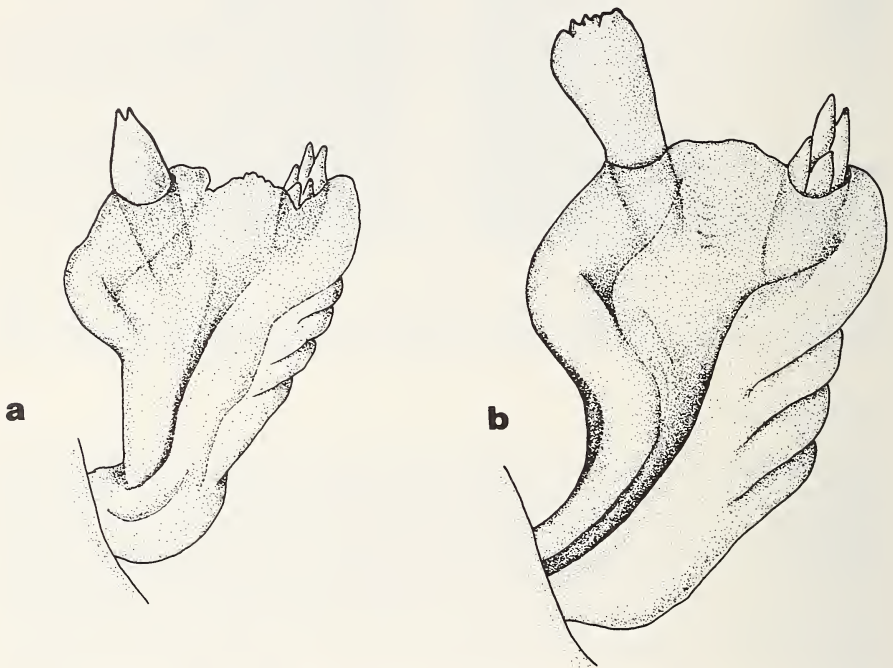


Abb. 2. Altersbedingte Variation von Hemipenismerkmalen bei *Varanus prasinus*; a. 11 mm langes Organ eines juvenilen, b. 16 mm langes Organ eines subadulten Exemplares (ZFMK unkatalogisiert). — Zeichn. U. Bott.

Ökologische und geographische Variation

Diese beiden Stichwörter seien nur der Vollständigkeit halber als Denkmöglichkeit genannt, kommen jedoch aus folgenden Gründen nicht in Betracht:

— Letzteres ist implicite bereits im Abschnitt „Individuelle Variation“ diskutiert und als nicht existent ausgeschlossen worden. Wo sich im (scheinbar) innerartlichen Bereich geographisch variierende Unterschiede auftraten, erwiesen sie sich in den analysierten Fällen

letztlich doch stets als zwischenartlich (vgl. aber das Beispiel *Calamaria lumbricoidea* bei der Behandlung des Schlüssel-Schloß-Prinzips).

— Ersteres Stichwort ist im Zusammenhang mit der schon früher von mir geführten Diskussion anhand von Lacertiden zu sehen, wo **einer** der Gründe für die innerartliche Konstanz der Strukturen in der geschützten Lage der eingezogenen Hemipenes in der Schwanzwurzel gesehen wurde, „die sie im Gegensatz zu den peripheren Merkmalen vor Umwelteinflüssen weitgehend schützen und zugleich selektionswertig“ (das heißt ökologisch!) „neutralisieren“ (Böhme 1971: 197). Ein weiterer Grund liegt in der Beziehung zwischen den Strukturen und der Lebensweise, führt somit zu dem neuen Kapitel

Funktionelle Aspekte

Sieht man einmal von Swammerdams (1752) Deutung des Schlangenhemipenis als eine Art „Kletterwarze“ vor über 250 Jahren ab, so ist eine näher liegende Deutung der stacheligen Strukturen die einer sexuellen

Reizfunktion

Diese Annahme wurde eigentlich nur von Wöpke (1930) vertreten, von mir aber unter Hinweis auf fehlende Evidenz reicherer Innervierung, vor allem aber wegen der bei Echsen meist völlig ruhig verlaufenden Kopula (Mortensen 1887, Noble & Bradley 1933, Kitzler 1940, McCann 1949, Birkenmeier 1951, Darewskij 1967, Majupuria 1969 u.a.) verworfen (Böhme 1971). Sie erhielt aber neuerdings wieder Auftrieb, vor allem durch das jüngst erschienene Buch „Animal Genitalia and Sexual Selection“ von Eberhard (1985).

Zunächst glaubte Cuellar (1966, vgl. auch Kluge 1982), die Hemipenisbewaffnungen könnten die Receptacula seminis der Weibchen stören und dadurch Spermien anderer Männchen entfernen. Mit Crews (1978) hielt es Kluge (l.c.) auch für möglich, daß die Hemipenisarmaturen des Geckos *Aristelliger* (vgl. Abschnitt Gekkonidae) helfen könnten, eine paarungsinduzierte Hemmung der weiblichen Rezeptivität zu überwinden und/oder dem Männchen sensitives „feedback“ über Aufrechterhaltung und Ende der Kopula zu vermitteln. Diese Annahmen gehen stark in die Richtung der globalen Theorie von Eberhard (1985: „Female choice hypothesis“), der in den artspezifischen Genitalstrukturen im Tierreich (!) interne Werbevorrichtungen („internal courtship devices“) sieht, deren Gebrauch man als Ausdehnung des männlichen Werbungs- bzw. Vorpaarungsverhaltens auf das Weibchen betrachten sollte. Diese mit dem Anspruch der Allgemeingültigkeit fürs ganze Tierreich formulierte Hypothese übersieht jedoch zumindest für die squamaten Reptilien, daß gerade die „precopulatory isolating mechanisms“ bei diesen Tieren hoch entwickelt sind und die „internal courtship devices“ gar nicht erst zum Einsatz kommen lassen.

Zurück zur Frage der Reizfunktion des angesprochenen mikroskopischen Stachelepitheles der Lacertiden. Gerade wegen dieser Kleinheit der Cuticularstacheln, die ja jeweils nur den Wert einer einzigen Zelle haben, machen sie eine Funktion der Reizvermehrung nicht plausibel. Eben wegen dieser Kleinheit der Stacheln ist auch eine

Haltefunktion

für das mikroskopische Lacertiden-Epithel angezweifelt worden, zumal der Halt des Männchens während der Kopula durch einen sehr kräftigen Flanken- oder Nackenbiß, verbunden mit einer Verklammerung durch ein Hinterbein, gegeben ist (vgl. Böhme & Bischoff 1976).

Extremer kann dies bei Formen sein, die besonders modifizierte Extremitäten zum Haften oder Greifen haben wie Geckos (Mahendra 1936 nach Loveridge 1947) oder Chamäleons (Abb. 3 und 4). Klemmer (1957), Böhme (1971) und andere sahen im prinzipiellen Vorhan-



Abb. 3. Paarungen von Geckos. Oben *Saurodactylus mauritanicus*, unten *Phelsuma abbotti*. Umgezeichnet n. Photos von O. Stemmler. — Zeichn. U. Bott (ZFMK).

densein bestachelter Hemipenis-Ornamentierungen eine Vorrichtung zur Verankerung und Verklammerung des Hemipenis in der weiblichen Kloake. Dies wird besonders klar, wenn man solche Squamaten betrachtet, denen Verklammerungen durch Beine oder Haltebisse nicht möglich sind; die Verhältnisse bei Schlangen zeigen dies am deutlichsten. Ihre große



Abb. 4. Paarung von *Chamaeleo senegalensis*. - Aufn. E. Wallikewitz.

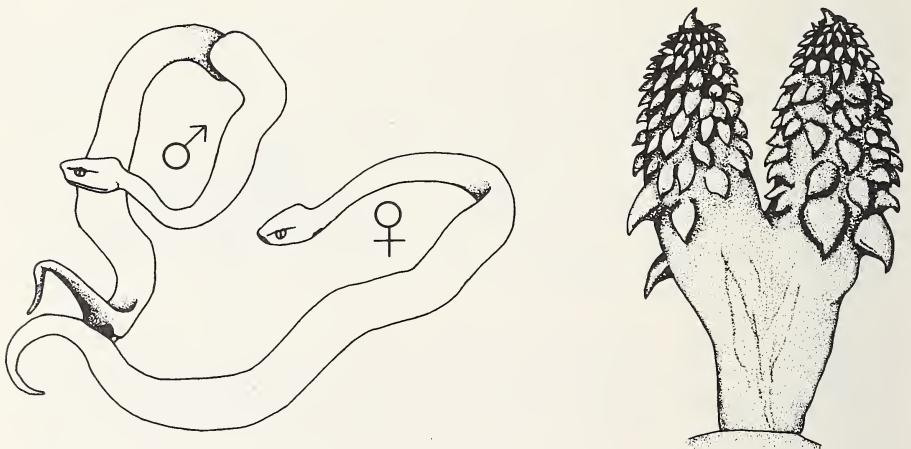
Bandbreite diverser Bestachelungstypen kann aus den stichprobenhaften Abbildungen bei Dowling & Savage (1960) oder Dowling & Duellmann (1978) entnommen werden. Doch auch viele Schlangen-Männchen verankern sich durch einen Nackenbiß während der Kopula. Zusätzlich kann eine feste Umschlingung des weiblichen Hinterkörpers durch das Männchen angewendet werden (Abb. 5). Diese ethologischen Verklammerungsanpassungen werden außenmorphologisch nur durch Felder gekielter (bei glattschuppigen) oder stärker gekielter (bei gekieltschuppigen Arten) Schuppen im Anal- und Schwanzwurzelbereich unterstützt, am auffälligsten wohl bei den marinen Seeschlangen, wie dies bereits Schmidt (1852) registrierte.

Die morphologischen Hauptanpassungen liegen jedoch in der Hemipenis-Bewaffnung. Es scheint daher zunächst widersprüchlich, daß vor allem Riesenschlangen (Boidae) unbestachelte oder gar glatte Hemipenes haben (z.B. Müller 1838, Dowling & Savage 1960, Branch 1981). Hier ist wiederum die Ethologie, speziell das Paarungsverhalten, zum Verständnis nötig. Sieht man, wie eng und intensiv sich die Männchen durch mehrere Körper-schlingen um den Hinterkörper des Weibchens festhalten und durch Konstriktion des Körpers verankern, wird augenfällig, daß eine besondere Bestachelung funktionsmorphologisch nicht notwendig ist. Illustriert sei das mit der Boide *Corallus enydris cooki* (Abb. 5). Ebenso wird umgekehrt verständlich, warum die Viperiden unbedingt stark bestachelte Hemipenes benötigen (Abb. 6): Bei der einheimischen Kreuzotter (*Vipera berus*) ist im Frühjahr mitun-



Abb. 5. Korrelation zwischen Paarungsmodus und Hemipenisstruktur: *Corallus enydris cooki*, links das festumschlungene Pärchen, rechts der nur mit wenigen weichen Papillen ausgerüstete Hemipenis. Umgezeichnet nach einer Aufn. von O. Stemmler, rechts n. Branch (1981): — Zeichn. U. Bott (ZFMK).

Abb. 6. Korrelation zwischen Paarungsmodus und Hemipenisstruktur: Nur durch den Hemipenis verankerte Paarung der Giftschlange *Vipera lebetina* (links, nach einer Aufn. von H. Künzl) mit stark bestacheltem Hemipenistyp (umgezeichnet n. Branch & Wade 1976: *V. berus*). — Zeichn. U. Bott.



ter zu beobachten, wie bei der Kopula im Freiland überraschte Weibchen reagieren. Sie ergreifen die Flucht und schleifen dabei — an Körpergröße und Gewicht den Männchen stets überlegen — diese rückwärts hinter sich her, die selbst durch den Widerstand holziger Zwergsträucher wie *Calluna* ihren ausschließlich hemipenialen Halt nicht verlieren! Eine

entsprechende Fluchtsituation während der Kopula konnte kürzlich durch ein spektakuläres Freilandphoto dokumentiert werden (Heatwole et al. 1978), wo ein Seeschlangen- (*Aipysurus laevis*) Weibchen das Männchen ebenfalls an dessen Hemipenis durchs Wasser hinter sich her zieht. Wichtig ist dabei natürlich, daß Haltebisse in diesen Fällen wegen der Giftigkeit nicht eingesetzt werden können.

Es gibt jedoch auch gegenteilige Evidenz: Die Sandrennattern der Gattung *Psammophis* und ihre verwandten Gattungen (Tribus Psammophini) *Malpolon*, *Rhamphiophis*, *Philodendros*, *Psammophylax* und *Mimophis* sind durch den gemeinsamen Besitz eines abgeleiteten, stark hypotrophierten, glatten, zipfelförmigen Hemipenis ausgezeichnet (Abb. z.B. bei Domergue 1963), der erstaunlicherweise dennoch funktionsgerecht ist. Eine Parallele findet diese Situation bei den Echsen durch die Gattung *Chalcides*, die trotz des hohen Reduktionsgrades der Beine bei den verschiedenen Arten ebenfalls extrem kleine, glatte und unbewaffnete Hemipenes hat. In dieselbe Richtung geht der Hinweis von Presch (1978) auf die stummelbeinige Teiidengattung *Bachia*.

Diese Fälle zeigen, daß die funktionelle Korrelation von Genitalstrukturen von Squamaten nicht zu hoch angesetzt werden darf, wenn auch eine grundsätzliche Haltefunktion der Hemipenis-Ornamentierung nicht bestritten werden kann, nicht einmal für das mikroskopisch kleine Lacertiden-Stachelephitel (vgl. oben). Zu weiterer Bewertung bleibt daher nach der Korrelation der Strukturen mit der weiblichen Kloake zu fragen.

Schlüssel-Schloß-Prinzip

Unter diesem Schlagwort wird eine mechanische Bastardierungssperre verstanden, die durch strukturelle Inkompatibilität der Genitalien eine Kopulation verhindert. Besonders bei Wirbellosen ist dieses Prinzip häufig bemüht worden, um unterschiedliche Genitalstrukturen zwischen Arten als mechanischen Isolationsmechanismus zu erklären. Jedoch zeigte Kraus (1968), daß in praktisch allen näher analysierten Fällen die wirkliche Isolation durch die sogenannten Vorpaarungsmechanismen (premating mechanisms) bewirkt wird, so daß die eventuell bestehenden Genitalunterschiede gar nicht erst „ausprobiert“ werden.

Nur wenige Fälle sind in der Herpetologie bekannt geworden, die — an Schlangen — auch die „Schlösser“ einbeziehen und eine Deutung als mechanische Sperre zwar möglich, aber nicht zwingend machen:

— Goin & Goin (1962) beschreiben das auf Pope (1935) zurückgehende und von McCann (1949) zitierte Beispiel der in Färbung und Beschuppung höchst ähnlichen asiatischen Lanzentottern *Trimeresurus stejnegeri* und *T. albolabris*: Der Hemipenis der ersteren sei kurz, dick, nicht tief gegabelt und stark bedornt; der der letzteren sei länger, schlanker, tiefer gegabelt und kaum bedornt. Dementsprechend sei die Kloake der *stejnegeri*-Weibchen geformt, dazu viel dickwandiger als bei *albolabris*-Weibchen. Daher könnten die Stacheln der *stejnegeri*-Männchen die dünnwandige Kloake der *albolabris*-Weibchen verletzen, während der schlanke und kaum bestachelte Hemipenis der *albolabris*-Männchen in der gedrungenen Kloake der *stejnegeri*-Weibchen keinen Halt fände. Goin & Goin (l.c.) fügen selbst hinzu, daß über die Frage, ob beide Arten wirklich Fremdpaarungen in der Natur versuchen, nichts bekannt sei.

— Eine interessante Studie zu diesem Fragenkomplex liefern Inger & Marx (1962), die bei der südostasiatischen colubriden Natter *Calamaria lumbricoidea* einen Polymorphismus von Hemipenis- und Weibchen-Kloakenausformung fanden. Sie unterschieden je drei Hemipenis- und Weibchen-Kloakentypen, die zwar geographisch, aber nicht innerhalb von Populationen variierten. Die Form der Kloake erwies sich dabei als **nicht** mit der des Hemipenis korreliert, so daß „evidently, a forked hemipenis fits a bilobed or bulbous cloaca equally well“ (Inger & Marx l.c.).

Arnold (1973, 1983, 1986) entdeckte bei einem Teil der Lacertiden-Gattungen interne „Armaturen“, die eine hohe diagnostische Signifikanz besitzen, aber dennoch nach seiner Ansicht „may arise as physical isolating mechanisms“ (Arnold 1986). Ein wichtiges Stichwort gegen diese heute selten gewordene Auffassung liefert er mit dem Hinweis auf die bei manchen Gruppen auftretenden Asymmetrien dieser Armaturen gleich mit. Denn in der Tat ist der Trend zu asymmetrisch gebauten Hemipenes im Bereich der Squamaten oft zu beobachten. Innerhalb der Schlangen existieren bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen morphologische Reihen, die zu asymmetrisch strukturierten Hemipenes oder entsprechend verlaufenden Samenrinnen führen (Rossmann & Eberle 1977). Ich ergänze dies hier mit einem Doppelbeispiel aus der Familie der Varane, wo sich mehrfach (und parallel: vgl. Spezieller Teil) derartige Transformationsreihen auffinden ließen. Der zweifellos ursprüngliche Typ des symmetrisch gebauten Hemipenis wird bei den Großwaranen durch den Komodowaran (*Varanus komodoensis*) verkörpert (Abb. 7 a'), während der ihm äußerlich ähnliche, ebenfalls südostasiatische Bindenwaran (*V. salvator*) stark asymmetrische Abwandlungen nicht nur der apikalen Stützelemente, sondern auch der Schaftbekleidung zeigt (Abb. 7 b'). Eine parallele, gleichsinnige Transformation läßt sich auch bei Zwergwaranen verfolgen (nach Mertens 1942 Untergattung *Odatia*), wo ebenfalls eines der bei *V. (Odatia) primordius* symmetrisch ausgebildeten apikalen Stützelemente sich bei *V. (O.) gilleni* als reduziert erweist. Eine makroskopische Inspektion der Weibchen-Kloaken von *V. salvator* und anderen Arten mit asymmetrischen Hemipenes ergab keinerlei Hinweis auf anatomische Entsprechungen!

Signalfunktion

Die Hemipenes der Squamaten werden auch außer zum Zwecke der Paarung ausgestülpt. Sieht man davon ab, daß manche Arten die mitzuhäutenden Organe aktiv hervorstülpen, um die Exuvie an geeigneten Unterlagen abzustreifen (Köster & Böhme 1975), verbleiben zwei Phänomene, denen eine Signalfunktion beigemessen wurde:

— Vor allem von einigen Schleichen (*Anguis*, *Ophisaurus*) ist bekannt, daß frischgefangene Männchen unter heftigem Körperschlagen und -winden spontan die Hemipenes (stets beide gleichzeitig!) hervorstülpen (Köster & Böhme l.c., Böhme 1981). Dies plötzliche Hervortreten der dunkelroten, paarigen Organe am gliedmaßenlosen Körper mag gegenüber natürlichen Prädatoren wirksam sein, weshalb ich diesem Verhalten eine aposematische, und zwar eine proaposematische (Mertens 1946), d.h. an Artfremde gerichtete, Reaktion sehe.

— Weniger eindeutig, dafür aber von größerem allgemeinzoologischem Interesse ist die noch stark hypothetische zweite Signalfunktion. In ethno-zoologischem Zusammenhang

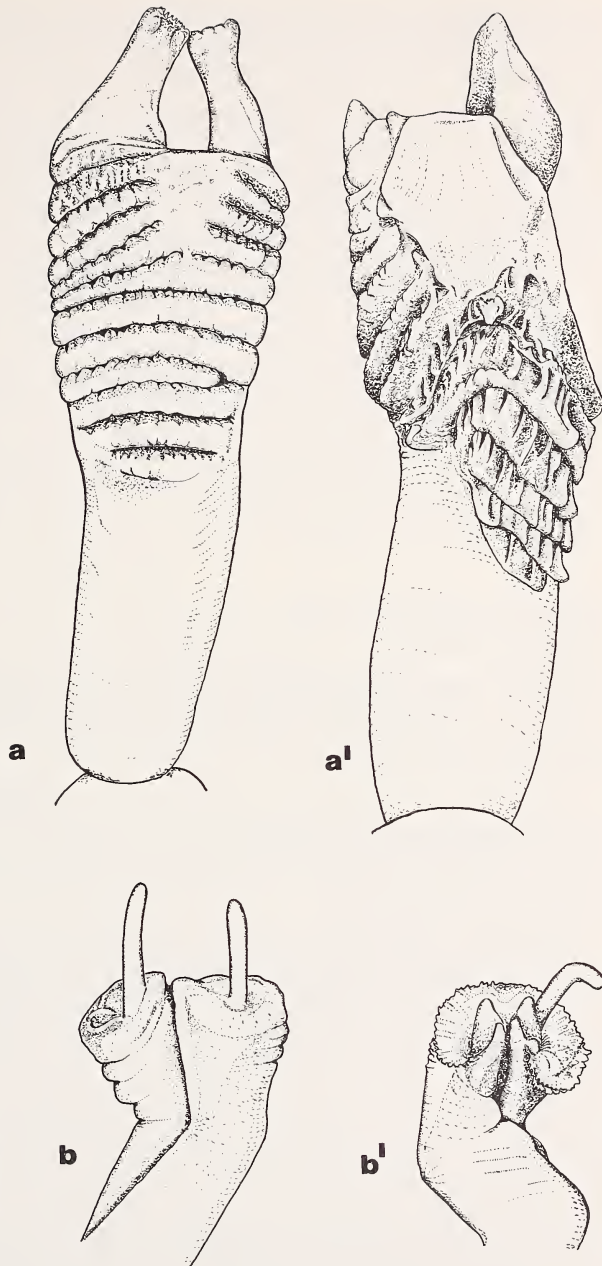


Abb. 7. Asymmetrietrends bei Groß- und Kleinwaranen (Unter-gattungen *Varanus* und *Odatria*). Links ungefähr symmetrische, rechts stark asymmetrische Organe von a. *V. (V.) giganteus*, a'. *V. (V.) salvator*, b. *V. (O.) primordi-us*, b'. *V. (O.) gilleni*. — Zeichn. K. Doering.

war aufgefallen, daß ein kleiner Baumleguan (*Plica plica*, vgl. Spezieller Teil) von kolum-bianischen Indianern als „Herr der Tiere“ verehrt wurde, der sich nach Dowling et al.

(1971 a) und meinen Untersuchungen als genitalmorphologisch außergewöhnlich erwies. Dabei wurde die Vermutung erhoben, die Tiere könnten ihren auffällig gestalteten Hemipenis durch aktives „Präsentieren“ für die Indianer beobachtbar gemacht haben (Köster & Böhme l.c.). Diese zunächst hergeholt wirkende Vermutung gewann an Wahrscheinlichkeit durch das Auffinden einer versteckten Notiz von Petzold et al. (1970), die bei der verwandten Iguanidengattung *Leiocephalus* beobachteten, daß Männchen der kubanischen Art *L. carinatus* beim Paarungsvorspiel („Drohbalz“ sensu Mertens 1946) sekundenlang den grellroten Hemipenis (nur einen!) ausstülpten. Dabei wurde der Rücken gebogen und der gesamte Rumpf angehoben, so daß das Organ für das seitlich angebalzte Weibchen sichtbar wurde. Interessant ist zusätzlich, daß die Männchen anderer *Leiocephalus*-Arten, etwa des hispaniolischen *L. personatus* bei der Balz die — ebenfalls grellrote — Zunge als epigamisches Farbsignal zeigen (Mertens l.c.). Da die Männchen von *L. carinatus* das Zungensignal nicht im Repertoire haben, erscheint es möglich, daß das plötzliche Vorzeigen des grellroten Hemipenis tatsächlich eine epigamische Signalfunktion besitzt (Böhme 1983). Das heißt nicht weniger, als daß ein Genitalpräsentieren — bisher ein Monopol der Säugetiere, speziell von hystricomorphen Nagern und von Primaten — erstmals für ein Reptil konstatiert werden kann!

Allgemeine Schlußfolgerungen

Merkmalsbewertung

In diesem Abschnitt sollen zunächst die unter Pkt. 2 zitierten Kriterien resümierend beurteilt werden, wie sie Mayr (1969, 1975) für Merkmale hohen systematisch-stammesgeschichtlichen Wertes aufgestellt hat.

— Komplizierte Bildungen. Ein Blick auf die bisher gebrachten und im Speziellen Teil zu bringenden Abbildungen sowie auf die Textstellen zu Bau- und Funktionsweise belegt klar, daß die Hemipenes mit ihren äußeren und internen Strukturen komplex gebaut sind und ebenso funktionieren.

— Konstanz. Dies Stichwort entspricht dem Fehlen von Variationen, worunter individuelle und innerartliche Konstanz zu verstehen ist. Die Analyse hat gezeigt, daß

1. individuelle Variation innerhalb einer Art durch kein Beispiel als bewiesen angesehen werden kann.

2. Saisonale Variation wurde bei Lacertiden und Chamaeleoniden gefunden, bei Gruppen also, deren hemipeniale Bewaffnungen aus verhornten, keratinisierten Bildungen bestehen, die offenbar — und im Falle der Lacertidae nachgewiesenermaßen — hormongesteuert in und außerhalb der Paarungszeit auf- und wieder abgebaut werden können. Bei nicht-keratinisierten, also kalkifizierten Strukturen, die man als Osteodermen bezeichnen kann, sind derartige saisonale Umbauvorgänge offenbar nicht möglich, da keinerlei Hinweise in dieser Richtung aus dem Bereich der recht gut untersuchten Schlangen gekommen sind, die ja über ossifizierte Bestachelungen verfügen. Auch die ebenfalls so ausgerüsteten Anguinen und Warane ergeben hier keinerlei Anhaltspunkte.

Ontogenetische Variation konnte 3. bei Lacertiden, Chamäleons und Waranen nachgewiesen werden, wobei wiederum die altersbedingten Unterschiede bei den Gruppen mit keratinisierten Hemipenisbewaffnungen krasser waren als bei Gruppen mit kalzifizierten.

Die 4. aufgeführten und erörterten Stichwörter „Ökologische und Geographische Variation“ erwiesen sich als in diesem Zusammenhang nicht relevant.

Vergleicht man also die Hemipenis-Strukturen adulter Männchen gleicher sexueller Kondition (= Semaphoronten-Postulat sensu Hennig 1950), so ergibt sich aus dem Gesagten, daß eine Variation innerhalb von Arten praktisch nicht existiert, zumindest kein schlüssiges Gegenbeispiel aufgezeigt werden kann. Das Konstanzpostulat ist daher erfüllt.

— Darwin-Prinzip. Die Erörterung der funktionellen Aspekte hat gezeigt, daß

1. für eine reizsteigernde Funktion von Hemipenis-Ornamenten keinerlei Argumente vorliegen.

Anders verhält es sich mit dem zweiten Aspekt der Verklammerung. Hier liegen Befunde vor, die in manchen Fällen einen Zusammenhang zwischen Genitalstruktur und Paarungsverhalten belegen, wobei ein wichtiger Zusatzaspekt die Frage der Gliedmaßenreduktion ist. Allerdings besteht auch konträre Evidenz, die sich vor allem auf die hypotrophierten Hemipenes der Skinkgattung *Chalcides* stützt.

3. zeigte sich, daß auch das Schlüssel-Schloß-Prinzip an keinem überzeugenden Beispiel als tatsächlich funktionierende mechanische Bastardierungssperre verifizierbar ist. Die sogenannten „premating mechanisms“ dürften auch bei den squamaten Reptilien und damit auch den Sauria die vorgeschalteten und wirklich effektiven Schranken sein.

Der 4. und letzte diskutierte Aspekt einer Funktion als Signal kann, obwohl nach wie vor hypothetisch, als plausibel gelten.

Die abschließende Frage — im Sinne des Darwin-Prinzipes — muß also lauten: Sind die **spezifischen Ausformungen** der Strukturen funktionsbedingt oder nicht? Dies war weder für die mikroskopischen Cuticularstacheln der Lacertidae — ob ein-, zwei- oder mehrspitzig — zu bejahen, noch kann dies für Merkmale wie gefranste versus glatte Calyces, grob gesägte versus fein gezähnelte Rotulae, verstreute versus konzentrierte Papillen bei Chamäleons gelten; und bei den zur Asymmetrie neigenden Apikalstrukturen von Waran-Hemipenes ist es nicht plausibler. Man kann daher behaupten, daß zwar nicht die hemipeniale Bewaffnung als solche funktionsneutral ist, daß aber die spezifischen, artkonstanten Ausformungen dieser Bewaffnung in hohem Maße funktions- und damit auch selektionsneutral sind, also die Anforderungen des Darwin-Prinzips erfüllen.

Transformationsproblem

Die hohe innerartliche Konstanz so komplexer Strukturen, wie sie die Hemipenes der Sauria (und der Serpentes) sind, kann nur durch hoch polygene Bedingtheit erklärt werden. Wie aber kann es — bei gleichzeitig angenommener selektiver Neutralität der spezifischen Ausformungen — überhaupt zu Änderungen in der Evolution der Strukturen kommen? Wie sind die Transformationsreihen, die von ursprünglichen bis zu hoch abgeleiteten Ausformungen

führen können, erklärbar? Hierzu muß angenommen werden, daß die betroffenen Gene aufgrund pleiotroper Wirkungsweisen auch noch andere, aber der Selektion unterliegende Merkmale steuern, wie dies ebenso für entsprechende Fälle bei Wirbellosen postuliert wird (vgl. Kosswig 1959, Stammer 1959, Kraus 1968, Böhme 1971). Im Idealfall müßte man also selektionsbedingte, z.B. ökologische Spezialisationsreihen finden, die sich mit genitalmorphologischen Trends positiv korrelieren lassen. Ich glaube, zwei Beispiele aus dem Bereich der Lacertidae aufgedeckt zu haben, die als solche genitalmorphologischen „pseudorthoevolutiven“ Spezialisationsreihen im Sinne Steffans (1961) interpretiert werden müssen:

— Die Gattung der Fransenfinger (*Acanthodactylus*) ist durch den Besitz von fransenartigen Schuppen an den Rändern von Fingern und Zehen gekennzeichnet, wie sie als adaptive, habitat-bezogene Anpassung auch bei zahlreichen anderen sandbewohnenden Echsen dieser und weiterer Familien vorkommen (vgl. die Übersichtsdarstellungen bei Peters 1969 und Klemmer 1971). Einige Arten zeigen relativ unspezialisierte Habitatsprüche, wie z.B. der auch in SW-Europa vorkommende *A. erythrurus*, oder der auf Zypern und an der Levante-küste heimische *A. schreiberi*. Eine Reihe von im Habitatsanspruch intermediären Arten (z.B. *A. grandis*, *A. pardalis*) führt zu den Formen um den spezialisiertesten, nur auf Flug-sand lebenden *A. scutellatus*. In Abhängigkeit vom besiedelten Substrattyp zeigen die verschiedenen Arten unterschiedlich stark ausgebildete Fransenschuppen, besonders an der vierten Zehe, von denen wir hier — umgezeichnet nach Salvador (1982) — diejenigen von *A. schreiberi*, *A. grandis* und *A. scutellatus* abbilden (Abb. 8 links). Die rechte Bildhälfte zeigt die einzelnen einzelligen Cuticularstacheln des Hemipenis-Epithels der drei Arten (umgezeichnet nach Böhme 1971), wo man die Transformation des ursprünglichen, einspit-zigen Stachels über eine Zähnelung an einer Seite der Zellspitze bis zur Bildung eines klei-nen apikalen Krönchens, welches einen der Ableitungstypen bei Lacertiden darstellt, verfol-gen kann. Die Deutung dieser Transformationsreihe durch genetische Kopplung mit der ökologischen Spezialisierung liegt auf der Hand. Sie wird noch plausibler durch das folgende Beispiel,

— das nicht nur durch die Art der ökologischen Anpassung, sondern auch durch die anders-artigen Apomorphien eine gute Ergänzung darstellt. Es handelt sich um die in Ostasien hei-mischen Schnellläufer- oder Langschwanzidechsen der Gattung *Takydromus*. Während die nördlichste Art *T. amurensis* aus dem Ussurigebiet in Gestalt und Habitatwahl ein verblüf-fendes Nischenäquivalent der einheimischen Waldeidechse (*Lacerta vivipara*) ist, zeigt sich die japanische Art *T. tachydromoides* bereits schlanker und langschwänziger. Die südlich anschließenden Arten, z.B. *T. septentrionalis*, *T. formosanus*, *T. smaragdinus* u.a., sind weiter in der Körperform gestreckt und haben erheblich längere Schwänze. Diese Transfor-mation, die mit immer stärkerer Bindung an Grasflurhabitate verknüpft ist, führt zum Ex-trem bei dem indomalayischen *T. sexlineatus*, dessen Schwanz das fünf- bis sechsfache der Körperlänge erreichen kann. Und in der Tat sind diese Tiere wirklich in der Lage, pfeil-schnell über die Spitzenschicht von hohen Grasbeständen zu gleiten, ohne einzusinken (Hauschild 1986), bewirkt durch die Schwerpunktverlagerung hinter den Körper.

Das Hemipenisepithel der noch relativ unspezialisierten Art *T. tachydromoides* (Abb. 9 a) gleicht in etwa dem ebenfalls plesiomorphen von *Acanthodactylus schreiberi* (Abb. 8 a).

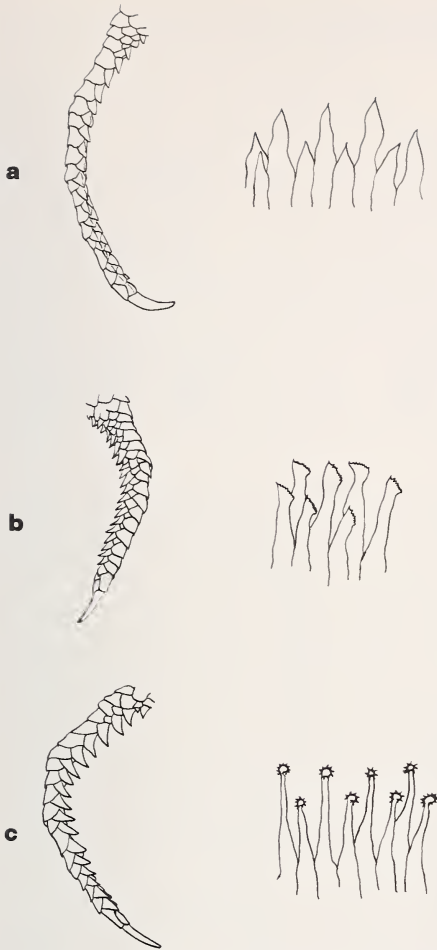


Abb. 8. Pseudorthoevolutiver Trend von Genitalstrukturen, korreliert mit ökologischer Spezialisationsreihe bei Fransenfingern (*Acanthodactylus*). Links vierte Hinterzehe mit Fransenschuppen (umgezeichnet n. Salvador 1982), rechts Stachelepithel am Hemipenis (umgezeichnet n. Böhme 1971). a. *A. schreiberi*, b. *A. grandis*, c. *A. scutellatus*. — Zeichn. U. Bott.

Die Transformation führt hier aber nicht über eine Aufzählung zu einem Strahlenkrönchen, sondern über Streckung der Epithelzellen (*T. septentrionalis*, Abb. 9 b) bis zu basiswärts abgekrümmten Stachelspitzen (*T. sexlineatus*, Abb. 9 c) außerordentlich gestreckter, schlanker Zellfortsätze.

Diese beiden Beispiele können als ein erstes Modell gelten, wie man sich die Umbildung genitalmorphologischer Strukturen trotz der durch Polygenie bedingten innerartlichen Konstanz vorstellen kann.

Die Kritik Eberhards (1985) am auf Mayr (1963) zurückgehenden Pleiotropiemodell einschließlich der von Arnold (1973) modifizierten und verbesserten Form konzentriert sich zu sehr auf die von ihm zu absolut angenommene Entsprechung von Männchen- und Weibchen-Genitalien. Zumindest im Bereich der Herpetologie besteht diese nicht so. Der Einwand Eberhards (l.c.), das Pleiotropie-Modell erkläre nicht, warum nur Genitalmerk-

male, nicht aber andere Organsysteme betroffen seien, wird entkräftet, wenn man die nicht periphere Lage und die nur zeitweise funktionelle Beanspruchung der Hemipenes berücksichtigt.

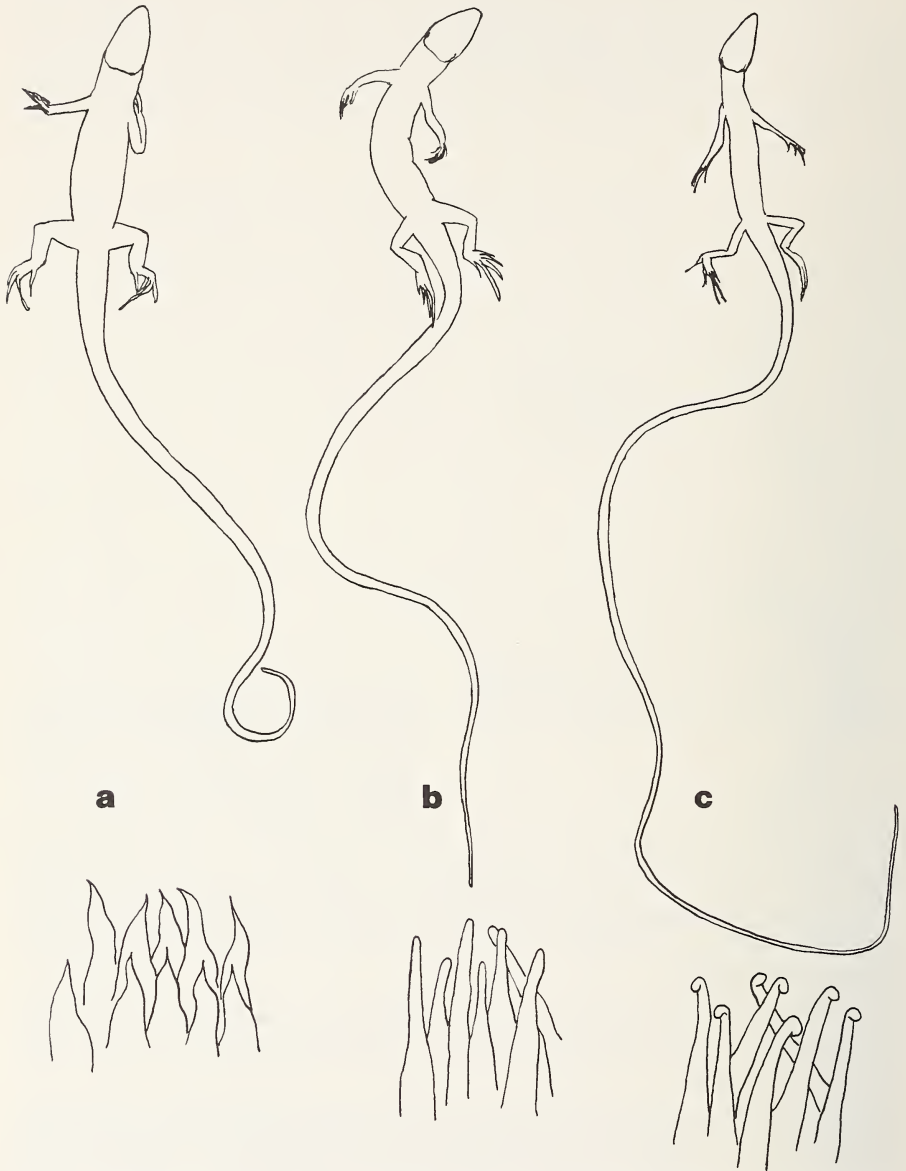


Abb. 9. Pseudorevolutionärer Trend von Genitalstrukturen, korreliert mit ökologischer Spezialisationsreihe bei Schnel-
läufern (*Takydromus*). Oben Habitus, unten Stachlepepithel am Hemipenis (umgezeichnet n. Böhme 1971). *T. tachy-*
dromoides, b. *T. septentrionalis*, c. *T. sexlineatus*. — Zeichn. U. Bott.

SPEZIELLER TEIL

Terminologisches und Vorgehensweise

Wie schon im Allgemeinen Teil dieser Arbeit zeigt sich auch im Speziellen, daß die Darstellung der erarbeiteten Befunde nicht sinnvoll von ihrer Diskussion zu trennen ist. Dementsprechend soll auch im folgenden bei der Behandlung der einzelnen Echsenfamilien verfahren werden. Zu deren Aufzählung (Kapitel Abhandlung der Familien) ist zu erläutern, daß in mehreren Fällen die Familienklassifikation noch unstabil und Gegenstand widerstreitender Meinungen ist. Betroffen hiervon sind z.B. die Leguane, deren intrafamiliäre Gruppierungen teils klassifikatorisch informell sind, teils von manchen Autoren eigenen Familienrang zugewiesen erhielten (s. unten). Aber auch bei Agamen, Geckos, Gürtlechten, Tejus, Skinken, Doppelschleichen und anderen (vgl. unten die entsprechenden Abschnitte) sind der familiäre Status und die Umgrenzung einiger Untereinheiten noch umstritten.

Unsere auf die Hemipenismerkmale der Chamäleons zugeschnittene neue Terminologie (Klaver & Böhme 1986), die aufgrund der Sprachenvielfalt des Schrifttums notwendig wurde und daher latinisierte oder lateinische Termini einführt, kann zum Teil auch bei den anderen Familien Benutzung finden. Die jeweils homologen Hemipenis-Abschnitte werden bei allen Gruppen, wo sie unterscheidbar sind, als **Pedicel** (Basisteil), **Truncus** (Mittelschaft) und **Apex** (Endabschnitt) bezeichnet. Die besonders benannten apikalen Strukturen bei Chamäleons (Rotulae, Auriculae, Pedunculi: Klaver & Böhme l.c.) werden dagegen für ähnlich aussehende Strukturen bei anderen Familien nicht verwendet, da keine Homologien suggeriert werden sollen, wo augenscheinlich chamäleon-typische Autapomorphien und diesen ähnelnde Parallel- oder Konvergenzbildungen anderer Gruppen vorliegen. Homolog dagegen ist zweifellos die wabenartige Bekleidung von Truncus und Apex der Chamäleons mit der der übrigen Iguania (Iguanidae, Agamidae) und Gekkota (Gekkonidae, Pygopodidae), weshalb hier der Terminus **Calyces** (Singular **Calyx**) verwendet wird. Die vor allem bei scincomorphen Familien (Scincidae, Cordylidae, Lacertidae, Teiidae) auftretenden wulstartigen Falten, die mit mikroskopischem Stachelepithel besetzt sein können, heißen **Plicae**, während die trunkale und apikale Bekleidung des Anguimorphen-Hemipenis hier mit dem neu gebildeten Terminus **Paryphasmata** (= Paryphasmen, Singular **Paryphasma**) belegt wird. Diese Stützsäume werden traditionell im englischsprachigen Schrifttum mit „flounces“ bezeichnet. Es handelt sich dabei um saumartige, quer zur Organachse verlaufende und durch die Samenrinne unterbrochene Strukturen, die nur an ihrer Oberkante mit dem Schaft verwachsen sind, deren Unterkante also frei endet. In diese am Unterrand meist gewellten Säume sind meist senkrechte Stützstäbchen eingelagert (Abb. 43, 44). Die Definition des Begriffes „flounce“ bei Peters (1974) lautet: „Used in herpetology for certain types of folding in the inverted hemipenis in lizards and snakes. These folds **disappear** (von mir hervorgehoben) when the hemipenis is everted and engorged with blood. Very similar to, and often used as identical with the term Plica“. Diese Aussage ist in doppelter Hinsicht zu korrigieren. Natürlich verschwinden die Saumfalten **nicht** beim voll ausgestülpten und turgiden Hemipenis, im Gegenteil, wie aus Abb. 33 und 34 ersichtlich, richten sie sich — am nicht-turgiden Organ noch herabhängend — auf, spreizen sich dabei vom Schaft ab und

können so als Anker in der Weibchen-Kloake funktionieren. Sie sind daher den hier **Plicae** genannten Wulstfalten zunächst unähnlich und sollten terminologisch nicht mit ihnen verquickt werden. Nur wenn sie, was möglich ist, Reduktionen unterworfen sind, können sie ein plica-artiges Aussehen haben.

Die Begriffe Calyces und „flounces“ finden auch oft für entsprechende Strukturen am Schlangenhemipenis Verwendung (s. Dowling & Savage 1960), obwohl sie dort natürlich unabhängig, also nicht synapomorph entstanden sind.

Weitere Strukturen am Hemipenis der Echsen sind familienspezifisch und werden in den entsprechenden Abschnitten auch terminologisch behandelt.

Die Abhandlung der Familien selbst erfolgt in jeweils vier Paragraphen, die, jeweils wiederkehrend, folgende Zwischentitel tragen:

- **Systematische Situation:** eine kurze Zusammenfassung der bisherigen systematischen Konzepte der betreffenden Familie.
- **Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse:** dargestellt anhand der Literatur — sofern solche vorhanden!
- **Eigene Befunde:** also die Hemipenis-Beschreibungen der von mir untersuchten Arten.
- **Diskussion:** eine Erörterung der Befunde im Hinblick auf das in den ersten beiden Abschnitten Gesagte.

Eine Ausnahme von diesem Schema wird nur bei einer Familie gemacht: Die Bearbeitung der Chamaeleonidae, mit besonders umfangreichem und komplettem Material, ist unter Mitarbeit von C. Klaver über den in dieser Arbeit gesetzten Rahmen hinausgegangen, hat über die Hemipenis-Analysen hinaus alle übrigen bisher untersuchten Merkmalsgruppen bewertet und aus ihrer Synthese eine neue Phylogenie und Klassifikation der Familie erarbeitet. Sie ist daher als eigene Abhandlung aus dieser Arbeit herausgelöst und als englischsprachige Publikation kürzlich erschienen (Klaver & Böhme 1986). Die vorliegende Arbeit gibt daher im Abschnitt Chamaeleonidae nur einen referierenden Abriss der vorab publizierten Arbeit.

Die Doppelschleichen oder Amphisbänen, die neuerdings (Gans 1974, 1978) als eigene Unterordnung oder gar Ordnung geführt und in eine wechselnde Zahl eigener Familien unterteilt werden, habe ich bei meinen Hemipenis-Untersuchungen mit einbezogen. Da ihre Echsenatur aber strittig ist (vgl. Böhme 1981), werden meine Ergebnisse — unter Einbeziehung auch nicht-genitalmorphologischer Merkmale — an anderer Stelle gesondert publiziert (Böhme, im Druck).

Abhandlung der Familien

Mit Ausnahme der Amphisbänen werden alle übrigen Familien in der von Dowling & Duellman (1978) vorgeschlagenen Reihenfolge abgehandelt.

Iguanidae

Systematische Situation

Die Leguane mit ca. 650 Arten (625 nach Dowling & Duellman 1978) sind eine der artenreichsten Echsenfamilien. Gemeinsam mit den Agamidae und den Chamaelonidae bilden sie die Infraordnung Iguania (Dowling & Duellman l.c., Estes 1983). Die innerfamiliäre Gliederung ist noch im Fluß. Vor allem Etheridge (1959 und unpubl.) unterschied einige informelle Subgruppen, die er als „anolines“, „basiliscines“, „iguanines“, „leiosaurines“, „oplurines“, „sceloporines“, „tropidurines“ und „urostrophines“ bezeichnete. Die bei ihm namenlose Gattungsgruppe *Enyalioides*, *Morunasaurus* und *Hoplocercus* als iguanide Basisgruppe wäre analog als „morunasaurines“ zu bezeichnen. Das Zweierbündel *Crotaphytus*/*Gambelia* sowie die Gattungen *Enyalius* und *Polychrus* verbleiben als isolierte Einzelgruppen in seinem Schema (Etheridge unpubl. 1970). Die durch Anführungszeichen und die informelle anglisierte Endung „-ines“ bezeichneten Gruppen sind nach Etheridge (1982) ausdrücklich nicht als Unterfamilien gemeint, werden aber — Beispiel Iguaninae — von Burghardt & Rand (1982) ausdrücklich so aufgefaßt und bezeichnet. Während die genannten Gruppen in sich definierbar sind (z.B. Savage 1958, Etheridge 1959, 1964, 1966, 1970, 1982 und unpubl., Blanc 1977, 1982 a, b), ist dies für die Gesamtfamilie nicht möglich. Ein oberkretazisches Fossil (*Pristiguana brasiliensis*) schien seinen Entdeckern sogar Übergänge zu den Teiiden, also zur Infraordnung Scincomorpha (Estes & Price 1973, Estes 1983) aufzuweisen! Estes (1983) hält daher die Iguanidae für eine primitive Gruppierung, die durch keine einzige Synapomorphie einheitlich zu kennzeichnen ist, daher paraphyletischen Charakter hat.

Strittig im Rang von den genannten Iguaniden-Gruppierungen ist am ehesten die Gruppe der „oplurines“, die mit den beiden Gattungen *Oplurus* und *Chalarodon* auf Madagaskar endemisch ist und damit ein nach wie vor ungelöstes tiergeographisches Rätsel aufgibt. Blanc (1982 a) bezeichnet sie als „true iguanids“, und weiter als „a single monophyletic unit perhaps deserving a family or subfamily rank“. In einer weiteren Arbeit (Blanc 1982 b) referiert er die Ansicht von Moody, daß den Madagaskar-Leguane Familienrang zukäme.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Die ersten Charakterisierungen iguanider Hemipenes erbrachte Cope (1886), der nicht weniger als 30 Arten der folgenden Gattungen untersuchte: *Anolis*, *Xiphocercus*, (heute synonym zu *Anolis*), *Polychrus*, *Basiliscus*, *Ctenosaura*, *Cyclura*, *Iguana*, *Corythophanes*, *Sauromalus*, *Crotaphytus*, *Dipsosaurus*, *Sceloporus*, *Callisaurus*, *Holbrookia*, *Enyalioides*, *Doryphorus* (heute synonym zu *Uracentron*), *Microlophus* (heute synonym zu *Tropidurus*), *Uraniscodon* (heute *Uranoscodon*) und *Phrynosoma*. Leider läßt er offen, welche Arten der betreffenden Gattungen ihm vorlagen, doch ist damit auch impliziert, daß er offenbar im Falle mehrerer pro Gattung untersuchter Arten keine substantiellen Unterschiede feststellte. Er konnte so seine Ergebnisse als gattungstypisch zusammenfassen. Er beachtete den Grad der Bifurkation, das Auftreten von „welts“ (= Stützsäume verfestigten Gewebes, „st“ in Abb. 10), deren Verlauf und Struktur sowie das Auftreten und die Ausdehnung von calyx-bedeckten Partien. Durch kombinierte Ähnlichkeitsklassen dieser Merkmalszustände ge-

langte er zu den Gattungsbündeln, die zum großen Teil überraschend gut mit den jüngsten phylogenetischen Vorstellungen von Etheridge (l.c.) korrelieren. So stehen die Großleguane („iguanines“) mit Ausnahme von *Dipsosaurus* beisammen, auch im Falle von *Tropidurus*, *Uranoscodon* und *Uracentron* ist ein Gattungsbündel der „tropidurines“ getroffen, während umgekehrt auch die isolierten Stellungen der untersuchten Gattungen *Anolis* als Vertreter der „anolines“, *Enyalioides* („morunasaurines“) und des aberranten *Polychrus* sich in Copes (l.c.) Schema schon andeuten.

Des weiteren untersuchten Noble & Bradley (1933) den Hemipenis von drei Leguanarten, nämlich *Leiocephalus inaguae*, *Sceloporus undulatus* und *Anolis carolinensis*, dokumentiert durch gute Zeichnungen (l.c.: fig. 11). Die Autoren behielten die Frage, ob die von ihnen beobachteten Unterschiede systematisch relevant seien, weiteren Untersuchungen an umfangreichem Material vor.

Dowling et al. (1971 a) bemerkten in diesem Kontext: „The Iguanidae appears to have escaped study“. Sie nahmen das zum Anlaß, den aberranten, tief gegabelten Hemipenis der tropidurinen Art *Plica plica* (vgl. Abschnitt „Schlüssel-Schloß-Prinzip“) detailliert zu beschreiben und abzubilden, als ersten Beitrag einer geplanten Serie, die aber bislang nicht fortgesetzt wurde. Köster & Böhme (1975) und Böhme (1983) bildeten den *Plica*-Hemipenis erneut ab. Green (1977) beschrieb denjenigen von *Uracentron* (= *Doryphorus* bei Cope 1886). Die *P. plica*-Abbildung von Dowling et al. (l.c.) findet sich — ohne Textkommentar — bei Dowling & Duellman (1978) reproduziert; ebenso ohne begleitende Beschreibung abgebildet sind dort noch die Organe von *Crotaphytus collaris* und *Iguana iguana*.

Schließlich dokumentierte Blanc (1977) in seiner Monographie der Madagaskar-Leguane deren Hemipenes photographisch.

Eigene Befunde

Von folgenden Leguanarten — aufgeführt nach den Etheridge'schen Verwandtschaftsgruppen — konnte ich ausgestülpt präparierte Hemipenes untersuchen (lediglich bei der frisch nicht beschaffbaren Meeresechse von Galapagos mußte auf ein invertiertes Organ zurückgegriffen werden): *Iguana iguana*, *Cyclura cornuta*, *C. ricordii*, *Ctenosaura pectinata*, *Amblyrhynchus cristatus*, *Brachylophus fasciatus* als Vertreter der „iguanines“; *Oplurus cuvieri*, *Chalarodon madagascariensis* für die „oplurines“; *Enyalioides microlepis* für die „morunasaurines“; *Basiliscus galeritus*, *B. basiliscus*, *B. plumifrons*, *B. vittatus*, *Corythophanes hernandezii*, *C. cristatus*, *Laemactus deborrei* für die „basiliscines“; *Anolis latifrons*, *A. richardii*, *A. marmoratus*, *A. roquet* für die „anolines“; *Crotaphytus collaris* als Einzelgattung; *Sceloporus jarrovi*, *S. occidentalis*, *S. melanorhinus*, *Callisaurus draconoides*, *Phrynosoma plathyrhinos*, *P. asio* für die „sceloporines“; *Diplolaemus darwini*, *Pristidactylus spatulatus* für die „leiosaurines“; *Phymaturus palluma*, *Ophryoscoptes haenschi*, *O. iridescens*, *Tropidurus peruvianus*, *T. occipitalis*, *T. spinulosus*, *T. etheridgei*, *T. praeornatus*, *Uranoscodon superciliaris*, *Plica plica* für die „tropidurines“; sowie schließlich *Polychrus marmoratus* als Einzelgattung.

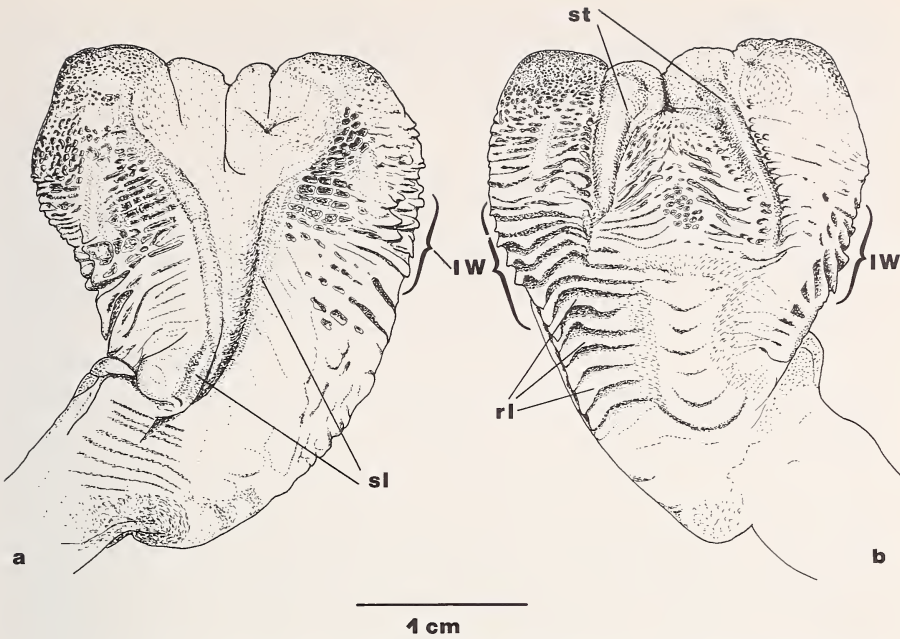


Abb. 10. Sulcal- (links) und Asulcalansicht des Hemipenis von *Iguana iguana* (ZFMK unkatalog.). sl: Sulcuslippen; rl: Randleisten der Calyces; st: Stützsäume; IW: longitudinale Wülste. — Zeichn. K. Doering.

Iguana iguana

ZFMK unkatalogisiert: ohne Fundortangabe (Abb. 10). Hemipenis keulenförmig. Sulcuslippen (sl auf Abb. 10) stark asymmetrisch; die äußere insgesamt verkürzt, aber dafür saumartig vorstehend und den unteren Sulcusbereich breit verdeckend; die innere in Richtung Pedicel undeutlich werdend. Der Sulcus öffnet sich in einen glatt ausgekleideten konkaven Bereich, von dem drei deutlich einschnürende Längsnähte zum asulcalen Truncusbereich hinüberziehen. Der mittlere Einschnitt divergiert und bildet den Innenrand einer longitudinalen Stützstrebe (st; „welt“ sensu Cope 1986), die aus verstärktem Gewebe besteht, das aber dennoch mit winzigen Calyces dicht besetzt ist. Daher wird ein eigener Terminus, den Begriff „welt“ übersetzend, hier nicht geprägt. Der gesamte Apex ist an seiner asulcalen Seite mit diesen winzigen Calyces bekleidet, die pedicelwärts in größere, querverbreiterte übergehen und deren Randleisten (rl) dann gefaltet oder lamellenartig aussehen. Die hierzu im englischsprachigen Schrifttum gebrauchten Termini „plicate“ oder „lamine“ werden hier nicht übernommen, weil unter Plicae hier die anders gebauten Wulstleisten der Scincomorpha verstanden werden und durch neue Termini die Homologie der diversen Calyx-Ausprägungen nicht verdunkelt werden soll. Lateral bilden die Calyxleisten übereinander stehende Vorwachsungen, die longitudinale Wülste (IW) ergeben. Das Pedicel ist querge- rief und an beiden Seiten mit Melanophoren angereichert.

Der bei Dowling & Duellman (1978, fig. 75.5) dargestellte Hemipenis derselben Art (Sulcalansicht) entspricht dem hier beschriebenen Organ.

Cyclura cornuta

ZFMK 21138 — 139; Haiti. Organ keulenförmig, stärker in sich gekrümmt als bei *I. iguana*. Äußere Sulcuslippe ebenfalls asymmetrisch saumartig erweitert. Sulcus breit, sich in einen glatt ausgekleideten vorderen Apicalbereich öffnend. Dessen asulcaler Bereich ist mit winzigen Calyces bedeckt, die am Truncus größer werden und eine Tendenz zur Querverbreiterung zeigen. In der Aufsicht wird eine scharfe Querfurche sichtbar. Die longitudinalen Stützstreben sind an ihren Innenseiten mit dem dazwischen liegenden Gewebe verbunden, so daß eine Art asulcaler Stützschild mit einheitlich kleiner Calycierung entsteht.

Trotz eines geringen Größenunterschiedes der Organe (wie auch ihrer Träger) stimmen sie vollständig miteinander überein.

Cyclura ricordii

ZFMK 35491: Grenzgebiet Haiti zur Dominikanischen Republik. Organ keulenförmig, in der Längsachse verdreht. Sulcus daher gebogen, innere Sulcuslippe wulstig, äußere dagegen saumartig ausgezogen. Sulcus öffnet sich apikal in einen glatten Bereich, der durch einige tiefe und kurze Längs- und Querfurchen gegliedert, aber nicht in zwei Loben geteilt ist. Calyces auf der asulcalen Seite sehr irregulär, sich rasch pedicelwärts vergrößernd, dabei nicht querverbreitert, sondern ein weitmaschiges Netzwerk bildend, das abrupt in ein langes, glattes Pedicel übergeht. Die bei *Iguana*, *Cyclura cornuta* und *Ctenosaura pectinata* (s. unten) homologen Stützstreben („st“ auf Abb. 10) sind sehr kurz und schließen ein glattes Feld ein. Melanophoren finden sich nicht.

Ctenosaura pectinata

ZFMK 13248: Acapulco, Guerreros/Mexiko. Organ birnenförmig. Sulcus gerade, von asymmetrisch ausgebildeten Sulcuslippen begrenzt, deren äußere nicht nur saumartig, sondern auch wellenförmig verlängert ist und teils der anschließenden Truncusfläche anliegt, teils über die Sulcusinnenfläche übersteht. Eine apicale Einschnürung in Fortsetzung des Sulcus teilt das Organ in zwei Loben, die apikal mit winzigen Calyces übersät sind. Sie gehen pedicelwärts sukzessiv in größere, im Truncusbereich querverbreiterte Calyces über. Zwei asulcal und longitudinal verlaufende Stützstreben schließen ein calyxbekleidetes Feld ein, übereinander stehende, zipfelartige Auswachsungen von Calyxleisten bilden zwei laterale Längskanten. Melanophoren sind nicht vorhanden.

Amblyrhynchus cristatus

MCZ 2024: Galapagos-Inseln/Ecuador. Von der Meeresechse war nur dies eine einzogen aus der Schwanzwurzel herauspräparierte Organ verfügbar. Es war bereits in einer Weise angeschnitten, die eine ordentliche Präparation und daher eine Vorstellung von Form und Lagebeziehung am Organ nicht ermöglichte. Sichtbar bleibt nur die hier zuinnerst liegende

Calyxbekleidung, die außerordentlich stark entwickelt ist und aus tiefen Calyces mit hohen, dünnen Leistenrändern besteht. In situ liegen die Calyxleisten oft so geschindelt, daß der Eindruck einer glatten Fläche entsteht. Erst durch Auseinanderziehen mit der Präpariernadel werden die darunter liegenden tiefen Calyces sichtbar. Ihre Größe scheint in apicaler Richtung stark abzunehmen.

Es wäre sehr wichtig gewesen, von *A. cristatus* einen gut präparierten, evertierten Hemipenis zu haben, desgleichen von den mir gar nicht zugänglichen *Conolophus*-Arten. Auf die besondere Wichtigkeit der Galapagos-Großleguane innerhalb der Iguanidae komme ich in der Diskussion der Familie zurück.

Brachylophus fasciatus

CNHM 142772: Le Vaka, Ovalua Island/ Fiji-Inseln. Organ keulenförmig. Nach seiner Größe und der seines Trägers (Kopf-Rumpflänge 190 mm) mit Sicherheit adult. Oberfläche des gesamten Organs glatt wirkend, erst bei starker Vergrößerung und Abtrocknung sind undeutliche, sehr flache Calyxstrukturen zu erkennen, deren Leisten kaum erhaben sind. Es finden sich unregelmäßig verteilte Felder von Melanineinlagerung.

An diesem Einzelstück kann nicht beurteilt werden, ob die schwach ausgebildete Calyxbekleidung Ausdruck saisonaler Variation oder aber typisch für die Art ist.

Oplurus cuvieri

ZFMK 38687: Majunga/Madagaskar. Organ ungeteilt. Sulcus mit großen, saumartigen Lippen, Apex zweilobig, wobei der (in situ) äußere Lobus kleiner als der innere ist. Zwischen den Loben am asulcalen Apexrand ein ungefähr dreieckiger Fortsatz, der mit sehr kleinen Calyces bekleidet ist und weicherer Gewebe als das übrige Organ aufweist. Unterhalb dieses Fortsatzes geht die Calyxbekleidung sukzessiv in größere, im unteren Truncusbereich große, waagrecht verschmolzene Calyces über. Das gesamte Organ hat auf der asulcalen Seite je eine seitliche Längsdelle, die unterhalb der Apicalloben in die Waagerechte umbiegt, aber die Calyxbekleidung nicht unterbricht. Im unteren Truncusbereich finden sich asulcal und sulcal zwei voneinander getrennte Felder verstreuter Melanophoren, die auch auf das Pedicel übergreifen.

Die bei Blanc (1977, pl. II oben) abgebildeten Seitenzipfel der Apicalloben sind bei unserem Tier nicht deutlich.

Chalarodon madagascariensis

ZFMK 8909 — 910: Tuléar/Madagaskar. Organ gestreckter als bei *O. cuvieri*, Apex weniger deutlich differenziert. Sulcus gerade, Sulcuslippen weniger breit, die äußere deutlich schmäler als die innere. Apicale Loben oberseits glatt, zur asulcalen Seite zipflig ausgezogen. Asulcale Seite des Truncus durch zwei seitliche Längsfurchen begrenzt, die eine Samenrinne vortäuschen können, aber die Calyxbekleidung nicht unterbrechen. Calyces wie bei *C. cuvieri* zur Organbasis hin größer und gröber werdend.

Trotz gleicher Körpergröße und identischer Sammeldaten hat das Männchen ZFMK 8910 weniger gut differenzierte Calyces. Eingelagerte Melanophoren fehlen bei beiden Tieren.

Das bei Blanc (1977, pl VIII) abgebildete Organ stimmt im wesentlichen mit obiger Beschreibung überein.

Enyalioides microlepis

ZFMK 40451 — 454: Guayaquil/Ecuador. Organ gedrungen, von der sulcalen Seite her un- gegliedert rundlich erscheinend. Sulcus öffnet sich breit zum Apex und erweitert sich in ein glattes, halbrundes Apikalfeld, das mit scharfem Rand von einer mit winzigen Calyces be- kleideten Kante begrenzt wird. Oberseits ist der Apex durch eine Medianfurche sehr schwach eingesenkt, die sich asulcal bis zum Pedicel fortsetzt. Asulcal ist eine Differenzie- rung in Truncus und Pedicel deutlicher. Sie wird markiert durch eine mediane Erhabenheit, die aus festerem Gewebe etwas dunklerer Farbe besteht. Sie weist, wie auch das Pedicel, eine glatte Oberfläche auf. Die Männchen ZFMK 40452 — 454, die eine absteigende Grö- ßenreihe bis ins Subadultstadium bilden, weisen prinzipiell dieselben Strukturen wie das Adult-Männchen 40451 auf.

Basiliscus galeritus

ZFMK 42742: Santo Domingo/ Ecuador. Organ gedrungen, stark in sich zur sulcalen Seite hin abgeknickt. Sulcus daher stark winklig gebogen, teilt den Apex in zwei Loben und mün- det dort in eine glatte, sich auf der Sulcalseite der Loben erstreckende Fläche. Diese geht dann zur asulcalen Seite in eine deutliche, wabenartige Calyxbekleidung über, die nicht zu waagerechten Verschmelzungen und auch nicht zu Randauswachsungen tendiert. Median auf der asulcalen Seite steht eine größere Erhebung, die durch die Knickung des Gesamtor- gans bei Seitenansicht einen weit nach außen ragenden Fortsatz bildet. Pedicel dicht mit Melanophoren besetzt, von denen einige den erwähnten asulcalen Höcker erreichen.

Basiliscus basiliscus

MCZ R-145266 und R-150952: Kolumbien. Organ gedrungen, in sich zur Sulcalseite stark abgeknickt. Sulcus mit fleischigen Lippen, den zu ihm gewandten Apex-Teil in zwei Loben gliedernd. Deren sulcus-zugewandte Flächen glatt, asulcal mit wabenartigen Calyces be- kleidet. Dort median eine glatte Erhebung, die bei Seitenansicht am Gipfel der Knickstelle stark vorspringt. Beide Männchen sind gleichartig gebaut. Melanophoreneinlagerungen feh- len.

Basiliscus plumifrons

ZFMK 19062: Costa Rica; ZFMK 41935: Honduras. Organ mäßig gestreckt, kaum gewin- kelt. Sulcuslippen schmal, den Apex median nicht in zwei Loben teilend, sondern divergie- rend und dadurch ein medianes Element bildend. Dessen glatte Fläche geht, wie auch an den Seitenteilen, in den calyxbekleideten asulcalen Truncus über, wo die Calyces sich basis-

wärts zunehmend querverbreitern. Stark ausgewachsene, übereinander stehende Zipfel asulcaler Calyxleisten bilden einen medianen Vorsprung, der daher von der glatten Erhebung bei *B. galeritus* und *B. basiliscus* verschieden ist. Einige isolierte Melanophoren im Bereich der Samenrinne. Das kleinere honduranische Männchen zeigt keine Abweichungen.

Basiliscus vittatus

ZFMK 27414: Costa Rica. Organ etwas gestreckter als bei *B. galeritus*. Sulcus ebenfalls den Apex in zwei Loben teilend, deren zu ihm gewandte Seiten glatt sind. Calyxbildung ebenfalls wabenartig, asulcal kein vorspringender medianer Höcker. Melanophoren ebenfalls fehlend.

Corythophanes hernandezii

ZFMK 39546 — 547: Mexiko. Organ gedrunken, Pedicel abgesetzt, Sulcus an der Außenseite von einer differenzierten Lippe begrenzt, innen nicht. Apex in zwei Loben geteilt, die — von oben betrachtet — durch übereinander stehende Verwachsungen der Calyxleisten in je drei erhabene Längswülste gegliedert sind. Eine Art Ringfalte begrenzt den Calyxbereich asulcal gegen das glatte, kurze Pedicel und bildet median zwei Zipfel. Im Bereich der senkrechten Calyxleistensäume stehen diese soweit vor, daß die Lateralansicht des Hemipenis bei kleiner Vergrößerung stachlig wirkt.

Der Hemipenis des zweiten, etwas kleineren Männchens ZFMK 39547 ist mit dem des ersten identisch.

Corythophanes cristatus

ZFMK 19059: Costa Rica; KU 59602: Alta Verapaz/ Guatemala. Organ gedrunken keulenförmig. Äußere Sulcuslippe viel breiter als innere. Asulcale Seite des Apex mit wabenartigen Calyces, die bei KU 59602 pedicelwärts größer werden, bei ZFMK 19059 sehr undeutlich sind. Im Kloakengewebe verstreute Melanophoren, die aber den Hemipenisschaft nicht erreichen.

Laemactus deborrei

ZFMK 19048, 19050, 19052: Costa Rica. Apex und Truncus deutlich vom Pedicel differenziert. Sulcuslippen deutlich, beiderseits gleichgroße Säume ausbildend. Das gesamte, gedrunken gebaute Organ mit Calyces bekleidet, die apical klein sind, zu den Seiten des Truncus hin waagerecht verschmelzen. Die gleichsinnige Ausbuchtung übereinander stehender waagerechter Calyxleisten ergibt eine Längsgliederung des Organs. Auf der apicalen Seite findet sich eine große glatte Papille, die aus der Calyxbekleidung hervorragt. Unterhalb von ihr setzt ein erhabener glatter Steg zum Pedicel an, der beidseitig von je einer vertieften glatten Truncuspartie begrenzt wird.

Anolis latifrons

ZFMK 40446 — 448: Guayaquil/Ecuador. Organ gedrunken, „gestielt“ wirkend. Sulcus von stark wulstigen, fleischigen Lippen begrenzt, die sich berühren, also ein sekundäres Lumen erzeugen. Die äußere der beiden Sulcuslippen ist kräftiger entwickelt. Auf halber Höhe des Organs biegen die Sulcuslippen rechtwinklig auseinander nach außen und gehen in die Umrandung eines apicalen, verbreiterten Feldes über, das durch eine mediane Konkavität zwei schwach angedeutete Loben erkennen läßt und mit quer zur Organachse verlaufenden Falten bedeckt ist. Diese Falten erinnern stark an die Plicae der Scincomorpha (vgl. unten). Die apicale Seite ist dicht mit kleinen Calyces bedeckt, die sich pedicelwärts vergrößern. Am größten sind sie auf einer Erhebung, die sich auf der asulcalen Seite median unter den beiden Apicalloben befindet. Unmittelbar darunter folgt das Pedicel mit glatter Oberfläche. Die Fältelung auf der Sulcalseite wie auch die Calyxleisten auf der asulcalen Seite sind beide mit einer bei starker Vergrößerung sichtbaren pustulären Feinstruktur versehen.

Die Hemipenes der drei untersuchten Männchen sind untereinander völlig gleich.

Anolis richardii

ZFMK 13835 — 836: Grenada. Organ gedrunken mit wulstigen Sulcuslippen, die den Sulcus selbst als Rohr einschließen. Verbreitertes Feld am apicalen Sulcusende gefältelt. Asulcale Seite mit kleinen Calyces bedeckt, die auf einer medianen Erhabenheit am größten sind. Diese Erhebung springt auffallend zapfenartig vor, so daß unter ihr eine deutliche Grube entsteht.

ZFMK 13836 ist das kleinere der beiden untersuchten Männchen und unterscheidet sich durch weniger deutliche Calyxleisten.

Anolis marmoratus speciosus

ZFMK 41010: Couzier/Guadeloupe. Organ gestielt wirkend, mit deutlich in zwei Loben gegliedertem Apex. Sulcuslippen kräftig, aber den Sulcus selbst freilassend. Dieser teilt sich apical in zwei konkave Bereiche an der Basis der Loben. Deren asulcale Seite ist einheitlich mit gut differenzierten Calyces besetzt. Die Loben besitzen je einen großen erhabenen Längswulst, der sich median mit seinem Pendant zu einer stark vorspringenden, zapfenartigen Erhabenheit vereint. Dieser große Zapfen ist weich und flexibel.

Anolis roquet summus

ZFMK 41037: Martinique. Das adulte, voll ausgefärbte Männchen besitzt einen Hemipenis, der in Form und Proportionen mit dem der vorigen Art übereinstimmt. Allerdings sind Calyces nicht ausgebildet. Ob es sich hierbei um eine saisonale Bedingtheit handelt, kann mit diesem Einzeltier nicht geklärt werden; auch eine sinnvolle Spekulation ist nicht möglich.

Crotaphytus collaris

ZFMK 14136: Reno, Nevada/U.S.A.. Organ gedrunken, rundlich. Sulcus schiebt sich apical zwischen zwei leicht angedeutete Loben und endet dort mit einem zipfelartigen Sulcuslippenausläufer. Beiderseits der Sulcsmündung ein breites, glattflächiges Feld, das erst lateral und apical von einer Calyx-Fläche umgrenzt wird. Asulcale Seite des Apex median eingesenkt, mit Calyces bekleidet, die in Richtung Pedicel zunehmend waagrecht verschmelzen und einen wulst- oder faltenartigen Eindruck machen. Im unteren Sulcusbereich einige verstreute Melanophoren.

Dowling & Duellman (1978, fig. 75.4.) bilden einen nicht von beschreibendem Text begleiteten Hemipenis von *C. collaris* ab, der dem hier untersuchten in keiner Weise ähnelt. Die Abbildung gleicht vielmehr dem iguaninen Typ, so daß mir eine Verwechslung in der Abbildungslegende nicht ausgeschlossen zu sein scheint.

Sceloporus jarrovi

ZFMK 13850: Nevada/U.S.A.. Organ keulenförmig, mäßig schlank. Sulcus gerade, seine Lippen nicht besonders differenziert. Apex glattflächig mit paariger Konkavität. Zwei paarig angeordnete Lateralloben sind in der unteren Hälfte mit feinen Calyces bekleidet, ein dritter medianer Lobus ist glatt und sorgt für das keulenförmige, ungegabelte Aussehen des ganzen Hemipenis. Der asulcale Truncus ist gleichmäßig mit Calyces bedeckt und gut vom glatten Apex- sowie auch vom Pedicelbereich differenziert.

Sceloporus occidentalis

ZFMK 14137: Nevada/ U.S.A.. Bis auf den etwas gedrungeneren Bau des Hemipenis gut mit voriger Art übereinstimmend. Lediglich auf der konkaven Oberfläche der beiden lateralen Apicalloben sind isolierte Melanophoren eingestreut.

Sceloporus melanorhinus

ZFMK 13255 und 13257: Acapulco, Guerreros/ Mexiko. Pedicel langgestreckt, daher Truncus und Apex stärker abgegliedert wirkend. Mit beiden vorigen Arten im Grundaufbau übereinstimmend. Calyces bei ZFMK 13255 flacher und weniger differenziert, trotz etwas bedeutenderer Körpergröße.

Callisaurus draconoides

ZFMK 19033: südwestl. U.S.A.. Organ von der sulcalen Seite gedrunken, fast kugelig. Sulcus öffnet sich breit, seine äußere Randlippe ist saumartig verlängert und zieht sich auf den glatten Apex, der eine mediane lobenartige Auswachsung zeigt. Diese läuft in einen zipfelartigen, großen, mit Calyces bekleideten asulcalen Fortsatz aus, dessen Unterrand mit der asulcalen, ebenso calyxbekleideten Seite des Hemipenis in Verbindung steht. Eine Grenze zwischen Apex und Truncus läßt sich hier nicht ausmachen. Die Calyces zeigen schon im Apicalbereich die Tendenz zur Querverbreiterung.

Phrynosoma plathyrhinos

ZFMK 13846: Reno, Nevada/ U.S.A.. Hemipenis kugelig. Sulcus extrem kurz. Apex in Aufsicht in mehrere lobenartige stumpfe Vorsprünge gegliedert, die alle mit glattem Epithel bekleidet sind. Asymmetrisch eingestreut sind eine größere und ein kleinere Melanophoren-anhäufung. Asulcale Seite mit feinen Calyces bedeckt; zwei mediane, übereinanderstehende zapfenartige Erhebungen sowie drei Längsfurchen gliedern sie.

Phrynosoma asio

ZFMK 21144: Mexiko. Die Hemipenes des einzigen verfügbaren Männchens dieser großwüchsigen Krötenechse sind leider nicht vollständig ausgestülpt, so daß nur die deutlich differenzierten Calyces der Truncusbekleidung, nicht aber die Apicalstrukturen sichtbar sind.

Diplolaemus darwini

KU 160892: Neuquén/ Argentinien (Abb. 11). Auf ein kurzes Pedicel folgt eine tiefe Gabelung des Hemipenis in zwei gedrungene, kräftige Arme. Sulcus auf dem Pedicel von fleischigen, teils gekräuselten Lippen begrenzt, dann gerade in apicaler Richtung verlaufend, um an der Gabelstelle **oberseits** die divergierenden Arme tief einzuschneiden; an deren

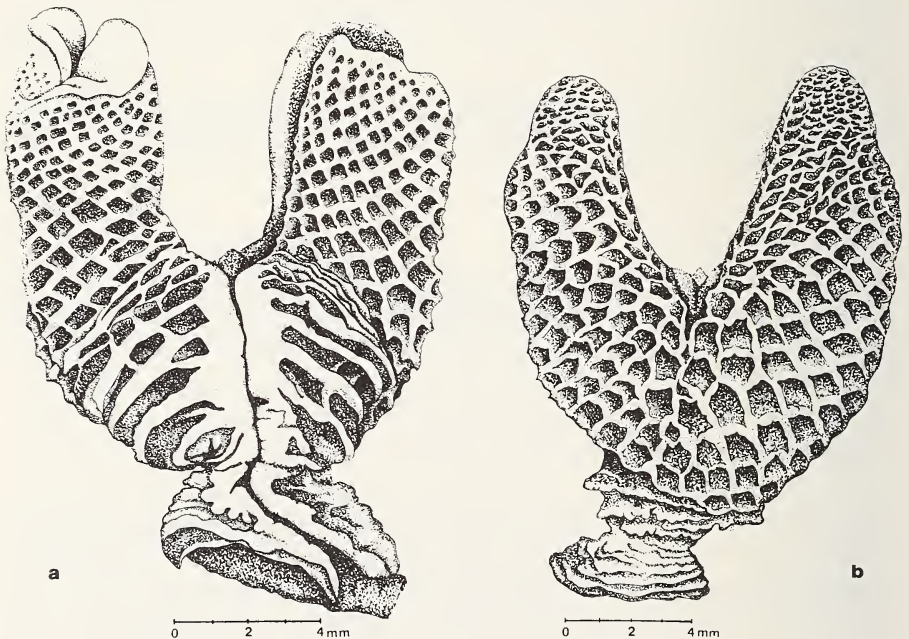


Abb. 11. Hemipenis von *Diplolaemus darwini* (KU 160892); a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. U. Hauptmann.

Spitze in einer zweizipfligen Mündung endigend. Sulcale Seite vollständig mit Calyces bekleidet, die basiswärts größer werden und Neigung zu Querverbreiterungen zeigen. Die dadurch entstehende lamellenartige Struktur setzt sich bis aufs Pedicel fort (Abb. 11 a). Auf der asulcalen Seite behalten die Calyces ihre regelmäßige wabenartige Struktur bei, sich ebenfalls basiswärts vergrößernd. Pedicel von dieser Seite ebenfalls lamellenartig strukturiert (Abb. 11 b).

Pristidactylus spatulatus

KU 160888: Mendoza/ Argentinien (Abb. 12). Ähnlich *Diplolaemus*, Pedicel weniger klar abgesetzt. Truncus tief gegabelt und Sulcus ebenfalls die — hier kürzeren — Arme auf deren Oberseite tief einschneidend. Sulcusbündung mit welligem Endsaum der Lippen umgeben. Apical kleine, am Truncus größere, rechteckige bis querverbreiterte Calyces, die sich auch bei dieser Art bis aufs Pedicel fortsetzen. Asulcal vollständig mit Calyces bekleidet.

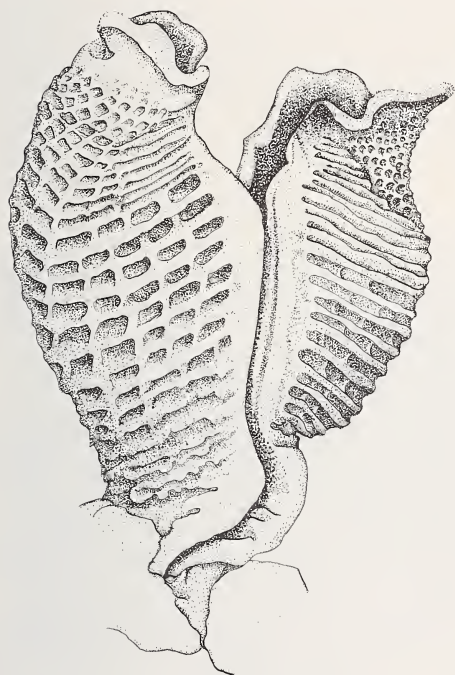


Abb. 12. Hemipenis von *Pristidactylus spatulatus* (KU 160888) in Sulcalansicht. — Zeichn. U. Hauptmann.

Phymaturus palluma

ZFMK 38731: 300 km südl. Santiago/ Chile; ZFMK 44765: Chile. Hemipenis gedrunken, fast kugelig. Sulcus kurz, mit wulstigen Lippen, die sich an ihrem Ende berühren oder sogar

etwas überdecken. Eine apicale, mediane Einschnürung deutet schwach zwei Loben an, zwei kurze Querfurchen strukturieren die Apex-Oberseite in Aufsicht. Das ganze Organ ist mit einheitlichen kleinen Calyces bedeckt, die erst zur Basis hin verschwinden und das nicht vom Truncus abgesetzte Pedicel glatt erscheinen lassen.

Ophryoessoides haenschii

ZFMK 40456: Guayaquil/ Ecuador. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus von kräftigen, wulstigen Lippen begleitet und sich im letzten Viertel des Organs gabelnd, dadurch eine perfekt Y-artige Form erhaltend. Der so entstehende apicale Mittelteil ist durch eine mediane Einsenkung in zwei Loben differenziert, nicht aber in getrennte Hörner wie bei den anderen tropidurinen Arten mit gegabelter Samenrinne. Beiderseits der Sulcus-Gabelung finden sich auch auf der sulcalen Seite deutliche Calyces, die eine wabenartige bis viereckige Form haben. Asulcal sind an den Loben zwei seitliche Zipfel zu erkennen, die die Mündung der Sulcusäste markieren. Unterhalb der medianen Längsnaht folgt eine unpaare Erhebung, die zunächst mit groben Calyces, dann mit kaum noch erkennbaren Leisten bedeckt ist, so daß sie im Unterbereich glatt wirkt. Unterhalb von ihr beginnt das schmalere, glatte Pedicel, das einen erhabenen, ebenfalls glatten, medianen Längswulst aufweist.

Ophryoessoides iridescens

ZFMK 45763: Prov. Manabi/ Ecuador. Hemipenis keulenförmig. Sulcus wie bei *O. haenschii* tief gegabelt, der Apex ist durch eine leichte mediane Einsenkung nur sehr schwach in zwei angedeutete Loben differenziert. Calyces im medianen Teil zwischen den Sulcusästen kleiner als außerhalb von ihnen.

Tropidurus peruvianus

ZFMK 29304: Küste bei Lima/ Peru. Organ gedrunken, Sulcus über eine kurze Strecke unpaar, dann sich gabelnd und im unteren Zentrum einer sulcuszugewandten, ungefähr runden und planen Apicalfläche endend. Kurz oberhalb der Gabelstelle des Sulcus ist der Hemipenis selbst in zwei tief gespaltene Loben gegabelt, die jedoch nicht als getrennte Arme divergieren, sondern eng aneinanderliegen. Ihre apicale Seite ist mit kleinen Calyces bedeckt, die pedicelwärts größer werden, aber ihre Wabenstruktur beibehalten. Median bedecken sie — in deutlichster und größter Ausprägung — eine vorspringende knopfartige Erhebung, unter der dann das glatte Pedicel ansetzt.

Tropidurus occipitalis

ZFMK 37723: Ecuador; ZFMK 44968, 44970: Prov. Manabi/ Ecuador. Organ stark über seine Querachse sulcal eingeknickt. Seine Lippen öffnen sich auf halber Höhe des Organs, weichen rechtwinklig auseinander und ziehen dann wieder aufwärts zum Apex, der in zwei durch eine tiefe Gabelung voneinander getrennte Hörner geteilt ist. Diese divergieren aber

nicht armartig, sondern liegen einander an. Der Sulcus selbst gabelt sich ebenfalls und ist als Rinne bis zum Mittelpunkt jedes der beiden Apicalloben gut zu verfolgen. Deren Endabschnitt ist je eine relativ glatte und plane, sulcalwärts gerichtete Fläche. Beide Flächen sind durch je eine Ringfurche pilzhutartig von den darunter liegenden Schäften der verlängerten Loben abgeschnürt. Diese sind auf der asulcalen Seite glatt, bis sie zum truncalen Bereich zusammenstoßen. Der Truncus selbst ist asulcal mit tiefen Calyces bekleidet, die fast alle querverbreitert sind und deren Leisten daher ein Lamellenmuster bilden.

Der Bereich des Sulcus vor seiner Gabelung ist bei den beiden Männchen aus Manabi dicht schwarz pigmentiert, bei dem dritten ecuadorianischen Männchen dagegen nicht.

Tropidurus spinulosus

ZFMK 38487: Filadelfia, Chaco/ Paraguay (Abb. 13). Organ schlank, sehr langgestreckt, auf über die halbe Länge gespalten. Sulcus schmal, von schmalen, aber wulstigen Lippen begrenzt, gabelt sich ebenfalls und verläuft an beiden stark divergierenden Apexhörnern bis an deren Spitzen. Erst nach der Gabelstelle zeigen die Hörner eine Schwellung, um zur einwärts gekrümmten Spitze hin zipflig auszulaufen. Erst ab dieser Schwellung (vgl. Abb. 13) sind Calyces ausgebildet, die zur Spitze der Apexhörner hin immer kleiner werden. Gabelstelle und Pedicel glatt.

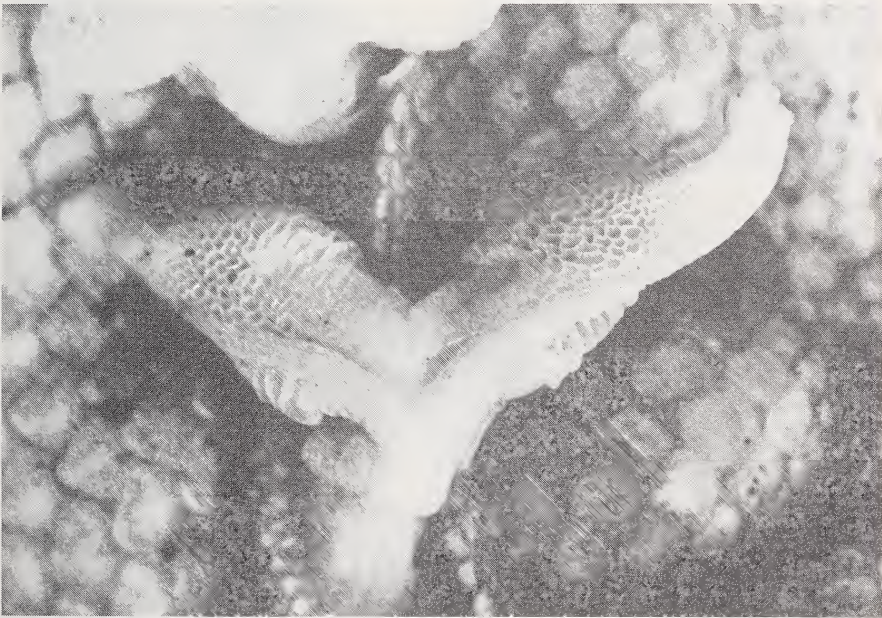


Abb. 13. Hemipenis in situ (ZFMK 38487) von *Tropidurus spinulosus* in Sulcalansicht. — Aufn. E. Schmitz.

Tropidurus etheridgei

ZFMK 38483, 38597, 40981 — 982: Filadelfia, Chaco/ Paraguay (Abb. 14.). Der vorigen Art äußerst ähnlich, nur divergieren die beiden Apexhörner nicht so stark, ihre Spitzen sind stärker einwärts gerollt (vgl. Abb. 14). Dies könnten natürlich auch Präparationsartefakte sein.

Die vier Männchen gleichen einander.



Abb. 14. Hemipenis in situ von *Tropidurus etheridgei* (ZFMK 38583) in Seitenansicht. — Aufn. E. Schmitz.



Abb. 15. Hemipenis von *Uranoscodon superciliaris* (KU 128218) in Sulcalansicht. — Aufn. E. Schmitz.

Tropidurus praeornatus

ZFMK 38737: Villa Montes, Chaco/ Bolivien. Hemipenis tief gegabelt und völlig den Verhältnissen bei beiden vorigen Arten entsprechend.

Uranoscodon superciliaris

KU 128218: Brasilien (Abb. 15). Sehr ähnlich den beiden vorigen *Tropidurus*-Arten, nur ist das Pedicel an der asulcalen Seite breiter, so daß das Organ insgesamt weniger schlank wirkt.

Plica plica

ZFMK 27350: Brownsberg/ Surinam (Abb. 16); ZFMK 34303: Trinidad. Sehr ähnlich dem Hemipenis der vorigen drei Arten. Auf ein schlankes Pedicel folgt ein wiederum tief gega-



Abb. 16. Hemipenis in situ von *Plica plica* (ZFMK 27350). —
Aufn. E. Schmitz.

belter Truncus, dessen divergierende Arme erst ab einer Schwellung nach der Gabelung dicht mit Calyx-Ornamentierung besetzt sind, ebenfalls wieder rund um die Arme herum. Der Sulcus ist entsprechend gegabelt und zieht bis an die apicalen Enden der Arme. Im Unterschied zu den drei vorigen Arten sind deren Spitzen jedoch nicht einwärts, sondern nach **außen** gerollt, was sicher kein Artefakt sein dürfte: Denn nicht nur unsere beiden o.a. Männchen zeigen dies (vgl. Abb. 16), sondern auch die beiden Männchen (Trinidad und Peru), die Dowling et al. (1971 a) für ihre gründliche Beschreibung und Abbildung (l.c., fig. 1), reproduziert bei Dowling & Duellman (1978, fig. 75.6) sowie bei Köster & Böhme (1975: Abb. 2), vorgelegen haben. Ein weiteres wichtiges Argument ist der nachgewiesene Zusammenhang zwischen dieser typischen, nach außen gerollten Form des *Plica*-Hemipenis und entsprechenden Bildsymbolen durch Indianer, die diesen kleinen Leguan gottartig verehren (vgl. die Abb. bei Böhme 1983).

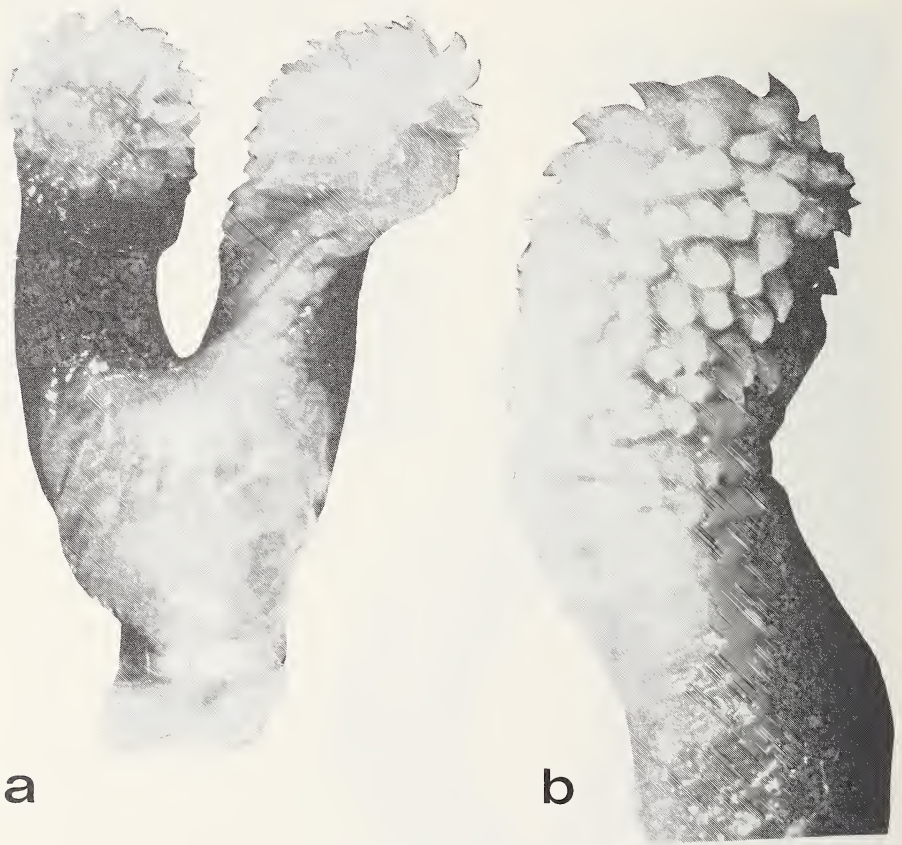


Abb. 17. Hemipenis von *Polychrus marmoratus* (KU 167504). a. Asulcalansicht, b. Detail eines Apicalastes. — Aufn. C. Bock.

Polychrus marmoratus

KU 167504: Bolívar/ Venezuela (Abb. 17). Hemipenis schmal, tief gegabelt, die beiden Arme kolbenförmig. Sulcus dementsprechend gegabelt. Endabschnitte der stumpf endenden Arme mit völlig aberranten stacheligen, imbrikaten (= schindelartigen) Papillen besetzt, die nur als modifizierte Auswachsungen von Calyxleisten sinnvoll zu deuten sind (vgl. Diskussion).

Diskussion

Bei der hohen Artenzahl der Iguanidae (ca. 650) erscheint die Zahl der hier untersuchten Arten von knapp 40 sehr gering. Bedenkt man aber, daß allein die Gattung *Anolis* schon über 200 Arten enthält und dazu die Genera *Sceloporus* und *Liolaemus* mit je ca 50 Arten nochmals 100 addieren, so entfällt fast die Hälfte aller Arten auf 3 Gattungen, während die zweite Hälfte sich auf die weiteren 53 Genera verteilt! Aus diesen Zahlen (n. Dowling & Duellman 1978) wird klar, daß viele Gruppen hier doch günstiger im Material repräsentiert sind. Dies gilt auch für die Subgruppen, so daß die Variationsmöglichkeiten des Iguaniden-Hemipenis hinreichend erfaßt sein dürften. In vielen Fällen dürften auch Voraussagen über noch nicht untersuchte Formen nicht nur zulässig, sondern auch zutreffend sein. Ansatzpunkte für weitergehende Folgeuntersuchungen sind daher zahlreich.

Das Vorkommen eines keulenartigen, einfachen, ungeteilten Hemipenis bei den iguaninen, oplurinen, morunasaurinen und sceloporinen Leguanen sowie bei *Crotaphytus*, und die nur angedeutete Teilung des Organs bei den basiliscinen und anolinen Gattungen legen nahe, daß dieser weitverbreitete Merkmalszustand der ursprüngliche ist. Deutlich geteilte Organe finden sich nur bei den leosaurinen und tropidurinen Formen sowie bei *Polychrus*. Diese Kondition wird daher als abgeleitet angesehen. Es bleibt weiter unten zu prüfen, ob diese Bewertung auch dem „out-group-comparison“ mit anderen Familien standhält. Immerhin ist sie hier korreliert mit der Tatsache, daß die wegen ganz anderer Merkmalsgruppen als die ursprünglichsten angesehenen Gattungsbündel gerade die „morunasaurines“, „oplurines“ und „iguanines“ sind (vgl. Estes 1983)!

Das Vorhandensein von Calyces, für alle untersuchten Vertreter festgestellt und nur bei *Polychrus* offenbar aberrant weiterentwickelt, muß wegen dieser Verbreitung schon beim „in-group-comparison“ ebenfalls als plesiomorph angesehen werden. Es ist daher nicht geeignet, die Leguane als Familie synapomorph, also als monophyletische Einheit zu kennzeichnen. Die Feststellung von Estes (l.c.), die Iguaniden seien eine paraphyletische Sammelgruppe ohne eine einzige Synapomorphie, gilt also auch nach dieser Untersuchung weiter. Ich konzentriere mich daher auf die Kommentierung der einzelnen Untergruppen.

— „Iguanines“. Die hier vereinigten Großleguane im Sinne von Burghardt & Rand (1982) zeigen in den untersuchten Arten und Gattungen eine bemerkenswerte Einheitlichkeit. Trotz einiger zwischenartlicher Unterschiede, z.B. der Calyx-Ausformung bei *Cyclura cornuta* und *C. ricordii*, läßt sich ein gemeinsamer Grundbau herausarbeiten, dem sich auch *Iguana* und *Ctenosaura* einfügen. Die *Cyclura*-Arten der Karibik gelten als nächste lebende Verwandte der Galapagos-Großleguane (Etheridge 1982). Hier ist besonders bedauerlich, daß die Meeresechse nur in einem bedingt brauchbaren, invertierten Hemipenis, die Landlegua-

ne (*Conolophus*) überhaupt nicht vorlagen. Es ist jedoch zu vermuten, daß die Hemipenes dieser Tiere denen der untersuchten Arten gleichen. Dies würde bedeuten, daß die äußere Diversität, wie etwa Kehlsäcke, Schnauzenzapfen, Nacken- und Rückenkämmen, Schwanzwirtelung und andere soziobiologisch determinierte Merkmale, nicht durch eine entsprechende genitalmorphologische Diversität reflektiert wird! Die Erklärung dafür liegt nach meiner Ansicht in der schon im Allgemeinen Teil (S. 22) diskutierten unterschiedlichen Selektionsbedingtheit beider Merkmalsgruppen. Erstere sind im Zusammenhang mit adaptiven Radiationen zu sehen, letztere nicht oder nicht direkt. Sie spiegeln daher die tatsächlichen genetischen und phylogenetischen Distanzen verlässlicher wider. Daraus könnte man folgern, daß einige der Gattungen durch die frühere typologische Systematik in der Ranghöhe zu hoch bewertet worden seien. Eine erhebliche Stütze dieser Ansicht ergibt sich aus der sensationellen Entdeckung eines Freilandbastards zwischen Meeresechse und Landleguan durch Snell et al. (1984), der zeigt, daß diese so verschieden aussehenden und angepaßten Tiere genetisch immerhin noch zur Hybridenerzeugung — wenn auch wohl sterilen — fähig sind. Genau auf diese Fähigkeit als Kriterium zielt ja bekanntlich der interessante Versuch von Dubois (1981), ein neues und weniger subjektiv-willkürliches Gattungskonzept zu entwickeln.

— „Oplurines“. Blanc (1982) zählt einige Argumente auf, um die Madagaskar-Leguane als natürliche Verwandtschaftsgruppe plausibel zu machen, u.a. die Anordnung ihrer Bauchrippen (Etheridge 1965), Eigenschaften ihrer Serum-Albumine (Gorman et al. 1971) und die Innervation der Vorderextremität (Renous 1978). Ein wesentliches weiteres Argument, das sich schon aus seiner früheren Arbeit (Blanc 1977) ergab und hier unterstrichen wird, ist der synapomorphe Zustand der lateralen Apex-Zipfel am Hemipenis sowohl von *Oplurus* und auch von *Chalarodon*, der die Gruppe als monophyletisch ausweist.

— „Morunasaurines“. Der ungeteilte Hemipenis ist ursprünglich und stützt daher den Basischarakter dieser Gruppe innerhalb der Leguane. Das von Calyces freie Apicalfeld ist eine Apomorphie, doch weitere Arten von *Enyalioides* sowie Vertreter der extrem seltenen Gattungen *Morunasaurus* und *Hoplocercus* müßten untersucht werden, um synapomorphe Gemeinsamkeiten dieser urtümlichen Leguane aufzudecken.

— „Basiliscines“. Die relativ artenarme und daher hier gut repräsentierte Gruppe läßt sich nicht leicht genitalmorphologisch charakterisieren. Fest steht nur, daß *Laemactus deborei*, ein Vertreter der sogenannten Kronenbasiliken, den echten Basiliken (Gattung *Basiliscus*) näher steht als den höher spezialisierten Helmkopfleguanen *Corythophanes* spp.). Dies ergibt sich aus den asulcalen Medianzapfen.

— „Anolines“. Bei den nur vier untersuchten Arten dieser formenreichsten Leguangupe mit über 200 Arten allein in der Gattung *Anolis* (einschließlich *Norops*) kann sich der gemeinsame Besitz eines medianen asulcalen Zapfens allenfalls als vage Andeutung einer eventuellen Synapomorphie empfehlen. Offenbleiben muß auch, ob dieser Zapfen mit dem der „basiliscines“ homolog, und falls ja, sogar synapomorph wäre. Auch zu den abgespaltenen Satellitengattungen *Chamaeleolis*, *Deiropyx*, *Phenacosaurus* oder *Chamaelinorops* kann hier nichts gesagt werden. Immerhin steht fest, daß die an den nur vier Arten beobachteten hemipenialen Gemeinsamkeiten sowohl karibische als festländische, sowohl Alpha-

als auch *Beta-Anolis* (*Norops*) betreffen (vgl. hierzu Etheridge 1959). Die hier angedeutete Synapomorphie des asculalen Zapfens ergibt sich auch bei *A. carolinensis*, beschrieben von Noble & Bradley (1933). Die Angaben von Cope (1896) sind hierfür unergiebig.

— „Sceloporines”. Auch für diese artenreiche Gruppe ist der Materialstand unzulänglich. Der bei Noble & Bradley (l.c., fig. 11 c, d) abgebildete und charakterisierte Hemipenis von *Sceloporus undulatus* stimmt nicht gut im Detail (asulcaler verfestigter Längswulst) mit den hier untersuchten Arten überein. Festzuhalten ist jedoch die auffallende Sonderstellung von *Callisaurus draconoides*, die künftige Vergleiche mit weiteren sceloporinen Gattungen interessant macht.

— „Leiosaurines”. Die beiden untersuchten Arten und Gattungen zeigen eine eindrucksvolle Synapomorphie, nämlich die in beiden Fällen auf der Oberseite der divergierenden Hemipenisarme tief eingelassenen, gegabelten Samenrinnen. Die Vorhersage ist wahrscheinlich, daß auch *Leiosaurus*, *Aperopristis* und *Cupriguanus* diese Merkmale zeigen und die auf das südlichste Südamerika beschränkte Gruppe als monophyletisch kennzeichnen könnten.

— „Tropidurines”. Diese gattungsreichste Leguan-Untergruppe mit einigen artenreichen Gattungen ist sehr heterogen, was auch die nur in Stichproben mögliche hemipenismorphologische Untersuchung ergab. Einen ursprünglichen Charakter hat das ungeteilte Organ des chilenischen Hochgebirgsleguans *Phymaturus palluma*, der der Großgattung der Erdleguane (*Liolaemus*) sehr nahe steht. Von letzteren lag leider kein geeignetes Material vor.

Eine interessante Eigenlinie scheint *Ophryoessoides* zu verkörpern, der (*O. haenschii* und *O. iridescens*) bei einheitlichem Hemipenis einen tief gegabelten Sulcus spermaticus aufweist. Die um ihn gruppierten Arten wurden bis zur Revision von Etheridge (1966) zu der heute auf die Karibik eingegrenzten Gattung *Leiocephalus* gestellt. Es wäre wichtig, unter diesem Aspekt auch Hemipenispräparate von letzterer Gattung zu untersuchen.

Konkretere Aussagen lassen sich zur Gattung *Tropidurus* machen. Diese als Kielschwanzleguane bezeichnete Gruppe ist in Südamerika weit verbreitet und evolutionsbiologisch vor allem durch ihre Besiedlung der Galapagos-Inseln interessant. Aus den bekannten Gründen war, wie bei den Großleguanen, auch in diesem Falle kein Material der Galapagos-Arten zu erhalten, doch werden ihre nächsten Verwandten nicht in der Karibik, sondern — da ja kongenerisch! — an der südamerikanischen Gegenküste vermutet (Denburgh 1913). Die dort heimischen Arten der *T. peruvianus*-Gruppe (sensu lato, vgl. Mertens 1956, Dixon & Wright 1975) sind hier durch *T. peruvianus* und durch *T. occipitalis* vertreten. Wie erwartet, stimmen beide außerordentlich gut in ihren Hemipenis-Merkmalen überein, so daß die Frage der Ableitung der Galapagos-Kielschwänze hier wichtige Aussagemöglichkeiten hätte, wenn einmal einige frisch tote Männchen verfügbar wären.

Die gegabelten Organe mit den dennoch eng zusammenliegenden, stumpf endigenden Apicalloben der *T. peruvianus*-Gruppe unterscheiden sich kraß von denen anderer, und zwar ostandinier *Tropidurus*-Arten. Deren hochabgeleitete, tief gegabelte, divergierend und dünn auslaufende Apexhörner mit einer ebenso auffallenden Calyx-Bekleidung sind in fast identischer Weise bei den (ebenfalls ostandinavien) Nachbargattungen *Plica*, *Uracentron* und *Uranoscodon* zu finden (vgl. Dowling et al. 1971, Greene 1977). Die Beziehungen von *Tropidu-*

rus spinulosus und *T. etheridgei* (und mit ihnen auch ihre Verwandten *T. torquatus* und *T. hispidus* und wahrscheinlich auch *T. praeornatus* und *T. pictus*) weisen also aus der eigenen Gattung heraus! Da nun bei diesen so charakteristischen und miteinander identischen Abwandlungen vom Hemipenis-Grundbauplan die Annahme von Konvergenz sicher sehr unwahrscheinlich ist, folgt die Konsequenz, das Gattungskonzept der „tropidurines“ neu zu überdenken und die Gattung *Tropidurus* selbst als paraphyletische, nicht-natürliche Gruppierung zu deuten.

— *Polychrus*. Die fünf Arten dieser Gattung haben in mancher Hinsicht eine Sonderstellung unter den Leguanen. Sie sind lateral abgeflacht, haben verengte Augenlider und einen greiffähigen Schwanz. Demzufolge besetzen sie in der Neotropis eine chamäleon-äquivalente Nische und sind wie diese langsame Lauerjäger (z.B. Hoogmoed 1973). Als einzige Echsen außer vielen Chamäleons und dem Gekkoniden *Uroplatus* erwiesen sie sich als im Besitz langer Lungen-Divertikel (Werner 1912). Mit dieser Sonderstellung stimmte bereits der Befund von Cope (1896) überein, der den Hemipenis als „coarsely wrinkled“ bezeichnete und *Polychrus* deswegen eine eigene Gruppe innerhalb der Leguane zuwies. Im Vorgriff auf die Behandlung der folgenden Familie (Agamidae) sei hier gesagt, daß eine ähnliche, aber nicht identische, aus Calyces ableitbare Bestachelung sich dort ebenfalls bei einem hochspezialisierten und abgeleiteten Lebensformtyp wiederfindet, nämlich bei den Flugdrachen der Gattung *Draco* (vgl. Abb. 20). Man könnte daher vermuten, daß hier ein (selbstverständlich indirekter) Zusammenhang mit der ökologisch-adaptiven Spezialisierung besteht, wie ich es im Allgemeinen Teil an zwei Lacertiden-Beispielen darlegte. Ob also die aberrante Umbildung des *Polychrus*-Hemipenis durch genetische Kopplung mit selektionsabhängigen Adaptivmerkmalen in Zusammenhang steht, scheint mir eine interessante Fragestellung für künftige Untersuchungen zu sein.

Agamidae

Systematische Situation

Die Agamen, mit ca. 300 Arten nur knapp halb so artenreich wie die Leguane, sind eine altweltliche, mit letzteren vikariierende Gruppe, die auf Madagaskar fehlt. Familien-Diagnosen finden sich z.B. bei Dowling & Duellman (1978), Böhme (1981) und Estes (1983), wobei letzterer Autor auch im Falle dieser Familie auf das Fehlen einer durchgängigen Synapomorphie für alle Agamen hinweist. Andererseits ist die abgeleitete akrodonte Bezahnung eine Gemeinsamkeit mit den Chamäleons, die aber auch von trogonophiden Amphisbänen — hier zweifellos konvergent — entwickelt wurde. Als Synapomorphie von Agamen und Chamäleons stellt Henke (1975) das Auftreten eines Ramus duodenalis der Caecalarterie heraus.

Eine dichotome Untergliederung der Agamen fehlt bis heute ebenso wie bei den Leguanen. Allerdings gelang es Moody (1980) in seiner umfassenden Revision der Gesamtfamilie aufgrund verschiedenster Merkmalsgruppen natürliche, monophyletische Einheiten herauszuarbeiten. Für sie sind jedoch bislang keine Gruppenbezeichnungen und keine klassifikatorischen Ränge vorgeschlagen worden, mit Ausnahme des Gattungsbündels *Uromastix* / *Leiolepis*, das bereits Theobald (1868) als Familie Uromastycidae abgrenzte (vgl. Peters 1971,

Moody l.c. sowie Böhme 1982). Moody's (l.c.) andere Gruppen sind (mit seinen römischen Ziffern gekennzeichnet):

II. das Gattungsbündel *Hydrosaurus*/ *Physignathus*,

III. die australische Agamenradiation mit 14 Gattungen,

IV. die neuguineisch-australischen Genera *Arua* und *Hypsilurus*, die traditionell (Wermuth 1967), mit den westlich der Wallace-Linie lebenden Winkelkopfagamen (*Gonocephalus*) vermengt werden.

V. die primär arboreale Agamenradiation in Indien und Südostasien mit 27 Gattungen, und

VI. die primär terricole Radiation Afrikas und Asiens mit 7 Gattungen.

Der klassifikatorische Status dieser Gruppen ist, wie gesagt, noch unsicher, und auch die Monophylie zumindest der beiden letztgenannten Gruppen scheint mir noch nicht genügend abgesichert.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

In seiner Pionierstudie untersuchte Cope (1896) einige wenige Agamiden, und zwar Vertreter von *Uromastix*, *Agama*, *Leiolepis*, *Physignathus* und *Calotes* (Schreibweise der Namen dem heutigen Standard angeglichen). Nur bei *Calotes* nannte er die untersuchte Art (*C. cristatellus*), *Leiolepis* war damals ein monotypisches Genus (= *L. belliana*). Cope (l.c.) hob außer dem generellen Auftreten von Calyces nur das Fehlen von Strukturen hervor, die er bei Chamäleons beobachtet hatte. Schlüsse auf Verwandtschaftsbeziehungen wie im Falle der Leguane zog er nicht. Erst über 50 Jahre später beschrieb McCann (1949) mit *Calotes versicolor* den Hemipenis einer weiteren Agamidenart, begleitet von einer allerdings recht wenig instruktiven Zeichnung (l.c., pl. VIII, figs. 2 a,b). Die einzige Notiz, die sich danach noch zur Genitalmorphologie von Agamen im Schrifttum findet, ist die von Liang & Wang (1976) über *Japalura swinhonis* von Taiwan. Die von ihnen beobachteten innerartlichen Unterschiede wurden unter Zuhilfenahme weiterer Merkmale von Ota (1988) als zwischenartlich erkannt. Eine textlose Abbildung des Hemipenis von *Agama agama* findet sich bei Dowling & Duellman (1978, fig. 76.3.). Zhang (1986) dokumentiert die Hemipenes von *Japalura yunnanensis*, *Acanthosaura lepidogaster* und *Calotes versicolor*, die beiden letzteren mit Abbildungen (l.c.: fig. 1 B,C).

Eigene Befunde

Von folgenden Agamenarten — aufgeführt nach Moody's (1980) Verwandtschaftsgruppen — konnte ich ausgestülpt präparierte Hemipenes untersuchen: *Uromastix microlepis*, *U. acanthinurus*, *Leiolepis belliana* als Vertreter ihrer Zweier-Gattungsgruppe; *Physignathus cocincinus* als einziger Vertreter der Gattungsgruppe *Physignathus* / *Hydrosaurus*; *Amphibolurus* cf. *vitticeps* und *Chlamydosaurus kingii* als Vertreter der australischen Radiation; *Hypsilurus* cf. *godeffroyi* als einzigen Vertreter der Gattungsgruppe *Arua* / *Hypsilurus*; *Gonocephalus grandis*, *G. abbotti*, *Acanthosaura crucigera*, *Calotes liolepis*, *C. ceylonensis*, *C. versicolor*, *C. calotes*, *C. emma*, *C. rouxi*, *C. cristatellus*, *C. jubatus*, *Lyriocephalus*

scutatus, *Ceratophora stoddarti*, *Phoxophrys nigrilabris*, *Aphanotis fusca*, *Japalura polygona*, *Sitana ponticeriana*, *Otocryptis wiegmanni*, *Draco volans*, *D. melanopogon* als Vertreter der indisch-südostasiatischen vorwiegend arboricolen Radiation; *Agama tuberculata*, *A. himalayana*, *A. lehmanni*, *A. stellio*, *A. adramitana*, *A. yemenensis*, *A. atricollis*, *A. impalearis*, *A. sankaranica*, *A. sanguinolenta*, *A. sinaita* und *Phrynocephalus helioscopus* für die asiatisch-afrikanische vorwiegend terricole Radiation.

Uromastix microlepis

ZFMK 20267 und 21091: Basra/ Irak. Hemipenis keulenförmig. Sulcus von asymmetrisch verlängerter äußerer Lippe im basalen Abschnitt verdeckt, darüber in einer Querrinne endigend. Anschließend zwei kolbenartige, durch eine mediane Einschnürung voneinander differenzierte Loben mit je einer sulcalwärts gerichteten Vertiefung. Oberfläche der Loben mit winzigen Calyces bedeckt, die asulcal nur wenig größer werden. An einer schwach definierten Ringfalte enden sie abrupt, es schließt sich ein glatter Schaftbereich an.

Beide Männchen sind im Hemipenisbau einander gleich.

Uromastix acanthinurus

ZFMK 24643 und 37775: Tassili-n-Ajjer / Algerien. Wie bei der vorigen Art ist die äußere Sulcuslippe als fleischiger Saum ausgebildet. Die Loben sind weniger tief eingeschnürt, also weniger als solche differenziert. Ihre sulcalwärts gerichteten Vertiefungen sind markanter, median steht eine senkrechte Papille zwischen ihnen. Asulcal ist die Grenze der Calyxbekleidung durch einen apical gerichteten Winkel gekennzeichnet.

Ein weniger voll turgid fixiertes Organ läßt zwei senkrechte asulcale Stützleisten („welts“ sensu Cope 1896) erkennen, die jedoch beim voll turgid injizierten Organ desselben Männchens nicht sichtbar, also von innen her geglättet sind. Beide Männchen trotz eines Größenunterschiedes übereinstimmend.

Leiolepis belliana

ZFMK 13155: Pattani/ Thailand; ZFMK 32555: Kuatan/ Malaysia. Beim malaysischen Männchen ist der Hemipenis ausdifferenziert. Bau gedrungen, Sulcus geknickt, wiederum äußere Lippe stärker entwickelt. Sulcus öffnet sich in eine breitere Querrinne als bei *Uromastix*, von der in Verlängerung der Samenrinne eine mediane Einschnürung über den Apex zieht und zwei Loben differenziert. Diese sind mit kleinen, basiswärts vergrößerten Calyces bedeckt, haben jedoch genau in ihrem Gipfel (wo bei *Uromastix* die Einsenkungen liegen) ein kleines Feld stark vergrößerter Calyces. Die asulcale Begrenzung der Calyx-Zone ist einwärts geschwungen, also weder gerade noch winklig wie bei den beiden *Uromastix*-Arten.

Das deutlich größere thailändische Männchen zeigt einen viel kleineren Hemipenis, bei dem die wulstige Sulcuslippe und die Ringfalte deutlich, Calyces aber kaum differenziert sind. Hier ist ein saisonal bedingter Unterschied zu vermuten.

Physignathus cocincinus

ZFMK 43696: Thailand. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Weit über den Sulcus ragende äußere Lippe fleischig, mit auf den Truncus hinüberziehenden Querrunzeln. Sulcus mündet direkt in eine Fissur, die den Apex in zwei Loben teilt. Die sulcus-zugewandten kugeligen Flächen dieser Loben sind glatt, aber ungefähr halbkreisförmig von calyx-bedecktem Gewebe umgrenzt. Lateral und asulcal stehen, nur bis zur Höhe des medianen Einschnitts hinab, kleine Calyces, die nur lateral in eine sehr kurze Zone abrupt querverbreiteter Calyces übergehen. Darunter schließt sich ein relativ langer, glatter Schaft-Bereich (Truncus plus Pedicel) an.

Chlamydosaurus kingii

ZFMK 25520: Catherine River, N.T./ Australien. Hemipenis kurz, gedrunken keulenförmig. Äußere Sulcuslippe mit einem nur basal ausgebildeten, lappenartigen Saum. Apex auf der sulcalwärts gerichteten Seite durch drei scharfe Längsfurchen in vier Loben gegliedert, die mit winzigen, punktförmigen Calyces bedeckt sind und schon auf dem Oberrand des Organs aufhören, wo der asulcale Truncusbereich mit weicherem, glatten Gewebe bis zur Basis hinabreicht.

Amphibolurus cf. *vitticeps* *)

ZFMK 40063: Australien. Hemipenis gedrunken. Äußere Sulcuslippen stark verlängert und in einem großen gefalteten, mit Calyces bekleideten Zipfel in den Apex übergehend, der durch eine mediane Furche in Verlängerung der Samenrinne in zwei Loben geteilt ist. Diese Loben sind jeweils durch eine scharfe, kurze Längsfalte abermals zweigeteilt. Die Außenpartien beider Loben, mit kleinen, aber gestreckten Calyces bedeckt, die inneren mit kleinen punktförmigen. Asulcal auf Höhe des Lobeneinschnitts die Calyxgrenze. Darunter glatter Schaftbereich bis zur Kloake.

Hypsilurus cf. *godeffroyi* **)

ZFMK 20336: Sepik River, Neuguinea/ Indonesien. Hemipenis kurz, gedrunken, keulenförmig. Sulcus geknickt, seine äußere Lippe fleischig, als vorstehender gefalteter Saum in den Apex übergehend; die innere mit einem Zipfel unterhalb des Apex endigend. Sulcus öffnet sich in querstehendes Feld, in seiner Verlängerung ist der Apex median tief eingeschnürt, wobei die so entstehenden Loben wiederum durch eine Längsfurche im sulcalen Bereich untergliedert sind. Diese enden in einem glatten, kleinen Feld, in dessen Mitte sich eine kleine Öffnung befindet. Die Felder werden von der umgebenden Calyxbekleidung begrenzt, die am Außenrand dieser Felder querverbreitert sind und deren Leistenenden fran-

*) Tiere dieser Art sind unter dem Handelsnamen *A. rankini* erhältlich gewesen, einem nie regulär beschriebenen Namen. Laut Cogger (in litt.) empfiehlt es sich, sie vorläufig zu *A. vitticeps* zu stellen.

**) Das Tier unterscheidet sich in einigen Pholidosemerkmalen von typischen *H. godeffroyi*. Vielleicht gehört es zu einer neuen Art.

senartig überstehen. Asulcale Seite wieder nur bis auf Höhe der Lobentrennung mit Calyces ornamentiert, dann glatt, als dünnwandiger Schaft. Durch die dünne Epidermis durchscheinend liegen unter ihr — mit der Nadel fühlbar — zwei schräggestehende interne Stützelemente, die noch gesonderter Untersuchung bedürfen.

Gonocephalus grandis

ZFMK 32303 — 305, zwischen Tana Ratah und Ipoh; Cameron Highlands/ Malaysia; ZFMK 32313: Pulau Tioman/ Malaysia. Hemipenis sehr kurz, mit vergrößerter äußerer Sulcuslippe, die in eine den Apex begrenzende Ringfalte übergeht. Apex durch drei Längsnähte viergeteilt, mit winzigen, nadelstichfeinen Calyces bedeckt, deren kaum erhabene Leisten eine feine Pustelstruktur haben. Die die Calyxbekleidung begrenzende Ringfalte ist scharf konturiert und macht an der asulcalen Mittelnahstelle der Loben eine spitzwinklige Ausbuchtung. Darunter schließt sich der dünn- und glathäutige Basalteil des Pedicels an. Alle vier Männchen stimmen im wesentlichen in ihren Hemipenis-Merkmalen überein.

Gonocephalus abbotti

ZFMK 32777 und 41170: Malaysia. Sehr ähnlich voriger Art: Der Sulcus folgt dem gedrungenen Organ, begrenzt von einer vergrößerten, äußeren Sulcuslippe, und teilt den Apex median in zwei Loben, die wieder durch zwei parallele Seitenfurchen unterteilt sind. Eine von den Sulcuslippen ausgehende Ringfalte begrenzt den calyx-ornamentierten Apex und macht asulcal eine Ausbuchtung auf der Medianlinie. Schaft glatt. Calyces klein, asulcal etwas größer, wabenartig.

Beide Männchen stimmen in diesen Merkmalen überein.

Acanthosaura crucigera

ZFMK 21110 und 35595: Thailand. Hemipenis schlank kolbenförmig. Sulcus gebogen, seine äußere Lippe saumartig verlängert. Sie setzt sich nicht in eine Ringfalte fort, sondern bildet einen halbkreisförmigen Hautsaum, der die innere Sulcuslippe trifft. Dieser Hautsaum ist median sowie zweimal seitlich unterbrochen bzw. eingesenkt durch drei Längsfurchen, die den Apex in zwei Loben und weiter in zweizipflige Loben unterteilen. Die Calyxbekleidung ist regelmäßig und bildet regelrechte schräge Längsreihen. Asulcal reicht sie bis zur medianen Trennnaht der Loben und endet an einer vorstehenden Kante abrupt. Abgesetzt schmaler schließt sich der glatte, dünnhäutige und teils transparente Schaft an.

Beide Männchen stimmen in diesen Merkmalen überein.

Calotes liolepis

ZFMK 31785 — 786: Corbets Gap/ Sri Lanka (Abb. 18). Hemipenis gestreckt. Sulcus mit beidseitig entwickelten Sulcuslippen, äußere stärker wulstartig vergrößert. Mediane Einschnürung differenziert zwei relativ lange Loben, die aber dicht aneinander liegen und an den Berührungsflächen unornamentiert, also glatt sind. Die Calyxbekleidung ist gleichmä-

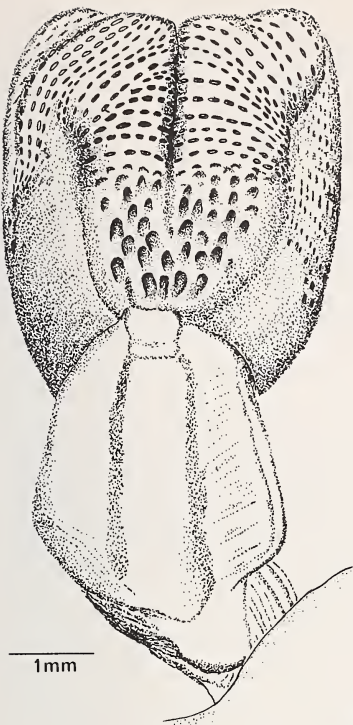


Abb. 18. Hemipenis von *Calotes liolepis* (ZFMK 31785) in Asulcalansicht. — Zeichn. J. Kulla.

ßig, schräg verlaufende Reihen sind (wie bei *Acanthosaura crucigera*) gut zu erkennen. Jede Einzelcalyx ist klein und tief und durch sehr dicke, breite Leisten von den nächsten getrennt, so daß ein charakteristisches Netzwerk mit sehr starken „Maschen“ und winzigen „Löchern“ entsteht. Die Breite der Leisten übertrifft sogar manchmal den Durchmesser der Vertiefung, ist ihm aber zumindest gleich. Asulcal sind die Loben durch eine Längsfurche gegliedert. Die dort ebenso gestalteten Calyces werden spärlicher, etwas größer und flacher und verlieren sich schließlich in Richtung Pedicel, das durch zwei Längsfurchen in drei Längsabschnitte gegliedert ist. Median unterhalb des Truncus befindet sich eine glatte Erhebung, die durch eine Querfurche von der medianen Pedicelleiste gesondert ist.

Beide Männchen zeigen identische Hemipenes.

Calotes ceylonensis

ZFMK 31783 — 784: Lahugala/ Sri Lanka. Sehr ähnlich voriger Art. Die asulcalen Längsfurchen der beiden Loben sind markanter, die Calyxbekleidung — ebenfalls klein, tief und mit großen Abständen — reicht weiter pedicelwärts, und die mediane Pedicelpapille ist prominenter, umgekehrt herzförmig mit zwei kleinen Gipfeln.

Beide Männchen mit identischen Hemipenes.

Calotes versicolor

ZFMK 14226: Réunion; ZFMK 29974: Mauritius. Ähnlich *C. liolepis*, Sulcus durch kräftige Lippen apical geschlossen. Längsnaht der Loben nach lateral verschoben. Calyces im Lateralbereich vergrößert, sie reichen bis an die das Pedicel begrenzende Ringfalte, unter deren apicalem Mittelpunkt sich ebenfalls eine prominente, glatte, undeutlich zweigipflige Erhebung befindet.

Beide Männchen der auf den Maskarenen eingeschleppten, natürlich vom östlichen Iran bis nach Indochina verbreiteten Art zeigen identisch ausgeformte Hemipenes.

Die Abbildung bei McCann (1949) ist sehr grob gezeichnet, zeigt aber immerhin die eingeschnürte Ringfalte und die glatte Pedicelpapille (l.c.: fig. 2 a,b).

Calotes calotes

ZFMK 20344: Kandy/ Sri Lanka. Generelles Aussehen des Hemipenis wie bei *C. liolepis*. Sulcuslippen — die äußeren stärker entwickelt — ziehen weiter apicalwärts. Loben durch eine scharfe Einschnürung unterhalb der Ringfalte vom ebenso dicken Pedicel gesondert. Calyces lateral am größten, im Bereich der dort befindlichen, flachen, breiten Lobenlängsnaht aber zurückgebildet; basiswärts reichen sie bis zum Pedicelbeginn, der asulcal wieder durch eine prominente glatte Pedicelpapille markiert ist.

Calotes emma

ZFMK 21107 — 108: Thailand. Wie bei *C. liolepis*. Calyces bis an Ringfalte reichend, diese deutlich eingeschnürt. Pedicelpapille kräftig entwickelt.

Calotes rouxi

ZFMK 8497: Indien. Organ schlank wie bei *C. liolepis* und den danach behandelten *Calotes*-Arten. Calyces tief, punktförmig, mit breiten Zwischenleisten, in regelmäßigen Schrägreihen, pedicelwärts bis an die Ringfalte reichend. Basal von dieser die charakteristische asulcale Pedicelpapille.

Calotes cristatellus

ZFMK 43703 — 704 und 43706: Luzon/ Philippinen. Hemipenis im Gegensatz zu den vorigen *Calotes*-Arten (*liolepis*, *ceylonensis*, *versicolor*, *calotes*, *emma* und *rouxi*) sehr kurzstielig, Sulcus scharf gebogen, ein glattes Feld umgibt seinen Mündungsbereich. In seiner Verlängerung eine nur undeutliche mediane Einkerbung in zwei schwach differenzierte Loben, die jedoch durch eine nur sulcal ausgebildete Querfurche unterteilt sind. Calyces wabenartig, viel größer und dünnwandiger als bei den anderen oben genannten *Calotes*-Arten. Basiswärts nicht durch eine Ringfalte begrenzt, differenzierte Pedicelpapille fehlt. Pedicel dünnhäutig, eine asulcale Ausbuchtung zwischen die trunco-apicalen Loben schiebend.

Die Calyx-Ornamentierung ist bei den untersuchten Männchen verschieden gut ausdifferenziert, beim kleinsten (dennoch voll adulten) Männchen am deutlichsten: ZFMK 43703.

Calotes jubatus

ZFMK 19276: Bali/ Indonesien. In allen Einzelheiten mit dem Hemipenis von *C. cristatellus* identisch.

Lyriocephalus scutatus

ZFMK 18813: zwischen Gampola und Kandy; ZFMK 18948, 19202 (Abb. 19) — 203, 21473: Kandy/ Sri Lanka. Hemipenis gedrunen birnenförmig. Sulcus gerade, tief eingeschnürt, am Apex endend. Sulcuslippen nicht differenziert. Statt ihrer begleitet eine ungefähr kreisförmige, unornamentierte glatte Fläche die Medianachse. Sie wird begrenzt von einer dicht mit Calyces bekleideten Fläche, deren Leistenränder an den Nahtstellen zipfelförmig hervorgewachsen sind und daher einen stacheligen, allerdings einen stumpf-stacheligen, Eindruck machen. Auf der asulcalen Seite ist ihre Calyx-Natur offenkundiger, die Leisten sind hier nicht zipflig ausgezogen. In Verlängerung des Sulcus findet sich auch asulcal eine mediane Einsenkung, die das ganze Organ in zwei Loben teilt; diese sind basiswärts angeschwollen, so daß die Birnenform entsteht. Die gesamte Calyx-Fläche wird durch eine Ringfalte begrenzt, die asulcal einen spitzen aufwärts gerichteten Winkel bildet und einen kurzen, glatten Schaftbereich ausspart (Abb. 19).

ZFMK 18813 und 18948 sind als jüngere Männchen noch nicht voll ausdifferenziert, was die zipflige Calyx-Auswachsung angeht. ZFMK 19203 und 21473 stimmen mit dem abgebildeten Organ von ZFMK 19202 überein.

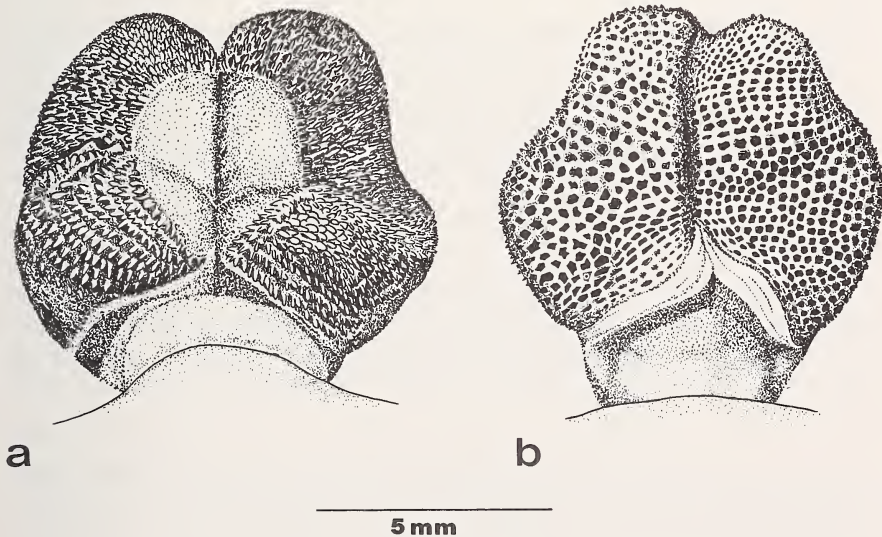


Abb. 19. Hemipenis von *Lyriocephalus scutatus* (ZFMK 19202); a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. J. Kulla.

Ceratophora stoddarti

ZFMK 16135, 18134, 18822, 41409: Nuwara Eliya/ Sri Lanka. Hemipenis schlanker als bei *Lyriocephalus*. Sulcus ebenfalls tief eingesenkt, sich aber median nicht als Einschnürung auf der asulcalen Seite fortsetzend. Sulcuslippen fehlen ebenfalls; statt dessen ein glatter, sulcal ausgerichteter Bezirk. Er wird unterbrochen von einer tief eingesenkten Querfurche, die rings um das Organ herumzieht und die vorn deutlichen, durch Längsteilung entstehenden Loben in Querrichtung abermals halbiert. Der gesamte Lobenbereich ist wieder durch eine Ringfalte vom glatten Pedicel abgesetzt; die Loben sind ringsum mit kleinen, aber relativ flachen Calyces besetzt.

Die vier Männchen stimmen bis auf verschieden tief ausgeprägte Calyces miteinander überein.

Phoxophrys nigrilabris

ZFMK 14087 — 088: Nanga Tekalit, Sarawak (Borneo)/ Malaysia. Hemipenes zwar vollständig evertiert, jedoch nachträglich gequetscht und verdrückt, so daß die Form der Organe nicht mehr erkennbar ist. Sulcus jedoch gerade und im Basalabschnitt mit differenzierten Lippen versehen. Beidseitig des Sulcus ein großes glattes Feld, umrandet von deutlichen Calyces, die basalwärts von einer asulcal eingebuchteten Ringfalte enden.

Beide Männchen zeigen keine Unterschiede.

Aphaniotis fusca

ZFMK 32333: Pulau Tioman/ Malaysia. Hemipenis schlank gestielt. Trunco-Apicalregion abrupt verbreitert. Sulcus gerade, seine äußere Lippe differenziert, öffnet sich in einen glatten Apicalbereich, der paarig zipflig ausgezogen ist. Ringfalte die mit kleinen Calyces bedeckte Lobenregion basal abschließend, asulcal spitzwinklig in Richtung Apex ziehend und eine schmale glatte, also calyxfreie Zone bis zur medianen Einsenkung bildend.

Japalura polygonata

ZFMK 41567 — 568: Riu-Kiu-Inseln/ Japan. Hemipenis gedrungen. Sulcus gebogen, mit entwickelter äußerer Lippe. Apex kaum gegliedert, nur ansatzweise undeutliche Calyces erkennbar. Die Organe beider Männchen ähneln dem — ebenfalls glatt bzw. ohne Calyces dargestellten — Hemipenis von *Japalura swinhonis mitsukurii* bei Liang & Wang (1976, fig. 5).

Ob die Calyxreduzierung für *Japalura* charakteristisch ist, oder aber unsere beiden Männchen wie auch das Material von Liang & Wang (l.c.) zufällig saisonbedingt rückgebildete Ornamentierungen aufweisen, kann nach dem spärlichen Material nicht entschieden werden.

Sitana ponticeriana

ZFMK 35590 — 594: Sri Lanka. Hemipenis kurz gestielt. Trunco-Apicalbereich in zwei längsovale Loben differenziert. Medianer Einschnitt zwischen ihnen tief. Auffallend ist ein sich spaltenartig öffnendes glattes Längsband auf der sulcalen Seite jedes Lobus, das eine breite Sulcusgabelung darstellt. Die Loben sind bis auf diese scharf abgesetzten Spalten mit feinen, tiefen Calyces bedeckt, deren Leistenkanten in zugespitzte (nicht stumpfe wie bei *Lyriocephalus*!) kurze Stacheln auslaufen, die dann am besten erkennbar sind, wenn sie randständig ins Freie überstehen. Asulcal gehen sie auf Höhe der medianen Einschnürung in größere Calyces mit glatten Kantenrändern über, vergrößern sich im Lateralbereich der Loben sogar quer und bilden mit glatten vorwachsenden Kantensäumen je ein Feld lamellenartigen Aussehens. Die Ringfalte ist apicalwärts winklig eingebuchtet, von ihrem Winkel zieht eine einzige gerandete Längsfurche zur Mediannaht, die man als longitudinale „Riesencalyx“ bezeichnen könnte.

Die fünf Männchen zeigen keine Variabilität.

Otocryptis wiegmanni

ZFMK 35571, 35573, 35575, — 577, 35582: Sri Lanka. Proportion des Hemipenis ähnlich wie bei der vorigen Art. Äußere Sulcuslippe wulstig vergrößert, Sulcus gerade, erst im oberen Bereich sich gabelnd, während eine mediane Einschnürung den trunco-apicalen Bereich in zwei deutliche Loben teilt. Der calyxbekleidete Rand des Sulcus beidseitig wulstig vergrößert. Die Sulcusarme als tiefe, glatte Spalten in die Loben eingelassen. Calyces tiefer als bei voriger, mit stachelartig ausgezogenen Zipfeln, auch sulcal sich zur Basis vergrößernd und lateral noch deutlicher querverbreitert und lamelliert als bei voriger. Ringfalte nur schwach apicalwärts eingebuchtet.

Die sechs Männchen zeigen sich sehr einheitlich.

Draco volans

ZFMK 13997: ohne Fundortangabe (Abb. 20). Das hier zeichnerisch (Abb. 20) dokumentierte Organ des Gewöhnlichen Flugdrachens ist der aberranteste Agamiden-Hemipenis. Gestielt kugelig, ist er durch eine tiefe mediane Einschnürung in zwei länglich-ovale Loben geteilt, auf deren sulcaler Seite sich auch der Sulcus selbst gabelt. Die gesamte trunco-apicale Fläche ist übersät mit Stacheln, die sich aus extrem ausgezogenen Calyx-Leisten ableiten. Asulcal gibt es auf jedem Lobus eine longitudinale stachelfreie, glatte Zone, von der aus jeweils die Stachelrichtung divergent auseinanderläuft. Die überstehende Bestachelung läßt basiswärts keine Ringfalte zum Pedicel hin erkennen.

Draco melanopogon

ZFMK 32320: Pulau Tioman/ Malaysia. Hemipenis schlanker als bei *D. volans*. Apex median in zwei Loben geteilt, ebenfalls mit gegabeltem Sulcus. Bestachelung viel weniger differenziert als bei dem untersuchten *D. volans*-Männchen, allerdings sind die stachelfreien Felder auf der asulcalen Seite der Loben hier nicht vorhanden. Die Bestachelung ist insge-

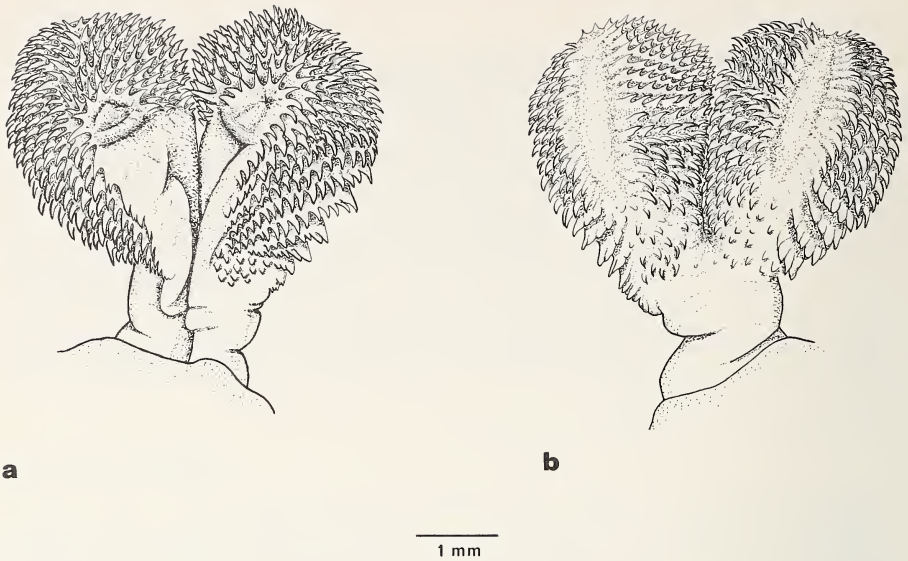


Abb. 20. Hemipenis von *Draco volans* (ZFMK 13997), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

samt kürzer, gleichmäßiger, und an den Randbereichen sind auch querverbreiterte Calyces erkennbar.

Agama tuberculata

ZFMK 14317: zwischen Ghasa und Dana, Kali-Gandaki-Fluß/Nepal. Hemipenis verdreht. Sulcus schräg um die Hälfte des Truncsumfangs herumlaufend. Eine mediane Einsenkung differenziert zwei deutliche getrennte Loben, denen je ein Ast des sich gabelnden Sulcus bis zur apicalen Spitze folgt. Eine Querfurche, nur vom Sulcus unterbrochen, sondert den Apex vom Truncus, so daß die Loben von asulcal her gesehen wie getrennte Elemente erscheinen. Sie sind mit feinen, flachen, undeutlichen Calyces ornamentiert, wie auch der Truncus. Letzterer geht asulcal in ein kurzes, breites, quergefurchtes Pedicel über.

Agama himalayana

ZFMK 32157: Schador, Tadshikistan/ USSR; ZFMK 44241 und 44243: Dschirga-Tal, Tadshikistan/ USSR. Hemipenis kurz und gedrunken. Sulcus geknickt, nach waagrechtem Anfangsstück senkrecht gerade weiterverlaufend. Äußere Sulcuslippe kräftig, verlängert. Drei mediane longitudinale Furchen gliedern den Apex sulcal in vier Abschnitte, von denen die mittleren beiden, nur durch eine flache Einsenkung voneinander getrennt, eine mit sehr kleinen Calyces besetzte Einheit bilden. Die beiden äußeren Lobenabschnitte sind mit größeren, lateral auch querverbreiterten Calyces besetzt. Asulcal bilden die beiden Medianelemente einen sich nach hinten zuspitzenden gemeinsamen Fortsatz, der sich durch die kleine-

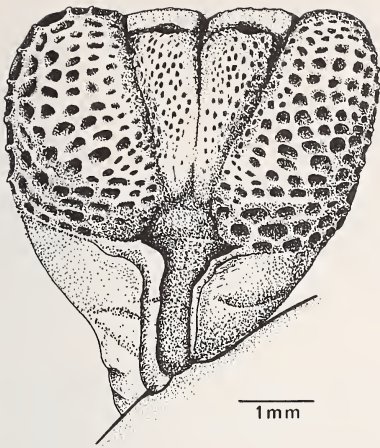


Abb. 21. Hemipenis von *Agama lehmanni* (MTKD 7239) in Sulcalansicht. — Zeichn. J. Kulla.

ren Calyces als verfestigter Gewebestreifen („welt“) zwischen die grobcalycierten Außenloben schiebt. Anschließend ein glatter Schaftbereich.

Bei ZFMK 44241 und 44243 sind die Loben und die Calyces weniger stark differenziert.

Agama lehmanni

ZFMK 16343: Boba-Tagh-Gebirge westlich Duschambe, Tadshikistan/ USSR; MTKD 7239 (Abb. 21) — 240: 30 km südlich Duschambe, Tadshikistan/ USSR. Ähnlich *A. himalayana*. Hemipenis kurz, gedrungen. Sulcus geknickt, äußere Sulcuslippe größer. Median stärker eingeschnitten, so daß vier Loben deutlicher werden. Die beiden lateralen Apicalfurchen graben sich öffnungsartig ein. Innere Loben fein, äußere grob calyciert.

Agama stellio daani

ZFMK 27357: Rhodos/ Griechenland. Entspricht im Grundbau den beiden vorigen Arten. Calyces ebenfalls klein auf den (kaum geschiedenen) Medianloben, größer auf den äußeren. Auffallend eine starke Melanophorenanreicherung auf dem Apex.

Agama adramitana

ZFMK 43581: Ad Dimnah/ A.R. Jemen. Sehr ähnlich dem Hemipenis der vorigen Arten. Sulcus geknickt, median mündend, als Einsenkung über den Apex hinweg zwei mediane Loben differenzierend, die durch zwei äußere Längsnähte von den äußeren Loben getrennt sind. Calyxbekleidung wie bei den vorigen Arten. Melanophoren auf dem Apex vorhanden.

Agama yemenensis

ZFMK unkatalogisiert - 2 Männchen: San'a/ A.R. Jemen. Entspricht den Verhältnissen bei *A. adramitana*, doch sind auf den äußeren Loben in Sulcalansicht die Calyces ebenso klein

wie auf den inneren, asulcal dagegen größer. Auffallend ist eine dichte Schwärzung des Apex, die bei beiden Männchen verschieden und bei jedem von ihnen links/rechts asymmetrisch und verschieden weit ausgedehnt ist.

Agama atricollis

ZFMK 41655: Masai-Mara National Park/ Kenya. Hemipenis extrem kurz, Sulcus geknickt, Lippen weichen apical bis zu den Außenrändern der Medianloben auseinander. Calyces auf diesen klein, asulcal in sehr große übergehend. Lateralloben oberseits ebenfalls sehr klein calyciert.

Agama impalearis

ZFMK 44071: Taroudant/ Marokko. Hemipenis gedrunken. Sulcus geknickt, äußere Lippen saumartig verlängert und vorstehend, innere darunter liegend. Beide ziehen jeweils an den Gipfel des äußeren Lobus, wohin sich der Sulcus gabelt. Die tiefe Medianeinschnürung, die die beiden Loben bildet, hat keine Verbindung zur Samenrinne, sondern endet sulcal in einem kleinen Zapfen. Asulcal sind die Loben durch eine scharfe Querfurche begrenzt, unter der ein grob calyciertes Epithel liegt, so daß ein glatter Pedicelbereich fast nicht mehr unterscheidbar ist.

Agama sankaranica

ZFMK 40468 und 40525: 15 km südlich Lomé/ Togo. Hemipenis keulenförmig. Sulcus sich wie bei *A. impalearis* in die zwei äußeren Apicalfurchen fortsetzend. Medianfurche tief. Asulcal ist die Lobenregion abgegrenzt gegenüber dem gröber calycierten Truncus, auf den das scharf abgesetzte, glatte Pedicel folgt. Beide Männchen zeigen identische Hemipenes.

Agama sanguiolenta

ZFMK 14116: USSR; ZFMK 20940: Termes, Usbekistan/ USSR. Sulcus geknickt, unterhalb einer medianen Naht endend und in zwei divergierende Äste sich gabelnd. Die Mediannaht hat keine Verbindung zum Sulcus, dessen Äste die Loben nur auf der sulcal zugewandten Seite längsteilen. Calyxbekleidung auf dem ganzen Apex einheitlich, asulcal keilförmig auf der Mittellinie in die Calyx-Zone des Truncus hinein.

Beide Männchen zeigen identische Hemipenes.

Agama sinaita

ZFMK 33799: zwischen Ganamta und Shereikh Hamada/ Sudan. Hemipenis gedrunken, kurz. Sulcus geknickt, sich median öffnend. In seiner Verlängerung bildet die tief eingeschnittene mediane Apicalfurche zwei deutliche freie Loben, die durch je eine Längsnaht wiederum geteilt sind, ohne mit dem Sulcus in Verbindung zu stehen. Innere Loben mit kleinen Calyces, äußere mit größeren; an dem basalen Rand der Loben stehen jedoch einige größere, querverbreiterte Calyces. Asulcal werden die Calyces zur Basis hin größer.

Phrynocephalus helioscopus persicus

ZFMK MTKD 12178 und 12181 und ZFMK 18739: Oktoberian, Armenien/ USSR. Hemipenis relativ schlank mit zwei divergierenden, tief eingeschnittenen Loben von gestreckter Gestalt. Sulcus mit sehr schwach differenzierten Lippen gabelt sich und zieht auf der Innenseite beider Loben zu deren Spitze, wo eine tief eingesenkte Mündung sitzt (eventuell könnte dies bedeuten, daß die Hemipenes bei der — nicht von mir vorgenommenen — Präparation aller 3 Männchen nicht vollständig evertiert worden sind): Die Loben sind mit sehr großen Calyces bekleidet, die ein außerordentliches weitmaschiges Netzwerk bilden. Eine Ringfalte mit darunter verlaufender Einschnürung sondert den Trunco-Apicalbereich vom glatten Pedicel.

Diskussion

Wie schon in der Darstellung der systematischen Situation angemerkt ist, ist für die Agamidae keine alle ihre Arten gemeinsam kennzeichnende Synapomorphie bekannt, weshalb ihre Monophylie noch nicht abgesichert ist. Wohl gibt es Synapomorphien, die sie mit den Chamäleons gemeinsam haben. Was die Repräsentanz des Materials im Hinblick auf die existierenden Arten pro Gruppe (sensu Moody 1981) angeht, so fehlen einige wichtige Vertreter gerade auch aus den artenarmen Gruppierungen Moody's (l.c.). Vor allem von seinen Gruppen II und III ist jeweils nur eine einzige Art vertreten, so daß deren hemipenismorphologische Beschreibung noch keine sinnvolle Deutung phylogenetischer Zusammenhänge zuläßt. Dies gilt auch für die aus Gruppe V stammenden Arten *Phoxophrys nigrilabris* und *Japalura polygonata*, die nur der Vollständigkeit halber aufgenommen sind. Im folgenden werden die Befunde anhand von Moody's (l.c.) Gruppierungen diskutiert:

I. *Uromastix*, *Leiolepis*. Das beiden Gattungen gemeinsame keulenförmige, ungeteilte Organ ist zweifellos ursprünglich (vgl. die „iguanines“ im vorigen Kapitel) und stützt damit die Bewertung von Peters (1971) und Moody (1981), daß die Dornschwänze und Schmetterlingsagamen an der Basis der Agamiden stehen. Eine abgeleitete Gemeinsamkeit beider ist die beobachtete Querrinne, in die sich der Sulcus öffnet. Ob sie als Synapomorphie zur Klassifikation — etwa in eine eigene Unterfamilie — taugt, muß die Untersuchung möglichst vieler weiterer Arten beider Gattungen ergeben.

II. *Physignathus*, *Hydrosaurus*. Das Einzeltier aus dieser Gruppe läßt keinerlei Aussagen zu, außer, daß sein Hemipenis primitiv gebaut ist, sich also mit den primitivsten Merkmalen der Gruppe als korreliert erweist. Die zoogeographisch hochinteressante Frage der Beziehung des süstasiatischen *P. cocincinus* zu der australischen Art *P. lesueuri* muß leider noch offenbleiben.

III. Australische Radiation. Die eindrucksvoll formenreiche Agamiden-Radiation Australiens ist durch nur zwei Arten hoffnungslos unterrepräsentiert. Aussagen sind noch nicht möglich.

IV. *Arua*, *Hypsilurus*. Die einzige untersuchte Art verdient vor allem deshalb eine kurze Kommentierung, weil sie — gemeinsam mit weiteren wallacischen Arten — traditionell zur Gattung *Gonocephalus* gestellt wurde und wird (vgl. Wermuth 1967). Ihre dargestellten

Sondermerkmale bestätigen die Verschiedenheit von den westlich der Wallace-Linie lebenden echten Winkelkopfgamen (*Gonocephalus* s. str., cf. Moody l.c.).

V. Indisch-südostasiatische, vorwiegend arborikole Radiation. Die 20 auf 11 Gattungen verteilten Arten dieser Gruppierung erlauben, obwohl natürlich noch immer viel zu fragmentarisch, dennoch einige Aussagen. Daß die *Gonocephalus*-Arten s.str. sich von ihren Gattungsgenossen in Neuguinea und Australien genitalmorphologisch deutlich unterscheiden, wurde schon im vorigen Absatz gesagt. Es wird bekräftigt durch die Tatsache, daß beide untersuchten Arten untereinander außerordentlich gute Übereinstimmung zeigen, obwohl sie zwei ganz verschiedene Lebensformtypen darstellen: Auf der einen Seite den ungestümen „foraging predator“ *G. grandis*, andererseits den sich nur bedächtig bewegenden „sit-and-wait predator“ *G. abbotti*. Beide Arten sind ein wertvolles Beispiel für die ökologisch unabhängige Aussagekraft von Hemipenismerkmalen (vgl. auch die „iguanines“ und die „tropidurines“, speziell *Plica* und *Uracentron*).

Die gelegentlich (vgl. die Chresonymie bei Wermuth l.c.) mit *Gonocephalus* in Verbindung gebrachte Gattung *Acanthosaura* zeigt genitalmorphologisch keine Affinitäten dorthin, sondern vielmehr zu *Calotes*. Genauer gesagt, zu einer Fraktion der untersuchten *Calotes*-Arten, die sich ebenfalls durch sehr charakteristische, in schrägen Reihen stehende Calyces mit besonders breiten Zwischenleisten auszeichnen. Die sich aus den Beschreibungen ergebenden mehrfachen und korrelierten abgeleiteten gemeinsamen Merkmale interpretiere ich als synapomorph, weshalb ich *Acanthosaura* für engverwandt mit dieser *Calotes*-Fraktion halte (vgl. auch die entsprechenden Abbildungen bei Zhang (1986: fig. 1 B, C)).

Erwähnenswert ist nicht nur deren Einheitlichkeit (*C. liolepis*, *ceylonensis*, *versicolor*, *calotes*, *emma*, und *rouxi*) untereinander, sondern auch, daß die kleinwüchsige, morphologisch abweichende Art *C. rouxi* sich als echter *Calotes* sensu stricto erweist! Unerwartet ist dagegen die große Divergenz, die *C. cristatellus* und *C. jubatus* von den vorgenannten Arten absetzen, wobei beide untereinander fast identische Hemipenes haben. Der Schluß ist hier zwingend, die Gattung *Calotes* (vgl. Wermuth l.c.) für eine paraphyletische Gruppierung zu halten, deren einer Teil zoogeographisch auf Indien und Ceylon konzentriert ist, mit einer nach Südostasien ausstrahlenden Art (*C. versicolor*) und zwei dort festländisch-endemischen Arten (*C. emma* und *C. mystaceus*); die *C. cristatellus-jubatus*-Gruppe hätte dagegen einen Inselverbreitungsschwerpunkt, wobei nur *C. cristatellus* noch den Süden der Malayischen Halbinsel besiedelt. Ihre Sonderstellung in einer eigenen Gattung *Bronchocela* (vgl. Moody l.c.) erscheint daher zwingend.

Nach den Hemipenis-Merkmalen läßt sich *Bronchocela* die Lyrakopfagame überraschend gut anschließen, mit ihr auch die vermutlich zu einer ceylonesischen Radiation gehörenden Nashorn- (*Ceratophora*) und Taubagamen (*Cophotis*). Ihre Präsenz auf Ceylon (= Sri Lanka) wäre als Ergebnis einer älteren Besiedlung südostasiatischer Faunenelemente zu deuten, wie es parallel für den ceylonesischen Bindenwaran oder für die ceylonesische Rollschlange (*Cylindrophis maculatus*) der Fall ist.

Die Zahl der artenarmen Gattungen kleinwüchsiger Baumagamen Südostasiens ist zu groß und systematisch noch zu verwirrend, als daß man hier zu ihnen etwas sagen könnte. Nur die Gattungen *Sitana*, *Otocryptis* und *Draco* zeigen hochinteressante hemipenismorphologi-

sche Übereinstimmungen (stachelförmig ausgezogene Calyxleistenkanten, gegabelte Sulci spermatici), bei der bodenlebenden Sita-Agame (*Sitana*) ebenso wie bei der kletternden, gebüschbewohnenden *Otocryptis wiegmanni*, oder bei den höchstspezialisierten Gleitfliegern der Gattung *Draco*. Den drei ökologisch so verschiedene Lebensformtypen darstellenden Gattungen ist aber noch ein — ebenfalls nur den Männchen zukommendes — Merkmal gemeinsam: ein auffälliger, bei den ersten beiden riesiger, bei *Draco* reduzierter Kehlsack, der in Ruhestellung eingefaltet und nicht (wie bei *Anolis* u.a.) eingezogen wird. Hier zeigt sich, daß die komplizierte Kehlsackmechanik nicht konvergent, sondern synapomorph ist, die drei Gattungen also eine Verwandtschaftsgruppe bilden. Es zeigt sich weiter, daß die *Otocryptis* habituell täuschend ähnliche *Aphaniotis* ein konvergenter Lebensformtyp ist.

Überraschend waren die sich andeutenden Unterschiede am Hemipenis innerhalb der so gleichförmig angepaßten und aussehenden Flugdrachen (*Draco*). Die Differenzen zwischen *D. volans* und *D. melanopogon* (letzterer mit dem ursprünglicheren Hemipenis) lassen sich erst sinnvoll deuten, wenn weitere der knapp 20 bekannten Arten (vgl. Musters 1983, Inger 1983) als Frischpräparate zur Verfügung stehen.

VI. Asiatisch-afrikanische, vorwiegend terricole Radiation. Von dieser Gruppierung stand Material nur von der artenreichen, wahrscheinlich paraphyletischen Sammelgattung *Agama* sowie von einer einzigen *Phrynocephalus*-Art zur Verfügung. Erstere wurde von Moody (1981) einem Gliederungsversuch unterzogen, der in einer Aufteilung in verschiedene Genera resultierte, ähnlich wie er dies auch für die alte Gattung *Gonocephalus* sensu lato unternahm (vgl. oben). Da dort die Divergenzen deutlicher waren und ganz verschiedene Gattungsgruppen ehemalige *Gonocephalus*-Arten enthielten, habe ich dort den Gattungsnamen *Hypsilurus* bereits verwendet. Die Aufteilung der Gattung *Agama* beurteile ich zurückhaltender, weshalb alle Arten hier noch unter dem umfassenden, herkömmlichen Namen angeführt worden sind.

An die Basis stellt Moody (l.c.) die Wirtelschwanzagamen der *Stellio*-Gruppierung (vgl. auch Böhme 1981), die mit mehreren Arten über die Gebirgsgebiete Zentral- und Westasiens verbreitet sind, mit zwei Arten auch Europa erreichen und im östlichen Afrika noch einige Vertreter besitzen. An den hier untersuchten *Stellio*-Arten war gänzlich unerwartet, daß die den West-Himalaya bewohnende *A. tuberculata* durch apomorphe Merkmalszustände am Hemipenis (geteiltes Organ, gegabelter Sulcus, Querteilung des Apex) sich stark von den morphologisch wie geographisch nahestehenden Arten wie z.B. *A. himalayana* oder *A. lehmanni* unterscheidet! Letztere sind den afrikanischen und arabischen *Stellio*-Arten ähnlicher als der *A. tuberculata*. Dies Ergebnis verlangt nach der Untersuchung weiterer, bisher noch nicht verfügbarer Arten (z.B. *A. stoliczkana*, *A. agrorensis*, *A. nupta* u.a.).

Den übrigen asiatischen und afrikanischen Wirtelschwanzagamen (*A. himalayana*, *A. lehmanni*, *A. stellio*, *A. adramitana*, *A. yemenensis*, *A. atricollis*) sind die Arten um *A. agama* (hier *A. impalearis* und *A. sankaranica*) genitalmorphologisch recht ähnlich, so daß von diesem Merkmalsbereich her eine Gattungstrennung nicht gestützt wird. Etwas anders verhält es sich mit der von Moody (l.c.) zur (Unter-) Gattung *Trapelus* gerechneten *A. sanguinolenta* aus Mittelasien, die durch divergierende Apicalloben und gegabelten Sulcus abgeleitete Gemeinsamkeiten mit der wirtelschwänzigen *A. tuberculata* aufweist. Es ist jedoch zu früh,

sich hier zwischen Konvergenz oder Synapomorphie schon entscheiden zu wollen. Für die Sinai-Agame (*A. sinaita*) revalidierte Moody (l.c.) den monotypischen Gattungsnamen *Pseudotrapelus*. Der ebenfalls gegabelte Hemipenis, in diesem Falle aber mit ungegabeltem Sulcus, würde dieser Sonderstellung nicht widersprechen.

Eine noch deutlichere Sonderstellung zeigt *Phrynocephalus helioscopus* als leider einziger Vertreter der ca. 40 Arten umfassenden Gattung durch den tief gegabelten, mit entsprechend gegabelter Samenrinne und sehr großen Calyces versehenen Hemipenis.

Chamaeleonidae

Wie schon erwähnt, wurde die Bearbeitung der Chamäleons, die auf besonders reichem Material basiert, aus dieser Abhandlung herausgelöst. Die Ergebnisse, bei dieser Familie mit ausführlichen Darstellungen weiterer, vorher schon untersuchter Merkmalskomplexe, sind in einer separaten Monographie (Klaver & Böhme 1986) niedergelegt und werden im folgenden nach dem hier verwendeten Schema nur cursorisch referiert.

Systematische Situation

Wie bei der Behandlung der Agamidae bereits angedeutet, sind die Chamäleons nicht nur synapomorph mit ihnen verbunden, sondern auch durch zahlreiche Autapomorphien als monophyletische Verwandtschaftsgruppe ausgewiesen. Übersichten hierzu sowie Familien-diagnosen bringen Dowling & Duellman (1978), Klaver (1981 a) und Estes (1983). Die intrafamiliäre Klassifikation der Chamäleons konzentrierte sich traditionell auf die phänetische Bewertung externmorphologischer Merkmale (vgl. Werner 1911, Hillenius 1959, Witte 1965, Brygoo 1971, 1978) und resultierte in der Anerkennung der Gattungen *Chamaeleo* für die überwiegend arboricolen und *Brookesia* für die überwiegend terricolen Arten (vgl. Mertens 1986, Klaver 1979). Diese Bodenchamäleons wurden und werden auch von einigen Autoren auf zwei Genera verteilt, nämlich ein madagassisches (*Brookesia* s. str.) und ein afrikanisches (*Rhampholeon*) (z.B. Werner 1911, Klaver & Böhme 1986). Die Abtrennung von äußerlich abweichend gestalteten Arten auf Madagaskar in eigene Gattungen (*Evoluti-cauda*, *Lenadria*; vgl. Angel 1946) setzte sich nicht durch.

Versuche, auch andere als außenmorphologische Merkmale für die Chamäleonsystematik zu nutzen, erstreckten sich auch auf osteologische Kennzeichen, allerdings nur von wenigen Arten ermittelt; auf den Karyotyp (40 Arten untersucht) und auf die Lungenmorphologie (die große Mehrheit der Arten untersucht). Aus den lungenmorphologischen Ergebnissen entwickelte sodann Klaver (1981 b) das erste konsequent phylogenetische Klassifikations-schema, ohne es jedoch in Nomenklatur umzusetzen. Dies alles ist einschließlich sämtlicher Primärzitate in extenso bei Klaver & Böhme (1986) dargestellt (vgl. auch l.c.: Tab. 1). Auf die kürzlich erschienene Arbeit von Rieppel (1987) werden Klaver und ich in einer späteren Publikation zurückkommen.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Der erste Autor, der Hemipenism Merkmale von Chamäleons in die Literatur einführte, war Cope (1896), der in dieser Hinsicht *C. chamaeleon*, *C. gracilis* und *C. paradelis* erwähnte. Ein halbes Jahrhundert später beschrieben McCann (1949) und Loveridge (1953) die Hemipenes von *C. zeylanicus* respektive *Brookesia platyceps*. Ab 1965 setzte dann eine umfangreiche Serie genitalmorphologischer Arbeiten an madagassischen Chamäleons durch Brygoo und seine Mitarbeiter (Blanc, Bourgat, Domergue, Ramanantsoa) ein. Sie dokumentierten textlich und bildlich die Hemipenes von über 40 madagassischen Taxa, was Brygoo (1971, 1978) in seinen großen Übersichtsarbeiten resumierte. Alle Einzelzitate unter Angabe der untersuchten Arten sind bei Klaver & Böhme (1986) aufgeführt.

Bescheiden stellte sich dagegen das Wissen um die Hemipenismorphologie der afrikanischen Chamäleons dar. Broadley (1971) gab kurze Kommentare zu 7 Arten, während ausführlichere Beschreibungen für *C. chamaeleon* von Klaver (1981 a), für *C. calcaricarens* (Böhme 1985), für Arten der *C. bitaeniatatus*-Gruppe (Böhme & Klaver 1980) und für Arten der *C. pumilus*-Gruppe von Raw (1976) geliefert wurden. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß der ohne Begleittext abgebildete Hemipenis von *C. chamaeleon* (Dowling & Duellman 1978: fig. 77.2.) ebenso wie der dazu abgebildete Schädel (l.c.: fig. 77.1.) nicht diese Art, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach *C. gracilis* darstellt.

Eigene Befunde

Zu den aus der Literatur bekannten Hemipenes von 44 *Chamaeleo*- und 15 *Brookesia*-Arten sind diejenigen von 28 *Chamaeleo*- und zwei *Brookesia*-Arten hinzugekommen, für deren Beschreibung ich auf unsere gemeinsame Arbeit (Klaver & Böhme 1986) verweise.

Diskussion

Der Besitz einer sehr distinkten Apex-Ornamentierung durch hochmodifizierte Keratin-Strukturen, für die wir erstmals (Klaver & Böhme l.c.) eine einheitliche, durchgängige Terminologie vorschlugen, kennzeichnet alle bisher untersuchten Chamäleon-Arten als synapomorph. Der vermutlichen Schwestergruppe Agamidae fehlen derartige Bildungen. Die miteinander homologen Elemente, von uns als Rotulae, Pedunculi und Auriculae bezeichnet, lassen sich zu Transformationsfolgen ordnen, was auch für die kleinen verstreuten Apicalpapillen und deren Konzentrierung und Komplizierung gilt. Die auch bei den Iguaniden und Agamiden obligat vorhandenen Calyces sind folglich innerhalb der Chamaeleonidae symplesiomorph, ihr Fehlen bei *Brookesia* jedoch (syn)apomorph. Diese Vereinfachung der truncalen Strukturen bei den Bodenchamäleons geht mit einer vereinfachten Ausbildung auch der Apex-Elemente einher.

Obwohl die Hemipenism Merkmale bei Chamäleons geeignet sind, einige Artengruppen synapomorph zu charakterisieren, also ihre Monophylie zu belegen, bedurfte es der Hinzunahme mehrerer weiterer hinreichend untersuchter Merkmalsgruppen (Äußere Morphologie, Osteologie, Karyotypen und Lungenmorphologie bzw. -anatomie), um die gesamte Familie phylogenetisch dichotom gliedern und klassifizieren zu können. Die aus der Kombination

dieser Merkmalsgruppen resultierende synthetische Phylogenie-Hypothese mündet in folgender Neuklassifikation der Familie Chamaeleonidae (Klaver & Böhme l.c.):

— Unterfamilie Brookesiinae mit den Gattungen *Brookesia* (20 Arten) auf Madagaskar und *Rhampholeon* (8 Arten) in Afrika.

— Unterfamilie Chamaeleoninae mit zwei madagassischen Genera: *Calumma* (18 Arten) und *Furcifer* (19 Arten); sowie zwei afrikanische Genera: *Bradypodion* (21 Arten) und *Chamaeleo* (42 Arten). Letztere läßt sich gerade aufgrund hemipenismorphologischer Merkmale klar in zwei Untergattungen gliedern: *Chamaeleo* s. str. (14 Arten) und *Trioceros* (28 Arten).

Gekkonidae

Systematische Situation

Die Gekkoniden sind mit knapp 700 Arten (650 nach Kluge 1967; 667 nach Dowling & Duellman 1978) die artenreichste Echsenfamilie, die zusammen mit den schlangenförmigen Flossenfüßen (Pygopodidae) in die zweite Infraordnung Gekkota gestellt wird. Ihre 84 Gattungen werden heute einvernehmlich auf vier Unterfamilien verteilt (Underwood 1954, Kluge 1967, Moffat 1973), nämlich die Eublepharinae mit noch beweglichen Augenlidern, noch haftlamellenlosen Zehen, weichschaligen Eiern und weltweit disjunkter Reliktverbreitung; die australisch-neuseeländischen Diplodactylinae, die rein amerikanischen Sphaerodactylinae und schließlich die tropisch-kosmopolitisch verbreiteten Gekkoninae. Problematisch in ihrer Abgrenzung sind die Spaerodactylinae, da zu ihnen auch nordafrikanisch-arabische Vertreter (*Quedenfeldtia*, *Pristurus*) gerechnet werden können (z.B. Moffat l.c.). Die meisten Probleme ergeben sich aber in der infrasubfamiliären Gruppierung der artenreichen und hoch divers radiierten Gekkoninae, deren intergenerische Beziehungen erst in wenigen Ansätzen erforscht sind (Russell 1976, Kluge 1982, 1983, Joger 1985, 1986). Definitionen der Gekkonidae im allgemeinen und der Gekkoninae im besonderen finden sich bei Kluge (1967), Moffat (1973), Dowling & Duellman (1978), Böhme (1981), Estes (1983) u.a.

Als Merkmale, die zur Klassifikation von Geckos benutzt wurden, boten sich zunächst die diversen Zehenstrukturen an, wie sie bereits Boulenger (1885) in seinem berühmten „Catalogue“ benutzte. Doch ihre hohe adaptive Signifikanz und die daraus folgende Konvergenzanfälligkeit machten sie weitgehend ungeeignet. Auch der Versuch von Underwood (1954), auf der primären Basis von Pupillenformen Verwandtschaftsbeziehungen zu ermitteln, setzte sich nicht durch. Demgegenüber wandte Kluge (1967) einen phänetisch-numerischen Ansatz an. Russell (1976) widmete sich erneut der Zehenstruktur einschließlich ihrer Skelett-, Muskel- und Haftborstenmorphologie, um so Transformationsreihen und damit evolutive Linien zu erkennen. Joger (1984) besetzte schließlich die noch offene Nische des biochemisch-immunologischen Ansatzes, resumierte gleichzeitig die Ansichten Russell's und widerlegte sie teilweise. Ähnlich verfuhr er mit dem zweiten Ansatz von Kluge (1983), der diesmal kladistisch war und die Gekkoninae in zwei Tribus, nämlich die Gekkonini und die Ptyodactylini, aufgliederte.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Cope (1986) beschrieb die Hemipenes von fünf Gattungen anhand je einer Art, nannte diese jedoch nur in zwei Fällen; in einem weiteren Fall ist die Gattung monotypisch, die Art also impliziert. Es handelt sich um *Thecadactylus* (implicite die Art *rapicauda*), *Platydictylus aegyptiacus* (= heute *Tarentola annularis*), *Gymnodactylus pulchellus* (= heute *Cyrtodactylus pulchellus*), *Phyllodactylus* sp. und *Eublepharis* sp. Alle Organe charakterisiert Cope (l.c.) als kurz und breit, mehr oder weniger in zwei „branches“ geteilt und auf der gesamten Oberfläche mit winzigen („minute“) Calyces bedeckt. Der Hemipenis des eublepharinen Lidgeckos *Eublepharis* wird als besonders tief eingeschnitten und mit einem glatten Stützsaum versehen beschrieben.

McCann (1949) beschrieb, begleitet von wenig instruktiven, groben Zeichnungen, die Hemipenes von drei *Hemidactylus*-Arten (*H. brookii*, *H. maculatus*, *H. flaviviridis*), denen durch flache Einsenkungen getrennte Apicalloben und deutlich entwickelte Sulcuslippen gemeinsam sind, die sich aber auch durch die Abschnürung des gesamten Apex vom recht gestreckten Trunco-Pedicebereich zwischenartig unterscheiden.

Dowling et al. (1971 b) beschrieben den Hemipenis von *Thecadactylus rapicauda* erneut, in großer Ausführlichkeit und reproduzierten die beigegebene Abbildung (l.c.: fig. 1) zwei weitere Male — ohne Begleittext — in Dowling (1975: p. 173) sowie Dowling & Duellman (1978: fig. 79.4.).

Schließlich entdeckte Kluge (1982) am Hemipenis des wie *Thecadactylus* amerikanischen Gekkoninen *Aristelliger* (*A. praesignis* und *A. cochranæ*) hochinteressante Verknöcherungen, die ihn im Aussehen an die Bacula gewisser Hörnchen (Mammalia: Sciuridae, cf. Burt 1960) erinnerten, die aber auch mit den gezähnelten — aber verhornten! — Rotulae der Chamäleons phänetische Übereinstimmungen zeigen (vgl. die Abb. bei Böhme & Klaver 1980, Klaver & Böhme 1986). Daraufhin untersuchte Kluge (l.c.) auch den von ihm als nächsten *Aristelliger*-Verwandten angesehenen *Phyllopezus pollicaris* aus dem südlichen Südamerika, ohne allerdings dort entsprechende Knochen zu finden.

Kürzlich bildete Zhang (1986) noch den Hemipenis von *Gekko japonicus* ab (l.c.: fig. 1 A).

Eigene Befunde

Von folgenden Geckos konnte ich evertiert präparierte Hemipenes untersuchen: *Rhacodactylus trachyrhynchus* und *Pseudothecadactylus lindneri* als einzige Vertreter der Diplodactylinae; *Tarentola annularis*, *Geckonia chazaliae*, *Pachydactylus bibronii*, *Phelsuma nigristriata*, *Pyodactylus hasselquistii*, *Uroplatus fimbriatus*, *Paroedura pictus*, *Phyllopezus pollicaris*, *Homonota horrida*, sämtlich Arten der Gekkoninae. Von den Unterfamilien Eublepharinae und Sphaerodactylinae stand kein Hemipenis-Material zur Verfügung.

Rhacodactylus trachyrhynchus

AM R 78: Neukaledonien. Hemipenis relativ schlank, kolbenförmig. Sulcus gerade, sich auf halber Höhe des Organs teilend, wobei nur der innere Sulcusast Verbindung zur apica-

len Einsenkung hat, die den Apex in zwei asymmetrische, verschieden große Loben teilt. Die Loben sind mit sehr kleinen und tiefen Calyces besetzt, deren eckige, hohe Kanten spitz ausgezogen sind und daher stachlig wirken. Asulcal wird die Einsenkungsnäht zwischen den Loben durch eine kleine mediane Papille beendet, die Calyces werden basiswärts successiv größer, flacher und haben niedrigere Kanten.

Pseudothecadactylus lindneri

ZFMK 45760: Australien. Hemipenis keulenförmig, ungeteilt. Sulcus dagegen kurz gegabelt, jeweils auf einer konvexen Erhebung des Apex endend. Dieser wirkt fein pustuliert, Calyces sind nicht deutlich erkennbar. Eine dünne aufrechte Hautfalte zieht quer über den Apex.

Tarentola annularis

ZFMK 33801: Mbrès/ Zentralafrikanische Republik. Hemipenis mäßig schlank, kolbenförmig. Sulcus gerade, frei, Randwülste teilweise schwach calyciert, daher nicht als Sulcuslippen ansprechbar. Der Sulcus gabelt sich auf der Asulcalseite des Apex, die Äste ziehen in die Zentren der Apicalloben, eine Querteilung bewirkend. In Verlängerung des Sulcus spaltet eine Medianfurcha die Loben, die aber dennoch eng aneinander liegen. Sulcal wie asulcal feine Calyxbekleidung, deren überstehende Ränder stachlig wirken. Asulcal verlieren sich die Calyces in einen glatten Schaftbereich, der auch durch longitudinale Längsfalten gegliedert ist.

Geckonia chazaliae

ZFMK 25842: Umgebung Agadir/ Marokko. Hemipenis gedrunken, Sulcus stark geknickt, beidseitig wulstig begrenzt. In seiner Verlängerung eine tiefe Einschnürung, die zwei apicale Loben trennt. Diese besitzen eine Quernaht vom Innenrand bis zum Mittelpunkt, die jedoch keine Sulcusgabelung darstellt. Sie setzt sich spiegelbildlich in je einer Y-förmigen Hautfurcha fort. Die gesamte Oberfläche der Sulcalseite ist dicht mit sehr kleinen, tiefen Calyces besetzt, deren Randleisten kurze stachelartige Fortsätze zeigen. Asulcal zieht sich eine glatte Längsfalte zur Organbasis, die beidseitig von flachen Calyces begrenzt wird. Diese ziehen um das Organ herum auch auf die den Sulcus begrenzenden Wülste, so daß diese nicht als Lippen anzusprechen sind.

Pachydactylus bibronii

ZFMK 44776: Umgebung von Tanga/ Tansania. Hemipenis schlank gestielt, keulenförmig. Sulcus gerade, nicht von deutlichen Lippen begrenzt. In seiner gedachten Verlängerung teilt eine schwache Einsenkung den Apex in zwei nur wenig gesonderte Loben. Zwischen Sulcsmündung und medianer Einsenkung lagern sich noch einmal zwei kleine, kugelige Loben an. Der gesamte Apexbereich ist stark zum Sulcus verschoben. Die sehr undeutlichen, flachen Calyces lassen vermuten, daß hier ein saisonal bedingt undifferenziertes Epithel vorliegt.

Phelsuma nigristriata

ZFMK 40321: Ivambeni, Mayotte/ Komoren. Hemipenis schlank keulenförmig. Sulcus gerade, sich apical gabelnd und durch eine halbkreisförmige Suture einen kugeligen inneren Lobus einschließend. Medianeinsenkung zwischen den zwei Hauptloben ist nicht durch eine einfache Naht, sondern durch einen eingesenkten Längswulst markiert. Apex ohne differenzierte Calyces, die erst asulcal im Truncusbereich deutlich werden. Die Innenseite des Truncus ist von einer glatten, saumartigen Längsfalte begleitet.

Ptyodactylus hasselquistii

ZFMK 15135 und 15137: Mokolo/ Kamerun. Hemipenis keulenförmig. Sulcus gerade, Lippen kaum differenziert; beidseitig schließt sich gleich dicht mit kleinen, aber tiefen Calyces besetztes Gewebe an, die Calyxleisten sind stachlig ausgezogen. Die durch eine Mittelnäht geteilten, aber aneinander liegenden Apicalloben sind durch eine Schwellung basal vom Truncus differenziert, sulcal durch eine geschwungene, gemeinsame Quernaht gegliedert und mit gleichartigen Calyces bekleidet. Asulcal verlieren sich die Calyces schnell und sind im Truncusbereich höchstens noch ganz flach ausgebildet, weshalb das ganze Epithel ein faltiges Aussehen bekommt. Im lateralen Truncusbereich gehen die kräftigen Calyces der Sulcusseite nur außen wie auf den Loben in die asulcale Seite über; innen befindet sich dagegen ein longitudinaler breiter und glatter Hautsaum, der hier die calyxbekleidete von der glatten Seite des Truncus scharf trennt.

Beide untersuchten Männchen stimmen in den beschriebenen Kennzeichen überein.

Uroplatus fimbriatus sikorae

ZFMK 45009 — 010 (Abb. 22): Ile Sainte Marie/ Madagaskar. Ich verwende bewußt das Trinomen, um zu betonen, daß hier zwei Männchen der kleinwüchsigen Form von *U. fimbriatus* vorlagen, der eventuell eigener Artstatus zukommt.

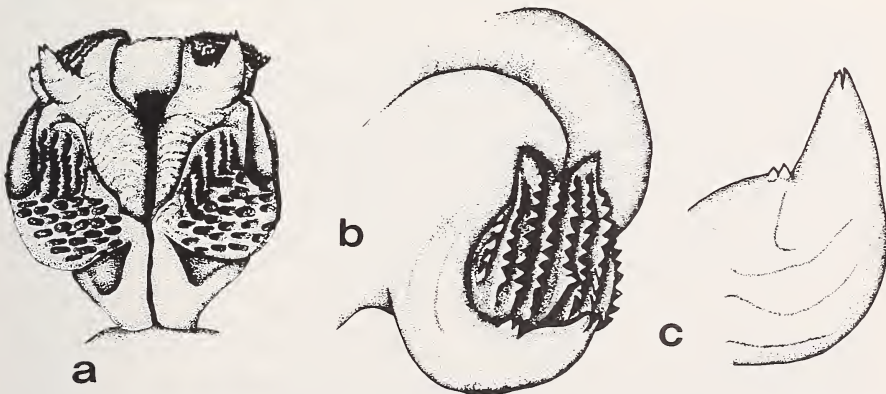


Abb. 22. Hemipenis von *Uroplatus fimbriatus sikorae* (ZFMK 45010); a. Sulcalansicht, b. einer der Apicalloben in Aufsicht, c. Detail des Apicallobus. — Zeichn. U. Bott.

Hemipenis kurz, gedrunken, kugelig. Sulcus spermaticus gerade, ohne differenzierte Lippen, öffnet sich in einen medianen, glatten, leicht konvexen Apicalbezirk. Dieser wird beidseitig flankiert von zwei Strukturen, die in ihrer Komplexität nur mit den Pedunculi von Chamäleons verglichen werden können (vgl. Klaver & Böhme 1986). Es handelt sich dabei um ein spiegelbildlich paariges Element, welches sulcal von einer querstehenden, nach außen zeigenden sichelartigen Papille begrenzt wird, die an einer inneren Knickstelle und an der Spitze eine sehr feine Zähnelung in je zwei Spitzen aufweist (Abb. 22 c). Die asulcale Seite des auffälligen apicalen Elementes endet mit zwei frei überstehenden Zipfeln. Die Oberfläche ist mit insgesamt acht Längsreihen sägeartiger Stachelleisten ornamentiert, die insgesamt ein Papillenfeld ergeben, das den Pedunculi mancher madagassischer Chamäleons ähnelt (Abb. 22 b). Der sulcal durch zwei tiefe konkave Gruben vom Pedicel abgesetzte Truncus ist proximal mit Calyces bedeckt, deren Ränder fein stachelartig ausgezogen sind. Distad gehen diese Calyces in senkrecht stehende, längsverbreiterte Calyces über, deren gezähnelte Randleisten Ähnlichkeit mit den sägeartigen Stachelleisten der Apexelemente haben, ohne aber desselben Ursprungs zu sein (Abb. 22 a). Asulcal finden sich einheitliche Calyces, die genau denen der proximalen Sulcalseite entsprechen.

Paroedura pictus

ZFMK 38533 und 43832: Toliara (= Tuléar)/ Madagaskar. Hemipenis extrem kurz und gedrunken, in Sulcalansicht viel breiter als lang. Sulcus — ohne differenzierte Lippen — gabelt sich, seine Äste ziehen auf die apicalen Loben und setzen sich dort in eine halbkreisförmige Ringfurche fort, die einen zipflig ausgezogenen Apicalkegel im Zentrum eines jeden Lobus umschließt. Die Mittellinie der Loben steht nicht mit dem Sulcus in Verbindung, sondern ist durch einen unpaaren, gefalteten Medianfortsatz von ihm getrennt. Loben sulcal mit winzigen, asulcal mit etwas größeren Calyces bedeckt, die sich in Richtung auf das Pedicel langsam verlieren.

Beide Männchen entsprechen sich in ihren Merkmalen.

Phyllopezus pollicaris

ZFMK 40597: Filadelfia, Chaco/ Paraguay. Hemipenis gedrunken. Sulcus öffnet sich in eine glatte, eingesenkte Querrinne. Dort gabelt er sich, und seine Äste ziehen zunächst basiswärts, um dann spitzwinklig wieder apicalwärts umzubiegen und auf zwei schwach differenzierten Loben zu münden. Diese sind bei den Präparaten faltig und wohl nicht voll ausgedehnt, so daß ihre Form nicht beurteilt werden kann. Die Calyces sind jedoch deutlich größer als bei den anderen hier untersuchten Geckos. Der Truncus ist auf der asulcalen Seite glatt und durch Längsfalten gegliedert.

Homonota horrida

ZFMK 37269: Filadelfia, Chaco/Paraguay. Hemipenis gedrunken keulenförmig, stark über die Querachse der Sulcalseite geknickt. Sulcus öffnet sich in einen konkaven Bereich. Mediane Einsenkung trennt zwei Apicalloben ziemlich tief, die aber dennoch eng aneinander

liegen. Loben mit sehr kleinen stachelrandigen Calyces bedeckt, die asulcal basiswärts größer werden, aber ihre stachlig ausgezogenen Randleisten beibehalten. In Fortsetzung der Lobentrennaht findet sich asulcal eine glatte längsverlaufende taschenartige Falte. Abrupter Übergang in den glatten Trunco-Pedicelbereich.

Diskussion

Trotz der viel zu geringen Zahl untersuchter Arten zeichnen sich einige verfolgenswerte Ansätze ab:

— Der zunächst untersuchte Vertreter der Diplodactylinae zeigt einen tief gegabelten Hemipenis, dadurch an die von Cope (1896) für *Eublepharis* geschilderte Situation erinnert. Dies somit zwei Vertretern der beiden ursprünglichsten Unterfamilien gemeinsame Merkmal könnte daher als Sympleiomorphie oder aber Konvergenz gedeutet werden. Die abweichende Situation bei *Pseudothecadactylus* zeigt jedoch, daß aus derartig geringen Stichproben noch keine Schlüsse zu ziehen sind.

— Unglücklicherweise stand von jeder der mir zugänglichen Gekkoninae-Gattungen immer nur je eine Art zur Verfügung, so daß die aus den Beschreibungen sich ergebenden Unterschiede stets intergenerische Abstände widerspiegeln. Daß aber auch interspezifische Distanzen innerhalb von Gattungen auftreten, zeigen die Befunde von McCann (1949) an drei *Hemidactylus*-Arten.

Der skelettmorphologisch und immunologisch als Schwestergruppen (sensu Hennig 1950) erkannten Gattungen *Tarentola* und *Geckonia* (Russell 1976, Joger 1984, 1985) lassen sich genitalmorphologisch nicht synapomorph charakterisieren. *Geckonia* bleibt mit seinem ungegabelten Sulcus spermaticus ursprünglicher als *Tarentola*, zeigt dagegen mit der asulcalen Truncus-Längsfalte ein *Tarentola* fehlendes Sondermerkmal.

Auch *Pachydactylus* (kleine, interne Loben) und *Phelsuma* (medianer Längswulst) zeigen autapomorphe Sonderbildungen, deren Kennzeichnungswert bei diesen artenreichen Gattungen erst an zahlreichen weiteren Arten erarbeitet werden muß. Generell schließt sich aber auch *Ptyodactylus* dem Bauplan sämtlicher voriger Gekkoninae-Gattungen an, so daß von der Hemipenismorphologie her eher das phylogenetische Konzept von Joger (1985) als das von Kluge (1983) untermauert wird (vgl. Systematische Situation der Gekkonidae).

Eine völlig unerwartete und überraschende Sonderstellung nimmt der Hemipenis von *Uroplatus* ein! Seine Ornamente sind von einer Komplexität, die nur mit der Situation bei Chamäleons vergleichbar ist. Die auf Abb. 22 a in Vierung angeordnet erscheinenden sägeartigen Leisten sind verschiedener Herkunft: Die beiden sulcalen Felder mit diesen Leisten stellen längsverbreiterte Calyces mit stacheligen Randsäumen dar, während die apicalen echte Papillenfelder sind. Schon von daher verbietet sich eine Homologisierung mit den in Vierung angeordneten Hemipenisornamenten der Chamäleons. Dies muß hier auch nur deshalb besonders betont werden, weil die Hypothese einer engeren Verwandtschaft von *Uroplatus* (damals in eine eigene Familie Uroplatidae gestellt) schon einmal erwogen worden ist (Werner 1912), u.a. auch wegen des gemeinsamen Besitzes von Lungendivertikeln. Zudem ähnelt die Apicalstruktur des *Uroplatus*-Hemipenis den Pedunculi der madagassischen

Furcifer-Arten, die ja innerhalb der Chamäleons einen abgeleiteten Typ repräsentieren, was eine Homologisierung der Strukturen noch weniger möglich macht.

Die unter den Geckos einzig dastehende Hemipenisstruktur von *Uroplatus fimbriatus* sonder aber die Plattschwanzgeckos von den übrigen Gekkoninae mit einer vergleichbaren Distanz, wie die Chamäleons von den Agamen oder Leguanen gesondert sind!

Die abschließend noch zu kommentierenden Südamerikaner sind aus zwei Gründen interessant: 1. kann für *Phyllopezus* das Fehlen von internen Hemipenis-Verknöcherungen definitiv bestätigt werden (vgl. Kluge 1982). Die Gattung kann daher keinesfalls, wie Kluge (1.c.) glaubt, unmittelbar mit *Aristelliger* verwandt sein. 2. scheinen die südamerikanischen Gekkoninae ziemlich lange voneinander isolierte Gruppen zu sein, wie auch die eigenständig strukturierten Hemipenes von *Thecadactylus* (Dowling et al. 1971 b) und *Homonota* (diese Arbeit) ausweisen. Eine monophyletische, endemisch südamerikanische Gekkoninae-Radiation scheint es daher nicht gegeben zu haben. Frühere Konzepte, z.B. die Verknüpfung der *Homonota*-Arten mit altweltlichen Nacktfinger-Geckos (vgl. Wermuth 1965) bedürfen der erneuten Überprüfung.

Pygopodidae

Systematische Situation

Die Flossenfüße oder Pygopodiden werden seit längerem einvernehmlich als spezialisierte, gliedmaßenreduzierte Gecko-Derivate und Nachbarfamilie der Gekkonidae angesehen (Underwood 1957, Moffat 1973, Kluge 1976), mit denen gemeinsam sie die Infraordnung der Gekkota bilden. Argumente dafür sind die — adaptiv beeinflussten — verwachsenen und transparenten Augenlider sowie — gewichtiger — der Besitz von Postanalsäcken und -knochen. Offen bleibt bei diesem Modell, wieso die Eublepharinae als (bereits) echte Geckos (noch) bewegliche Lider haben, und warum die Pygopodiden als Derivat einer kosmopolitischen Gruppe nur im australischen Raum existieren. Ausführliche Familiendiagnosen finden sich bei den oben zitierten Quellen sowie bei Dowling & Duellman (1978) und Estes (1983). Kluge (1976) teilte die 30 in 6 Gattungen stehenden Arten in zwei Unterfamilien ein, von denen die erste (Pygopodinae) die Gattungen *Pygopus* und *Delma* umfaßt, die zweite (Lialisinae) die Gattungen *Lialis*, *Pletholax*, *Ophidiocephalus* und *Aprasia*. Letztere gliedert er noch in zwei Tribus mit je zwei Gattungen auf.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Der Hemipenis einer Pygopodidenart ist offenbar bislang noch nie untersucht und beschrieben worden.

Eigene Befunde

Die vier zur Verfügung stehenden Arten waren mir nicht frischtot, also zur eigenen Konservierung und Präparation, zugänglich. Vielmehr handelte es sich um ältere, in einem Fall

sehr alte, Präparate von: *Pygopus nigriceps*, *P. lepidopus*, *Delma inornata* und *Aprasia pulchella*, letzterer einziger Vertreter der zweiten Unterfamilie Lialisinae.

Pygopus nigriceps

UMMZ 131174: Innaminka, S.A./ Australien. Hemipenis kurz, gedrunen und breit. Sulcus in zwei sehr lange Gabeläste auslaufend. In Verlängerung des unpaaren Sulcusabschnitts eine scharfe Einsenkung, die zwei breit ausladende Loben auf der sulcalen Seite teilt. Median auf dem Apex steht ein unpaarer, kleinerer Lobus, der sich birnenförmig verjüngend asulcal zwischen die großen lateralen Hauptloben schiebt. Er ist asulcal mit sehr kleinen Calyces besetzt, die basiswärts von querverlaufenden Wulstkanten abgelöst werden. Die äußeren großen Loben sind mit ebenmäßigen, tiefen und kleinen Calyces besetzt, deren Ränder stachlig ausgezogen sind. Asulcal sind sie scharf gegen einen glatten Schaftbereich abgesetzt.

Pygopus lepidopus

ZFMK 21290: Umgebung von Sydney, N.S.W./ Australien. Leider sind die Hemipenes dieses bereits 1864 gefangenen und konservierten Tieres damals nur unvollständig ausgestülpt worden. Der mediane Lobus ist aber auszumachen, seine basale Struktur entspricht der von *P. nigriceps*. Die Calyces im Schaftbereich sind klein, enden also nicht am Unter- rand der Apexloben, wo sie auch bei dieser Art recht groß sind.

Delma inornata

UMMZ 131156: Numurkah, Victoria; UMMZ 131186: Finley, N.S.W., beides Australien. Hemipenis kolbenförmig. Sulcus gegabelt, die Äste zu zwei schwach voneinander differenzierten Apicalloben ziehend, von denen der innere (beim in situ-Präparat) wesentlich größer als der äußere ist. Das Oberflächenepithel wirkt bei starker Vergrößerung pustulär, Calyces sind nicht zu erkennen.

Aprasia pulchella

UMMZ 131241: Canning Dam, W.A./Australien. Hemipenis wie bei voriger Art asymmetrisch mit stark vergrößertem inneren Lobus. Sulcus entsprechend gegabelt mit viel längerem, inneren Ast. Ebenfalls nur pustuläres Epithel und keine Calyxbekleidung erkennbar.

Diskussion

Das zahlenmäßig geringe Material läßt nur folgende Hinweise zu:

— Der Besitz von Calyces (plesiomorph für die Iguania und Gekkota, zusammen = Ascalabota sensu Camp 1923) bei *Pygopus*, nach Kluge (1976) zur ursprünglicheren Unterfamilie gehörig, bekräftigt die Zugehörigkeit der Flossenfüße zu dieser Echsen-Gruppe.

— Das Fehlen von Calyces bei *Delma* und *Aprasia* muß als Rückbildung gedeutet werden, entsprechend der Situation bei den brookesiinen Chamäleons (vgl. Klaver & Böhme 1986). Daß aber bei beiden Gattungen hoch abgeleitet asymmetrische Hemipenes auftreten, die außerdem gleichsinnig abgeleitet sind, und dazu noch **korreliert** ein pustuläres statt calyciertes Oberflächenepithel haben, läßt ihre Stellung in zwei verschiedenen Subfamilien unerklärbar erscheinen. Auch wenn dies auf numerischer Basis aus 86 Einzelmerkmalen errechnet wurde (Kluge l.c.), bleibt der genitalmorphologische Befund eine nicht zu vernachlässigende Kontraevidenz dazu!

— Schließlich ist bemerkenswert, daß die äußerlich so einheitlichen Pygopodiden in den wenigen Stichproben schon außerordentlich eindrucksvolle genitalmorphologische Divergenzen aufweisen. Wie bei den zwar in anderer Richtung, aber ähnlich extrem spezialisierten Chamäleons (Klaver & Böhme 1986) scheint auch bei den Flossenfüßen die Hemipenismorphologie genetische Abstände besser zu reflektieren als die Externmorphologie.

Xantusiidae

Systematische Situation

Die Nachtechsen, 16 Arten in 4 Gattungen, sind eines von mehreren Beispielen innerhalb der Echsen, wo die Klassifikation selbst im Bereich der Infraordnung nicht geklärt und stabil ist. Die Familie wurde traditionell bei den Scincomorpha eingereiht (Camp 1923, Romer 1956), doch führten mehrere Autoren Argumente für eine Zugehörigkeit zu den Gekkota an (McDowell & Bogert 1954, Savage 1963, Greer 1985 a). Moffat (1973) diskutierte das Problem ausführlich und kam zu einer klaren Schlußfolgerung zugunsten der Scincomorpha-Hypothese. Dowling & Duellman (1978) betrachteten das Problem als nach wie vor offen, während Estes (1983) die Diskussion noch einmal aufrollte und nach kritischer Bewertung aller Argumente, die die verschiedensten Merkmale betreffen, ebenfalls die Scincomorpha-Hypothese favorisierte.

Savage (1963) stellte die kubanische *Cricosaura typica* als eigene Unterfamilie Cricosaurinae den übrigen drei Gattungen *Xantusia*, *Klauberina*, *Lepidophyma* (= Unterfamilie Xantusiinae) gegenüber.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Der einzige in der Literatur zu findende Hinweis auf einen Xantusiiden-Hemipenis stammt von Cope (1986), der aber leider nicht nur die von ihm untersuchte Art, sondern sogar den Gattungsnamen verschwieg. Er beschrieb das Organ als gegabelt und kurz („as in many Geconidae“), mit wulstbegleitendem Sulcus, der spiralgig verlaufe. Gegenüber vom Sulcus nahm er schraubenartig angeordnete, tief quergefaltete Stützsäume wahr.

Eigene Befunde

Die einzige mir als Frischpräparat vorliegende Art ist

Xantusia henshawi

ZFMK 9008: California/ U.S.A. (Abb. 23). Hemipenis gestielt, keulenförmig. Sulcus an der äußeren Seite von einem dicken Wulst begleitet, der aber in gerundeter Form dort endet, wo der Truncus sich gegenüber dem stielartigen Pedicel verbreitert. Der trunco-apicale Bereich endet in einer flachen Terminalscheibe, die schüsselartig konkav eingesenkt ist, und deren erhabener, saumartiger Rand nur durch die Einmündungsstelle des Sulcus spermaticus unterbrochen ist. Die Grundfläche der terminalen, schüsselartigen Platte ist pustulär strukturiert, die ganze angeschwollene distale Hälfte des Hemipenis ist mit ringförmigen Wülsten umgeben, die nur durch den Sulcus unterbrochen sind. Die Wülste selbst sind glatt, das ganze Organ wirkt im alkoholinjizierten Zustand glasig-transparent.

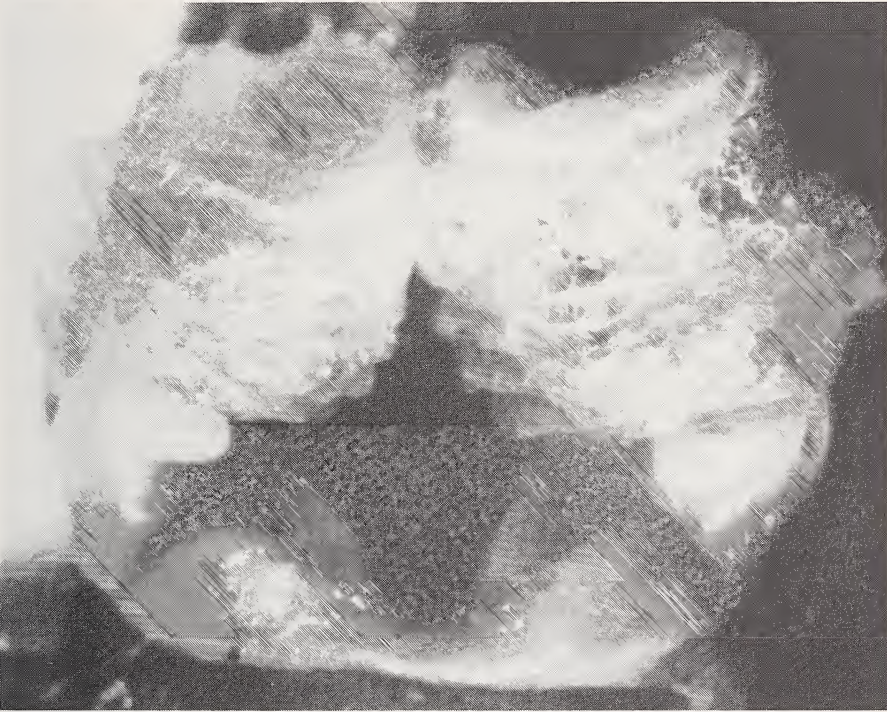


Abb. 23. Asulcalansicht beider Hemipenes (in situ) von *Xantusia henshawi* (ZFMK 9008).

Diskussion

Es ist müßig, Vergleiche mit Cope's (1896) Beschreibung anstellen zu wollen, da weder die ihm vorgelegene Art, ja nicht einmal die Gattung, überliefert ist. Sicher scheint nur, daß ihm *X. henshawi* nicht vorgelegen hat, und, daß es innerhalb der Xantusiiden auch genitalmorphologische Variationen gibt. Festzuhalten ist hier aber vor allem die Aussage, daß die Ringwülste ein ganz klares scincomorphes Merkmal sind, wodurch in der oben referier-

ten Diskussion der Xantusiiden-Systematik die Ansicht von Moffat (1973) und Estes (1983) durch ein nicht unwesentliches Zusatzargument gestützt wird.

Teiidae

Systematische Situation

Die strikt neuweltliche, ca. 200 Arten in 40 Gattungen umfassende Familie (Dowling & Duellman 1978) wird traditionell als amerikanisches Pendant der altweltlichen Echten Eidechsen (Lacertidae) angesehen (z.B. Boulenger 1885, Peters 1969 u.a.). In neuerer Zeit wurde jedoch ihre Monophylie in Frage gestellt. Die früher nur informell als „Zwergtejus“ oder Microteiiden den Großtejus (Macroteiiden) gegenübergestellte Gruppe erhielt von Maclean (1974) den offiziellen Status einer Unterfamilie (Gymnophthalminae), die Großtejus wurden entsprechend zu den Teiinae. Presch (1983) und Estes (1983) erhoben beide Gruppen sogar zu eigenen Familien, wobei Presch (l.c.) die Gymnophthalmidae sogar für enger mit den Lacertidae verwandt hielt als mit den Teiidae (s. str.). Estes (1983) maß ihnen zwar nähere Verbindung zu den Teiidae bei, unterstützte aber auch ihre familiäre Trennung. In jüngster Zeit argumentierte Harris (1985) mit neuen Untersuchungen zur Zungenstruktur für eine einheitliche Familie Teiidae (s.l.) im Sinne Boulengers (1885); dabei äußerte er Zweifel an der Monophylie der Microteiiden, was unten noch zu diskutieren sein wird.

Gattungssystematik innerhalb beider Gruppen — hier auch unabhängig von ihrem definitiven Rang — betrieb Presch (1974) zunächst für die Großtejus. Aufgrund von osteologischen Merkmalen teilte er die neun Gattungen in zwei Gruppen; A: *Teius*, *Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx* und *Dicrodon*; B: *Callopistes*, *Tupinambis*, *Crocodilurus* und *Dracaena*. Diese beiden Gruppen betrachtete auch Estes (1983) als Tribus Teiini (A) und Tupinambini (B).

Sechs Jahre später widmete sich Presch (1980) den Microteiiden bzw. Gymnophthalminae. Die 28 von ihm anerkannten Gattungen gliederte er in sechs Gruppen: 1: *Alopoglossus*, *Prionodactylus*, *Proctoporus* (einschließlich *Opipeter*), *Ptychoglossus*, *Riolama*; 2: *Euspondylus*, *Pholidobolus*; 3: *Anadia*, *Ecpleopus*, *Placosoma*; 4: *Arthrosaura*, *Cercosaura*, *Echinosaura*, *Leposoma*, *Neusticurus*, *Teuchocercus*; 5: *Pantodactylus*; 6: *Amapasaura*, *Bachia*, *Colobodactylus*, *Colobosaura*, *Gymnophthalmus*, *Heterodactylus*, *Iphisa*, *Micrablepharus*, *Stenolepis*, *Tretioscincus*. Er gründete diese Analyse auf 26 osteologische Einzelmerkmale, die er numerisch behandelte. Dabei übergang er die zahlreichen schon vorhandenen hemipenismorphologischen Informationen, auch die von ihm selbst publizierten (Presch 1978, vgl. nächsten Abschnitt) völlig.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Die erste die Genitalmorphologie eines Teiiden behandelnde Quelle ist Müller (1838), der die „Bildung der Ruthe bei *Ameiva Teguixin* und *Tupinambis elegans* untersucht“ hatte. Selbstverständlich muß der Name „*Ameiva*“ sensu Müller (l.c.) heute *Tupinambis* lauten, während dieser Name in Müllers Sinne eine ganz andere Echse meinte, denn *T. elegans* Daudin, 1802 ist ein partielles Synonym von Bengal- (*Varanus b. bengalensis*), Binden- (*V.*

s. *salvator*) und Nilwaran (*V. n. niloticus*) (Mertens 1963)! Durch das Zitieren nur des von Müller (l.c.) benutzten Gattungsnamens zogen Wild (1973) und Rieppel (1976) den Fehlschluß, es habe sich bei dem Merkmalsträger um einen Teiiden gehandelt. Dies muß bei der Abhandlung der Varanidae nochmals aufgegriffen werden.

Die oft zitierte klassische Arbeit von Cope (1896) gab Hemipenis-Charakteristiken der microteiiden Gattungen *Dracaena* (implicite die einzige Art *guianensis*), *Tupinambis*, *Ameiva*, *Cnemidophorus* und *Centropyx* (= heute *Kentropyx*). Bei allen untersuchten Vertretern (die Arten blieben leider meist ungenannt) fand Cope (l.c.) feine, imbricate Querwülste (Plicae) von lamellenartigem Aussehen. Ein asulcaler Stützsaum ist bei den ersten beiden Gattungen glattrandig, bei den folgenden gezähnt. Diese haben auch zwei fleischige Papillen auf dem Apex, die den Mündungsbereich des Sulcus spermaticus markieren. Bei *Kentropyx pelviceps* fand er den asulcalen Stützsaum schmaler, als einzigartig erwiesen sich jedoch zwei Felder spitzer, beweglicher Papillen auf dem Apex. Einen ähnlichen Grundplan fand Cope (l.c.) bei *Anadia bogotensis*, wo der Hemipenis sich aber tief gegabelt darstellte. Die Plicae verliefen in Längsrichtung und trugen quersitzende Stacheln („transversely crimped“). Für diese Stacheln, die für Zwergtejus offenbar charakteristisch — als „recurved spines“ (Cope l.c.), „spinules“ (Uzzell 1965, 1966, u.a.) oder „small spines“, „teeth“, „plumose rows“ (Presch 1978) etc. bezeichnet wurden, schlage ich hier den lateinischen Terminus **Spiculae** (Sing. Spicula) vor, zumal Uzzell (1966) ihre calcifizierte Natur nachwies. Als letztes beschrieb Cope (l.c.) den Hemipenis von *Heteroclonium bicolor* (= heute *Bachia bicolor*), wo er nur wenige undeutliche Querfalten und eine einzelne Reihe dicht stehender, gekrümmter Spiculae vorfand.

Noble & Bradley (1983) beschrieben die Hemipenes von *Cnemidophorus sexlineatus*, *Ameiva chrysolaeama*, *A. exsul* und *A. maynardi*. Sie bestätigen die apicalen, fleischigen Papillen, merkten aber an, daß diese bei *Cnemidophorus* getrennt, bei *Ameiva* dagegen verbunden mit den wulstigen Sulcuslippen seien. Die drei *Ameiva*-Arten ließen sich in eine Serie (in obiger Reihenfolge) ordnen, die verschiedene Ausprägungen einer asulcalen, längsverlaufenden, plica-freien Stützzone zeigt (vgl. Abb. 24).

In einer Serie wichtiger Arbeiten über verschiedene Microteiiden beschrieb Uzzell (1965, 1966, 1969 a, 1969 b, 1970, 1973, Uzzell & Barry 1971) unter anderem auch die Hemipenes folgender Arten: *Echinosaura horrida*, *Neusticurus ecpleopus*, *N. apodemus*, *N. s. strangulatus*, *N. s. trachodus*, *N. cochranæ*, *N. tatei*, *N. rudis*, *N. bicarinatus*, *Ecpleopus gaudichaudii*, *Opipeteur xestus*, *Proctoporus pachyurus*, *P. bolivianus*, *P. guentheri*, *Priodontactylus vertebralis*, *P. dicrus*, *P. manicatus*, *P. argulus*, *P. eigenmanni*, *Pantodontactylus schreibersii*, *Cerosaura ocellata*, *Aspidolaemus affinis*, *Leposoma rugiceps*, *L. guianense*, *L. parietale*, *Arthrosaura kockii*. Bis auf *Echinosaura* und die vier erstgenannten *Neusticurus*-Arten sind alle Beobachtungen und Abbildungen Uzzells (l.c.) an invertiert freipräparierten Organen gemacht. Mit Alizarin-Färbungen konnte er die calcifizierte Natur der Stacheln (Spiculae) nachweisen, soweit sie nicht (sekundär ?) fehlten (*Neusticurus tatei*, *rudis* und *bicarinatus* sowie einige andere).

Dixon & Lamar (1981) entdeckten mit *Neusticurus medemi* eine weitere Wasserteju-Art ohne kalkige Spiculae. Hemipenismorphologische Angaben über *Teuchocerus* und *Iphisa* veröffentlichten Fritts & Smith (1969) bzw. Dixon (1974).

Als letzter beschäftigte sich Presch (1978) ausführlich und speziell mit der Struktur der Hemipenes von Teiiden, ausnahmslos Microteiiden: *Gymnophthalmus pleii*, *G. speciosus*, *Bachia intermedia*, *B. trisanale*, *B. monodactylus*, *Euspondylus rahmi*, *Anadia metallica*, *Proctoporus striatus*, *P. columbianus* und *P. guentheri*. Bis auf letztere Art und *B. monodactylus* studierte er alle Arten bzw. Organe in evertiertem Zustand und bildete sie so ab. Er setzte seine Befunde zu denen von Uzzell in Beziehung, soweit er dieselben oder nächstverwandte Arten vorliegen hatte. Allerdings fiel ihm bei der Beschreibung und Abbildung von *Anadia metallica* (l.c.: fig. 6) nicht auf, daß Cope (1896) den Hemipenis der kongenerischen *A. bogotensis* als gegabelt („bifurcate“) mit „gekräuselten“ Längsfalten beschrieben hatte, also mit denselben Spicula-Serien behaftet, wie sie für die meisten Microteiiden so charakteristisch sind. Es ist daher überaus wahrscheinlich, daß das von Presch (l.c.) abgebildete Organ entweder alters- oder saisonbedingt nicht ausdifferenziert ist; das apicale Grübchen („dimple“) spricht sogar dafür, daß das Präparat nicht richtig und komplett ausgestülpt wurde! Unter diesem Aspekt verdienen auch weitere von Presch (l.c.) beschriebene und abgebildete Arten eine Nachprüfung, vor allem die *Bachia*-Arten. Diese letztgenannte Gattung verdient zusätzliche Aufmerksamkeit, weil Uzzell (1965) nicht die von Cope (1896) beschriebene „single series of closely placed recurved spines“ bestätigen konnte.

Der Vollständigkeit halber seien noch die beiden teiiden Hemipenis-Illustrationen von Dowling & Duellman (1978: figs. 83.1. und 83.2.) erwähnt, die — wiederum ohne Text — *Teius teyou* und *Tupinambis nigropunctatus* zeigen.

Eigene Befunde

Von folgenden Teiiden konnte ich ausgestülpt präparierte Hemipenes untersuchen: (hier aufgeführt nach den unter Punkt a. zitierten Einteilungen): *Ameiva ameiva atrigularis*, *A. fuscata*, *A. edracantha*, *Cnemidophorus sexlineatus*, *C. tigris*, *C. gularis*, *C. ocellifer*, *C. lacertoides*, *Dicrodon heterolepis*, *D. guttulatum* und *Kentropyx calcaratus* als Vertreter der Teiini innerhalb der Unterfamilie Teiinae; *Callopiastes maculatus* als einzigen Vertreter der Tupinambini innerhalb der Teiinae; *Alopoglossus angulatus* als einzige Art der Gruppe 1 nach Presch (1980); *Pholidobolus montium* als einzige von Gruppe 2; *Arthrosaura kockii*, *Echinosaura horrida*, *Neusticurus bicarinatus*, *N. rudis*, *N. ecpleopus*, *N. strangulatus* *trachodus* aus Gruppe 4; *Pantodactylus schreibersii* als einzige Gruppe-5-Art; *Iphisia elegans* und *Tretioscincus agilis* als Vertreter der Gruppe 6.

Ameiva ameiva atrigularis

ZFMK 30897: Arima/ Trinidad. Hemipenis keulenförmig. Sulcus gerade, von glatten Lippen begrenzt, mündet median auf dem Apexgipfel und teilt diesen durch eine Einsenkung in zwei wenig differenzierte Loben. Auffällig ist die beidseitige zipfelartige Vergrößerung am Ende der Sulcuslippen, was Cope (1896) und Noble & Bradley (1933) als fleischige Pa-

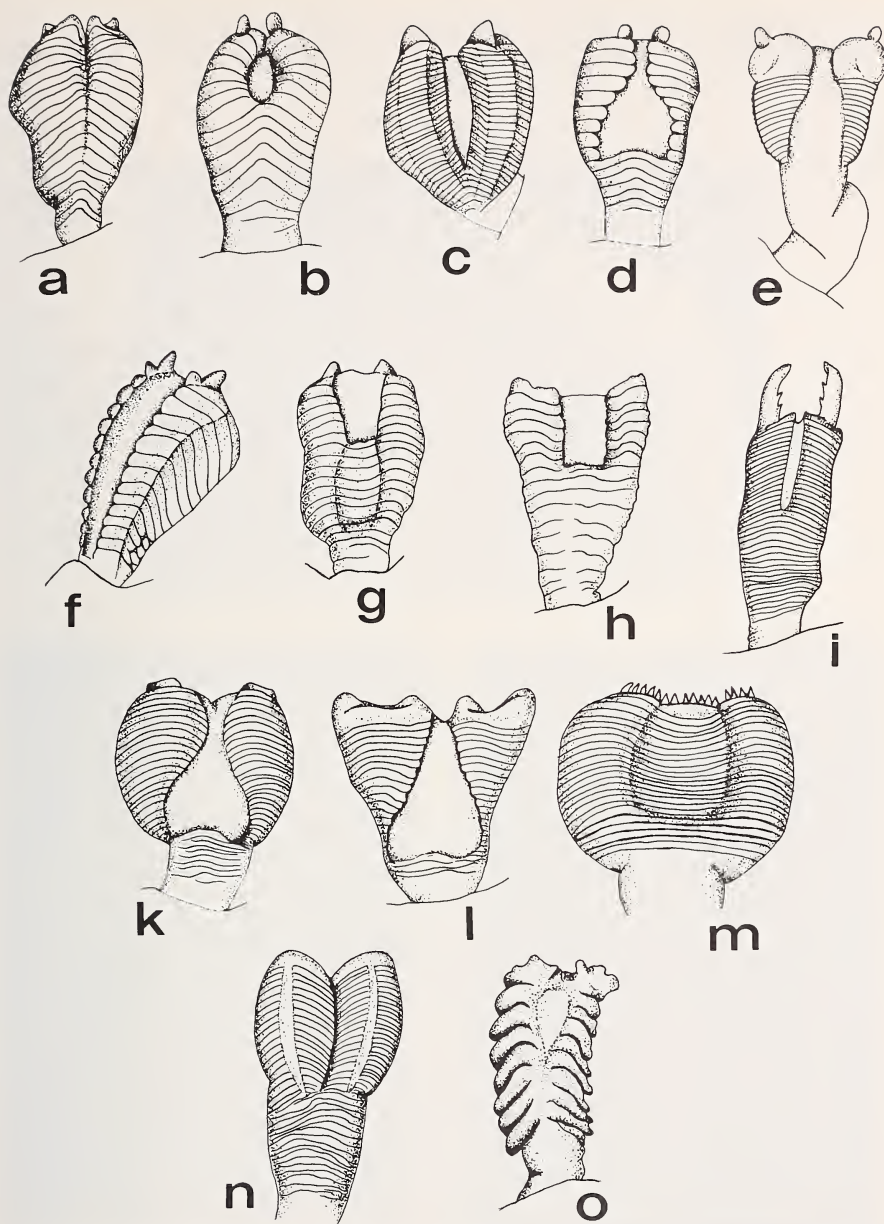


Abb. 24. Hemipenis einiger Macroteiidien plus *Neusticurus* in Asulcalansicht; a. *Ameiva chrysaema* (umgez. n. Noble & Bradley 1933), b. *A. ameiva atrigularis* (ZFMK 30897), c. *A. maynardi* (umgez. n. Noble & Bradley l.c.), d. *A. fuscata* (ZFMK 42735), e. *A. edracantha* (ZFMK 45761), f. *Cnemidophorus sexlineatus* (ZFMK 14370), g. *C. tigris* (ZFMK 9029), h. *C. gularis* (ZFMK 14371), i. *C. lacertoides* (ZFMK 13980), k. *Dicrodon heterolepis* (ZFMK 29295), l. *Teius teyou* (ZFMK 38289), m. *Kentropyx calcaratus* (RMNH 20639), n. *Callolestes maculatus* (ZFMK 21757), o. *Neusticurus rudis* (RMNH 20645). — Zeichn. U. Bott.

pillen bezeichnen. Diese Zipfel, die mit eigentlichen Papillen (vgl. Abschnitt über *Kentropyx calcaratus*) nichts zu tun haben, sind auch von der asulcalen Seite deutlich sichtbar (Abb. 24 a). Dort liegt zwischen beiden — durch Verhornung verfestigten — Apicalzipfeln eine kurze, aber tiefe Medianfurche, die sich in ein kleines asulcales Medianfeld öffnet. Es ist umgeben von Gewebe, das durch zahlreiche querverlaufende Wülste strukturiert ist (Plicae). Diese bilden unterhalb des glatten Apicalfeldes umgekehrt V-förmige Winkel. Sie ziehen um das ganze Organ herum und enden jeweils an den Sulcuslippen. Ein kurzer, gedrehter Pedicelbereich bleibt glatt.

Ameiva fuscata

ZFMK 42735 — 736: Dominica. Ähnlich *A. ameiva*, aber Plicae gröber, daher weniger zahlreich, zudem unregelmäßiger und median nicht eingewinkelt angeordnet. Die Apicalzipfel sind stumpfer gerundet und stehen ebenfalls mit den Sulcuslippen in Verbindung. Die asulcale glatte Fläche ist viel größer und ungefähr von dreieckiger Gestalt. Die Seitenschenkel dieses Dreiecks bilden eine durch die Enden der Plicae gebildete, deutliche Kante (Abb. 24 b). Die Plicae selbst wirken pustulös in ihrer Oberflächenstruktur.

Beide Männchen entsprechen einander weitestgehend, bei ZFMK 42735 sitzen die apicalen Zipfel etwas tiefer im Organ.

Ameiva edracantha

ZFMK 45761: Prov. Manabi/ Ecuador. Hemipenis sehr schlank und langstielig, etwas gebogen. Sulcus teilt in seiner Verlängerung das Organ in zwei apicale Loben, die je in einem



Abb. 25. Detail der asulcalen Seite des Hemipenis von *Cnemidophorus sexlineatus* (ZFMK 14370) mit erkennbarem Stachelepithel auf den Plicae. — Aufn. C. Bock.

fleischigen, verfestigten Zipfel enden. Asulcal wird die plica-bekleidete Fläche zurückgedrängt auf den Lateralbereich des Truncus. Die Plicae selbst sind schwach ausgeprägt (Abb. 24 e).

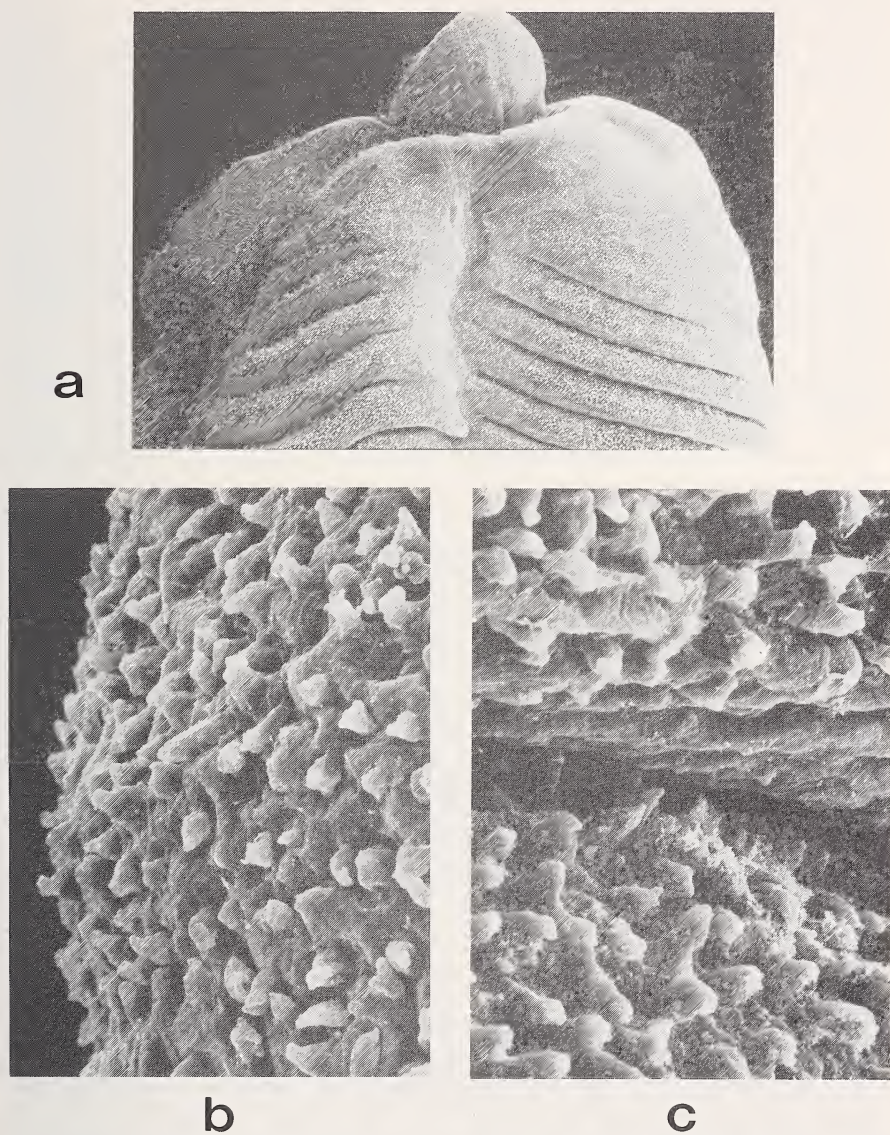


Abb. 26. REM-Aufnahmen des Hemipenis von *Cnemidophorus sexlineatus* (ZFMK 14370). a. Apikalteil mit Plicae und Stachelepitel, b. Detail das Stachelepitels am apikalen Rand, und c. beiderseits einer Plica. — Aufn. K. Ulmen.

Interessant ist an diesem Exemplar, daß es konserviert wurde, nachdem kurz vorher noch Paarungen stattgefunden hatten, das Organ also mit Sicherheit voll ausdifferenziert ist.

Cnemidophorus sexlineatus

ZFMK 14370: Ratcliff, Texas/U.S.A. Hemipenis ähnlich der Abbildung bei Noble & Bradley (1933), apicale Zipfel dreilappig; sie sind, wie bei *Ameiva*, mit den Sulcuslippen verbunden. In Verlängerung und vis-à-vis vom Sulcus eine asulcale mediane tiefe und glatte Längsrinne, die beidseitig und unterhalb von großen, vorstehenden und querverlaufenden Plicae begrenzt wird (Abb. 24 f). Die Plicae wirken in ihrer Oberfläche bei schwächerer Vergrößerung fein pustuliert, bei stärkerer Vergrößerung wird jedoch sichtbar, daß sie mit Unmengen kleiner, kurzer Stacheln (!) besetzt sind, die an das (Abb. 25, 26) mikroskopische Stachelepithel der Lacertidae erinnern, deren Histologie aber noch untersucht werden muß. Die Plicae selbst sind durch Längsfurchen des Truncus eingewinkelt oder sogar unterbrochen. Pedicel glatt.

Die REM-Aufnahmen (Abb. 26 a — c) zeigen das Stachelepithel im Bereich der Plicae und des Apex in großer Deutlichkeit.

Cnemidophorus tigris

ZFMK 9029: San Diego Mts., California/ U.S.A.. Organ kürzer und gedrungener als bei *C. sexlineatus*. Sulcus gerade, steht mit den unterteilten Apicalzipfeln in Verbindung. Plicae kleiner, daher zahlreicher, lassen asulcal ein kurzes und breites glattes Feld frei, werden basiswärts breiter und gröber (Abb. 24 g). Pedicel grob quergefaltet.

Cnemidophorus gularis

ZFMK 14371: westlich Arlington, Texas/ U.S.A.. Das Präparat ist nicht vollständig ausgestülpt, so daß die apicale Spitze nicht gut sichtbar ist. Gut erkennbar sind aber eine ungefähr rechteckige plica-freie asulcale Fläche sowie recht grobe, wiederum mit einem stacheligen Mikroepithel bedeckte Plicae (Abb. 24 h).

Cnemidophorus ocellifer

ZFMK 36858: Filadelfia, Chaco/ Paraguay. Der Hemipenis ist beschädigt, so daß seine turgide Form nicht mehr erhalten ist. Insgesamt ist das Organ sehr stark gefaltet und weist sehr grobe, faltige Plicae auf, die mit einem mikroskopischen Stachelepithel bekleidet sind. Der Sulcus mündet in einen Bereich, der Felder großer, beweglicher, fleischiger Papillen aufweist (vgl. die Beschreibung von *Kentropyx*). Diese Papillen (echte!) sind nicht mit den apicalen Zipfeln zu verwechseln, die in den amerikanischen Arbeiten als Papillen bezeichnet werden (vgl. oben).

Cnemidophorus lacertoides

ZFMK 13980: Montevideo/ Uruguay. Hemipenis schlank, apical kaum verdickt. Sulcus gerade, seine Lippen bilden an ihren Enden zwei nach sulcal zeigende Zipfel. Hinter ihnen stehen zwei große, aufrechte Apicalfortsätze mit leicht einwärts gekrümmten Spitzen, die an den Innenseiten einzelne, isolierte, scharfe Stacheln aufweisen. Asulcal trennt eine schmale, glatte Längsnaht über fast die halbe Länge des Organs die feinen und zahlreichen Plicae, die wiederum, wie auch die zwei apicalen „Hörner“, mit Stachelepithel bedeckt sind (vgl. Abb. 24 i).

Dicrodon heterolepis

ZFMK 29295 und 29297: Küstenwüste bei Lima/Peru. Hemipenis recht kurz und gedrun- gen, Sulcus sich breit öffnend, seine Ränder in einen flachen, halbkugelig geformten Api- calzipfel auslaufend. Mediane Einsenkung trennt zwei Loben, zwischen denen asulcal ein breit sich öffnendes Feld liegt, das vor allem seitlich scharf von den Säumen begrenzt wird, die die Endkanten der Plicae bilden. Diese sind dünn und fein, also zahlreich (Abb. 24 k).

Beide Männchen stimmen trotz Größenunterschiedes völlig überein, allerdings hat das klei- nere auch schon in voller Ausprägung die für *D. heterolepis* typische epigamische rote Kehlfärbung.

Dicrodon guttatum

ZFMK 44293: Peru. Fast genau den Verhältnissen bei *D. heterolepis* entsprechend.

Teius (teyou) cyanogaster *)

ZFMK 38289, 38489, 40600 — 601: Filadelfia, Chaco/ Paraguay. Sulcus sich breit öff- nend, seine Lippen setzen sich in einem zweigeteilten Fortsatz fort, der eine glatte, konkave Fläche einschließt. In Fortsetzung des Sulcus öffnet sich nach asulcal und basal eine breiter werdende glatte Fläche, die seitlich von den Endkanten der Plicae begrenzt wird. Plicae und glatte Flächen auf dem Apex scheinen gleichermaßen dicht mit bestacheltem Mikro-Epithel besetzt zu sein.

Die 4 Männchen sind mit unterschiedlich gut ausgestülpten Hemipenes konserviert worden, es ergeben sich aber dennoch keine Unterschiede. Die obige Beschreibung basiert auf ZFMK 38289 als bestem Präparat.

Kentropyx calcaratus

RMNH 20639 — 640: Kabalebo/ Surinam. Hemipenis gedrun- gen, ebenso breit wie lang. Sulcus endet in grob dreieckigem Bereich, der ganz mit einem Feld langer, beweglicher, fleischiger Papillen, wie von Cope (1896) beobachtet, ausgekleidet ist. Die bei *K. pelviceps* beobachtete Situation betraf allerdings nach Cope (l.c.) zwei getrennte Papillenfelder. Asul-

*) Der Artname steht in Klammern, da Laurent & Teran (1981) die Chaco-Population von *Teius teyou* als eigene Art auffassen.

cal ragen diese Papillen deutlich über den oberen Apexrand, der im übrigen mit relativ feinen, pustulären Plicae bedeckt ist (Abb. 24 m). Die feine pustuläre Oberflächenstruktur erweist sich bei starker Vergrößerung wiederum als eine mikroskopische Cuticularbestachelung.

Beide Männchen zeigen keine Unterschiede.

Callopistes maculatus

ZFMK 21757, 21761 und 21764: Valparaiso/Chile. Hemipenis keulenförmig. Sulcus gerade, mit deutlichen Lippen, sich apical breit öffnend, wo die Lippen einen apicalen, fleischigen Ringsaum formen. Ein medianer Einschnitt teilt den Apex in zwei Loben, die asulcal von sehr feinen Querwülsten (Plicae) bedeckt sind viel feiner, als bei den *Teiini*-Gattungen. Ebenfalls in deutlichem Gegensatz zu diesen sind die Loben auf der asulcalen Seite je durch eine glatte, paarige mediane Längsrinne — anders als das unpaare glatte Feld der *Teiini* — ausgezeichnet (Abb. 24 n). Unterhalb der Loben verlaufen die Plicae durchgehend und lassen ein relativ kurzes, glattes Pedicel frei.

Alopoglossus angulatus

RMNH 20641: Kabalebo/Surinam. Hemipenis gedrunken, keulenförmig. Sulcus durch Querknicke des Truncus unterbrochen, öffnet sich in einem konkaven Bezirk, der von einem Ringsaum hoher, fleischiger Papillen umgeben ist. Die sulcal gelegenen Papillen am Anfang dieses Ringsaumes sind am größten und haben eine abgeflachte, distal verbreiterte und von vier stumpfen Zipfeln gerandete Gestalt. Die unter dem fleischigen, gefalteten, durch eine Ringfurche abgeschnürten Apex beginnenden Plicae sind pustuliert und lassen nicht die für die Microteiidien charakteristischen Spicula-Reihen erkennen.

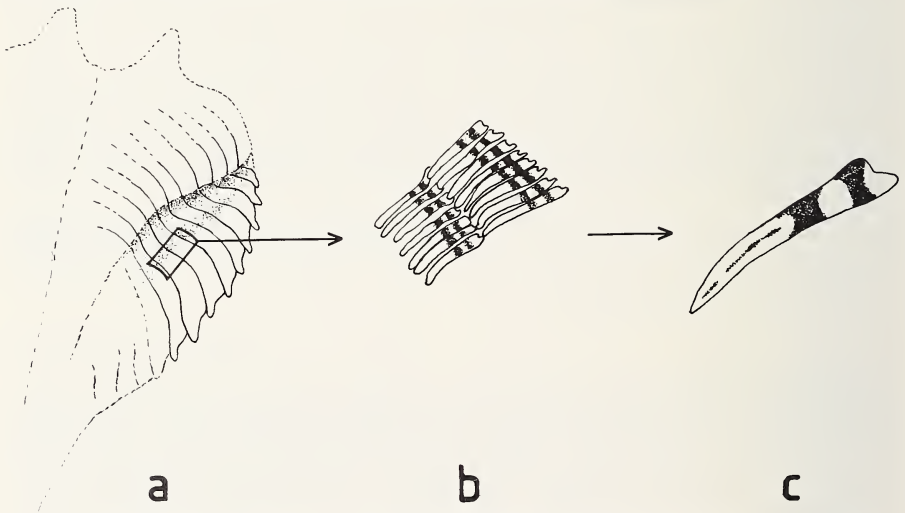


Abb. 27. Ausschnitt zweier Plicae der asulcalen Seite des Hemipenis von *Pholidobolus montium* (ZFMK 39552). a. Entnahmefeld, b. dichter Besatz mit Spiculae, c. eine der charakteristisch pigmentierten Spiculae. — Zeichnung: U. Bott.

Pholidobolus montium

ZFMK 35437-439 und 39552: Quito/Ecuador. Hemipenis schlank, apical in zwei aneinanderliegende Loben gespalten. Um diese laufen Plicae herum, aus denen dicht gesetzte Reihen kleiner, scharf gekrümmter Spiculae herausstehen. Die Spiculae der oberen Reihen weisen sogar nach oben. Unterhalb der asulcalen Symphyse beider Loben schließen sich 4-6 große, saumartig verlängerte Plicae mit entsprechendem Spicula-Besatz an, die ein etwa rechteckiges Feld bilden (Abb. 27). Basal und seitlich davon ist der Truncus glatt.

Die vier Männchen stimmen im wesentlichen miteinander überein, doch sind bei den ersten dreien die Loben nicht komplett entfaltet. Sie wirken daher dünner und divergieren auch etwas.

Arthrosaura kockii

RMNH 20648: Brownsberg/Surinam. Der Apex ist bei diesem Präparat nicht vollständig entfaltet. Die Form des Truncus ist stark lateral komprimiert und weist gegenüber vom Sulcus einen glatten Bereich auf. Die Plicae sind lamellenartig vorgezogen und stark W-förmig geknickt, die übereinanderliegenden Knickstellen zahnartig verlängert („enlarged tooth“ n. Uzzell & Barry 1971)! Die zwischen diesen „large teeth“ von Uzzell & Barry (l.c.) beobachteten „rows of denticles“ (= Spiculae) waren am Leidener Präparat nicht zu sehen.

Neusticurus bicarinatus

RMNH 20644: Kabalebo/Surinam. Im wesentlichen mit dem von Uzzell (1966) nach einem intervertiert freipräparierten Organ beschriebenen Befund identisch. Die Plicae, von Uzzell (l.c.) als „flounces“ bezeichnet, sind mehrfach winklig eingeknickt und weisen keine Spiculae, sondern „dense supporting structures“ (Uzzell l.c.) auf. Diese sind nach ihm nicht mit Alizarin anfärbbar, also verhornt und nicht calcifiziert. Sie gleichen den oben beschriebenen pustulären Oberflächenstrukturen der Macroteiden. Nicht erwähnt von Uzzell (l.c.) wurde eine auffällige Schwarzpigmentierung des Pedicels und des Truncus, die das Leidener Präparat zeigt.

Neusticurus rudis

RMNH 20645: Lelygebirge/Surinam. Ähnlich *N. bicarinatus*. Apex gefaltet, Truncus mit großen, lamellenartig aufgeblättern Plicae, innen zahlreicher als außen, die mehrfach scharf geknickt sind und schräg stehen. Asulcal lassen sie eine distale, glatte Zone („welt“ nach Uzzell 1966) frei (Abb. 24 o). Cuticularbestachelung läßt sich bei diesem Präparat nicht erkennen. Wie bei allen anderen Teiiden-Arten außer *N. bicarinatus* ist auch hier der Hemipenis unpigmentiert.

Neusticurus epleopus

ZFMK 34585: Tingo Maria, Cordillera Azul; ZFMK 38879: El Boqueron del Padre Abad/Peru. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Der abgesetzte Apex ist stark sulcal ge-

knickt. Sulcuslippen enden in zwei großen fleischigen Längsfalten, die einen faltigen, aber kugeligen Bezirk einschließen, der mit vier kurzen, aber deutlichen Einzelpapillen versehen ist. Im Unterschied dazu spricht Uzzell (1966) nur von einem „terminal filament“. Die schwächer winklig verlaufenden Plicae, innen (19) zahlreicher als außen (15), lassen asulcal eine kurze, schmale, glatte Zone frei und sind dicht mit senkrecht auf ihnen stehenden Spiculae besetzt, die nach Uzzell (l.c.) mit Alizarin färbbar, also calcifiziert sind.

Neusticurus strangulatus trachodus

ZFMK 34586 — 587: Tingo Maria, Cordillera Azul/Peru. Ähnlich *N. ecpleopus*, aber insgesamt acht isolierte Apicalpapillen, die — vier und vier — auf durch eine tiefere Naht gebildeten Loben stehen. Diese Papillen („terminal filament“) konnten von Uzzell (l.c.) offenbar nicht identifiziert werden, sind auch nur bei perfekt präparierten und 100 %-ig ausgestülpten Organen sichtbar. Sonst mit Uzzell's Beschreibung übereinstimmend.

Echinosaura h. horrida

ZFMK 7269 — 70, 43757 — 763 und 43775: Prov. Guayaquil/Ecuador (Abb. 28). Uzzell (1965) untersuchte mehrere eingestülpt präparierte oder nur teilweise ausgestülpte Hemipenes von *E. h. horrida*, *E. h. palmeri* und *E.h. panamensis*. Seine Angaben über die mir in zehn Männchen vorliegende Nominatform finden sich bestätigt. Doch sollte hervorgehoben werden, daß zwar basale, gekrümmte Kalkdornen („spines“) vorhanden sind, daß aber die „spiny flounces“ (Uzzell l.c.) terminologisch eindeutiger als mit Spiculae besetzte Plicae bezeichnet werden sollten.



Abb. 28. Asulcalansicht des Hemipenis von *Echinosaura h. horrida* (ZFMK 43763).

Die zehn Männchen zeigen keine hemipenismorphologische Variabilität, erhöhen daher das Gewicht der Unterschiede, die Uzzell (l.c.) zwischen den Vertretern der verschiedenen Unterarten festgestellt hat.

Pantodactylus s. schreibersii

ZFMK 13985 — 986: Montevideo/Uruguay. Ähnlich *Pholidobolus*, aber Loben kaum differenziert. Asulcal ein medianes Feld großer Plicae mit kräftigen Spiculae, das beidseitig von glatten Falten begrenzt wird, die eine Art Tasche bilden. Spiculae nach Größe und Form arrangiert wie bei Uzzell (1973) beschrieben und abgebildet.

Iphisa elegans

RMNH 20642: Tafelberg/Surinam. Hemipenis kolbenförmig, apical kaum erweitert. Sulcus gerade, beidseitig von einem Längssaum kurzer, aber nach vorn stark verlängerter Plicae flankiert, die mit großen, frei aus dem Gewebe ragenden Spiculae bewaffnet sind. Die also stacheligen Plicae sind apical abgespreizt und teils nach oben gerichtet. Seitlich schließen sich größere, auf die asulcale Seite herumgreifende und ebenso bewehrte Plicae an, die aber eine breite, bis zum Pedicel reichende Längsmittelzone freilassen. Auf ihr zieht sich eine Doppelreihe großer, isoliert stehender Spiculae hinab. Wo die seitliche Plica-Bekleidung des Truncus pedicelwärts endet, ist die basale Wulstfalte vor dem glatten Pedicel mit besonders großen, abstehenden Spiculae bewehrt. Insgesamt ergeben sich so fünf Längsbänder mit Stachelstrukturen, was mit den Angaben von Dixon (1974) übereinstimmt.

Tretioscincus agilis

RMNH 20643: Lelygebirge/Surinam. Hemipenis keulenförmig mit zwei differenzierten Loben. Apical einige große Spiculae, die an der Innenseite an einer Knickstelle der Plicae hervorbrechen, fünf in einer Längsreihe übereinandergestellt. Zusammenhängende Spicula-Serien auf den Plica sind bei dem Präparat nicht erkennbar.

Diskussion

Die erste Frage ist, ob die hier vorgestellten Befunde zur Lösung des strittigen Familienproblems (Macroteiiden und Microteiiden: Familien versus Unterfamilien) beitragen können. Zweitens soll diskutiert werden, ob innerhalb der Großtejus zur Frage der beiden Tribus Stellung genommen werden kann. Drittens sollen die Fragen der Gattungs- und Artabgrenzung innerhalb der verschiedenen Teiiden-Gruppierungen (vgl. oben) besprochen werden.

— Zu 1. Für alle untersuchten Teiidae gilt, daß sie durch den gemeinsamen Besitz querverlaufender Ringfalten am Hemipenis (Plicae) ausgezeichnet sind. Da diese Plicae aber auch mehrere Nachbarfamilien, nämlich die vorige (*Xantusiidae*) und die folgenden (*Lacertidae*, *Cordylidae*, *Scincidae*, *Dibamidae*), charakterisieren, können sie nur im „out-group-comparison“ als Synapomorphie all dieser Familien (= Infraordnung Scincomorpha) dienen, innerhalb der Teiidae sind sie daher symplesiomorph. Nun zeigte sich, daß diese Plicae bei den meisten Microteiiden sehr charakteristische, zweifellos abgeleitete Spiculae tragen,

die allerdings nicht ganz durchgängig vorhanden sind, sondern einigen Gattungen (*Neusticurus* partim: Uzzell 1966 und diese Arbeit; *Ecpleopus*: Uzzell 1969 b) fehlen oder doch zu fehlen scheinen (*Bachia* partim: Presch 1978; *Alopoglossus*: diese Arbeit). Vor allem das fakultative Auftreten von Spiculae innerhalb der Gattung *Neusticurus* — deren Monophylie nicht zweifelhaft ist — läßt ihr Fehlen als sekundär, d.h. als Rückbildung erscheinen. Sie kämen also dennoch als wertvolle Synapomorphie der Microteiiden in Betracht und entkräfteten die Vermutung von Harris (1985), der ihre Monophylie u.a. deshalb anzweifelte (vgl. auch Rieppel 1980 a: fig. 9).

Andererseits scheint der Hemipenis microteiider Gattungen wie *Neusticurus* in seinem Grundbau nur graduell von dem der Macroteiiden verschieden zu sein (vgl. die Übersichts-Abb. 23), gäbe es nicht die apomorphe Spicula-Bewaffnung. Großeju-Gattungen wie *Cnemidophorus*, *Teius* und *Kentropyx* zeigen dagegen die hier erstmals entdeckte mikroskopisch feine Cuticularbestachelung nicht nur der Plicae, sondern auch der übrigen, zunächst glatt erscheinenden Partien des Hemipenis. Da ein derartiges Stachelepithel bisher von den Lacertidae, dem altweltlichen Pendant der Tejus, bekannt war, drängt sich nunmehr die interessante Frage auf, ob die Macroteiiden und Lacertiden gemeinsam ein Schwestergruppenverhältnis gegenüber den Microteiiden besitzen könnten. Dies wäre genau das Gegenteil der oben zitierten Hypothese von Presch (1983).

— Zu 2. Die vergleichende Betrachtung der Hemipenes der Großejus auf Abb. 23 zeigt, daß von einem einheitlichen, auch für den microteiiden *Neusticurus* gültigen Grundplan mannigfaltige Abwandlungen realisiert sind. Sie betreffen neben der Form des ganzen Organs die Stärke und damit die Anzahl der Plicae, die Ausbildung der Apicalzipfel und vor allem die Ausbildung der plicafreien, asulcalen Zone, die, bei *Ameiva chrysolaeama* noch fehlend, über verschiedene Zwischenformen bis zur größten Ausdehnung bei *Ameiva edra-cantha* reichen kann. Bei der nah verwandten und nur durch die Ausbildung der Zungenscheide unterschiedenen Gattung *Cnemidophorus* sind die Verhältnisse ähnlich, und einige *Cnemidophorus*-Arten (Abb. 23 g, h) stehen bestimmten *Ameiva*-Arten genitalmorphologisch näher als anderen Arten ihrer eigenen Gattung! Die Hemipenes von *Dicrodon* und *Teius*, Gattungen, die typologisch von *Ameiva* durch spezialisierte Bezahnung respektive fehlende 5. Zehe am Hinterfuß unterschieden werden, lassen sich zwanglos von *Ameiva* ableiten, haben aber doch eigene Autapomorphien (Abb. 23 k, l). *Kentropyx*, vor allem durch gekielte Bauchschilder von *Ameiva* gesondert, zeigt eine deutliche Autapomorphie durch die auffälligen Papillenfelder auf dem Hemipenis, die — intragenerisch synapomorph — für *K. pelviceps* (Cope 1896) und *K. calcaratus* (diese Arbeit) abgesichert sind. Das ebenfalls erkennbare asulcale Feld ist (noch ?) mit Plicae besetzt und nur im Distalbereich glatt (Abb. 23 m). Dies allen bisher genannten Gattungen eigene Feld ist sogar bei Microteiiden, z.B. *Neusticurus* (Abb. 23 o) vorhanden. Aus diesem Grundplan fällt nur der chilenische Großeju *Callopistes maculatus* heraus, dessen tief gespaltener Hemipenis zwei ovale Loben ausbildet, die beide auf ihrer asulcalen Seite je eine glatte, plicafreie Längsrinne zeigen. Damit ist ein sehr deutliches Trennmerkmal dieses Vertreters der Tupinambini gegenüber allen untersuchten Teiini und sogar einem Microteiiden (!) gegeben. Allerdings muß die Frage, ob dieses Merkmal den Tribus Tupinambini, oder ein Gattungsbündel *Callopistes* / *Crocodilurus* (vgl. Rieppel 1980) oder aber nur die Gattung *Callopistes* (2 Arten) kennzeichnet, offen-

bleiben, bis auch die anderen Tupinambini in frischtoten Männchen zur Verfügung stehen. Allerdings deutet die Angabe von Cope (1896) über *Dracaena* darauf hin, daß der Panzertejus nur einen asulcalen, glatten „welt“ hat. Das hieße, daß von beiden alternativen Phylogenie-Hypothesen Rieppels (1980 a: fig. 5) die erste (obere) die höhere Wahrscheinlichkeit hat.

— Zu 3. Innerhalb der untersuchten Großejus erweist sich *Ameiva* als homogene Gattung, innerhalb derer sich aber ein interessanter Trend zur Reduktion der Plicabekleidung (Abb. 23 a — e) verfolgen läßt. Die nordamerikanischen *Cnemidoporus*-Arten sowie auch die Vertreter der Nachbargattungen *Dicrodon*, *Teius* und *Kentropyx* entsprechen grundsätzlich diesem Typ. Die stärkste Autapomorphie weist mit ihrem papillenreichen Apex die Gattung *Kentropyx* auf. Die südamerikanischen *Cnemidophorus*-Arten jedoch, oder genauer gesagt, die beiden untersuchten Vertreter aus dem südlichen Südamerika (*C. ocellifer* und *C. lacer-toides*) weichen stark von den nördlichen Arten ab (ohne aber einander eng zu entsprechen!), und der für Teiidenverhältnisse einzigartige, „gehörnte“ Hemipenis von *C. lacer-toides* (Abb. 23 i) spiegelt sicher eine weit größere Distanz zu den nördlichen *Cnemidophorus*-Arten wider, als diese sich von anderen Gattungen wie *Ameiva* oder *Dicrodon* unterscheiden. Die ermittelte Distanz entspricht mindestens der, die z.B. *Kentropyx* von seinen Nachbargattungen trennt. *Cnemidophorus* ist daher mit Sicherheit eine paraphyletische Gattung; speziell ihre südlichen Vertreter werden bei näherer Nachuntersuchung sicher aus *Cnemidophorus* auszugliedern sein.

Bei der von Presch (1980) durchgeführten Gruppengliederung auf osteologischer Basis fällt zunächst auf, daß er (l.c.) nicht nur sämtliche, hier bereits ausführlich zitierte Arbeiten von Uzzell (l.c., vgl. oben) zur Hemipenismorphologie der Zwergtejus undiskutiert ließ, sondern auch seine eigenen (Presch 1978)! Trotz der hier untersuchten 11 Arten von Microteiid in 8 Gattungen ist das Material bei weitem nicht umfangreich genug, um Preschs (1980) Hypothesen plausiblere entgegenzusetzen. Ich beschränke mich hier auf den Hinweis, daß einmal das numerische Vorgehen Preschs (l.c.) die Gefahr in sich birgt, adaptive Merkmale nicht zu erkennen, und daher konvergente Semaphoronten als verwandt zu deuten; zum andern gibt die gegenteilige Evidenz der Genitalmorphologie (z.B. die Zusammengehörigkeit von *Cercosaura* und *Pantadactylus*: Uzzell 1973, oder die von *Pantodactylus* und *Pholidobolus*: diese Arbeit) genug Anlaß, diese Fragen in gesonderten Folgeuntersuchungen aufzugreifen.

Ebenfalls aufzugreifen ist der Hinweis, der sich aus Uzzells (1965) Arbeit ergab, daß nämlich die innerartlich erscheinenden Unterschiede verschiedener *Echinosaura*-Formen auch durchaus zwischenartlich sein könnten.

Lacertidae

Die Lacertidae sind diejenige Echsenfamilie, mit der die gründliche Erforschung und taxonomische Nutzbarmachung hemipenialer Strukturen im Bereich der Sauria begann. Da ich dieser Familie bereits früher eine ausführliche hemipenismorphologische Studie widmete (Böhme 1971), der dann eine Serie wichtiger, thematisch verwandter Arbeiten von Arnold

(1973, 1983, 1984, 1986) bis in die allerjüngste Zeit folgte, behandle ich sie hier nur kursorisch-referierend, ohne neue eigene Untersuchungen zu präsentieren.

Systematische Situation

Mit ihren ca. 180 Arten, auf 27 Gattungen verteilt, sind die Echten Eidechsen eine vergleichsweise übersichtliche Familie. Die systematischen Probleme und Streitfälle entzündeten sich hier vor allem an Fragen der innerartlichen Systematik und Rassenbildung speziell der Mauereidechsen des Mittelmeergebietes (zusammengefaßt dargestellt bei Böhme 1986), so daß Fragen nach der Klassifikation der Gattungen und Gattungsbündel kaum gestellt wurden. Der bisher einzige Versuch einer Aufteilung in Unterfamilien stammt von Scerbak (1975), der die Gattungen *Eremias*, *Mesalina*, *Pseuderemias*, *Lampreremias* (= heute *Heliolobus*), *Taenieremias* (= heute *Acanthodactylus*) und *Meroles* als Unterfamilie Eremiinae ausgliederte, den viel größeren „Rest“ der Familie aber unberücksichtigt ließ. Wie ich bereits darstellte (Böhme 1981), faßte er dabei sicher Angehörige konvergenter Radiationen zusammen, was inzwischen auch von Arnold (1986) abgesichert werden konnte. Mehrere weitere Ansätze, die Systematik der Lacertidae mit modernen, großenteils biochemischen Methoden aufzuhellen, beschränken sich auf die westpaläarktischen um *Lacerta* gruppierten Gattungen (sensu Arnold 1973, 1986) und sind in meinen Übersichtsbeiträgen (Böhme 1981, 1984, 1986) ausführlich zitiert und auch diskutiert.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Die ersten Hinweise auf den Lacertiden-Hemipenis und seine besonderen Strukturen verdanken wir Leydig (1857, 1872). Er entdeckte als erster das charakteristische Epithel mikroskopisch kleiner Zellfortsätze auf den Wülsten (Plicae) und nannte es „stacheliges“ Epithel (Leydig 1872). Seine Abbildungen und Hinweise wurden erst durch Klemmer (1957) aufgegriffen, der aber konstatierte, das Stachelepithel sei nur an frischem Material präparabel. Mit der Histologie dieses „epitelio di rivestimento“ befaßte sich eingehend Furieri (1962, 1964) und bestätigte die bereits von Leydig (l.c.) konstatierte, einzellige Natur der Stacheln. Ebenfalls auf dieses verschiedenartig ausgeformte Stachelepithel konzentrierte ich meine Studie (Böhme 1971) auf der Basis von 84 untersuchten Arten, wobei auch die schon im Abschnitt Merkmalsvariation dargestellten altersmäßigen und saisonalen Bedingungen im Auftreten der Bestachelung an den untersuchten Lacertiden gefunden wurden. Budak (1976) wandte das neue Merkmal bei seinen Studien an türkischen *Lacerta*-Arten an.

Der Hemipenis insgesamt, einschließlich seines histologischen Aufbaus, wurde am Beispiel von *Lacerta agilis* sehr ausführlich bereits von Wöpke (1930) beschrieben. Unter systematischem Vorzeichen widmete sich dann — nach meiner (Böhme 1971) Studie — Arnold (1973) der westpaläarktischen Gattungsgruppe um *Lacerta* (vgl. oben), bearbeitete dann auf der Basis zahlreicher Arten die Gattung *Acanthodactylus* (Arnold 1983) und schließlich die Mehrzahl der Gattungen (Arnold 1986). Er entdeckte eine offenbar nur den Lacertiden zukommende komplizierte Stützkonstruktion („armature“) des Hemipenis, die einem ebenso komplizierten Klappmechanismus (Arnold l.c.: fig. 6) beim Aus- und Einstülpen des Or-

gans unterliegt. Besonders wichtig ist, daß diese Armatur einigen Genera offenbar primär, anderen dagegen sekundär fehlt (Arnold l.c.).

Kürzlich publizierte Zhang (1986) Habituszeichnungen der Hemipenes von *Lacerta agilis exigua* und *Takydromus septentrionalis* (l.c.: fig. 1 F, G).

Wie bereits gesagt, wurden von mir angesichts des außerordentlich fortgeschrittenen Kenntnisstandes der lacertiden Hemipenismorphologie keine weiteren Arten im Rahmen dieser Arbeit untersucht.

Diskussion

Aus heutiger Sicht gründen sich unsere Kenntnisse über Lacertidensystematik zu einem bedeutenden Teil auf genitalmorphologische Befunde. Bereits die von Klemmer (1957) ange deutete Konstanz einheitlicher Ausformungstypen des Stachelepithels zwischen verwandten Arten ließ sich an reichem Material absichern und lieferte, soweit es sich um abgeleitete Ausformungen handelte, die Synapomorphien zur Kennzeichnung monophyletischer Einheiten (z.B. *Lacerta* s. str., *Podarcis* u.a.) oder aber Hinweise auf Paraphylie anderer, bis dato für monophyletisch gehaltener Gruppen (z.B. *Archaeolacerta*, *Psammodromus* u.a.). Einige dieser Hypothesen wurden durch weitere Hemipenisuntersuchungen von Arnold (1973) erhärtet, z.B. *Podarcis* von ihm in Gattungsrang versetzt. Auch die biochemischen Ansätze von Lanza et al. (1977), Mayer & Tiedemann (1982), Guillaume & Lanza (1982), Engelmann & Schöffner (1981) sowie Lutz & Mayer (1984) bestätigen mehrere genitalmorphologisch erarbeitete Hypothesen. In einigen Fällen bestätigten sie sie auch nicht (z.B. Status von *Lacerta vivipara* u.a.), und es muß heute eingeräumt werden, daß der nach wie vor als abgeleitet zu deutende Typ des sogenannten Kronenepithels (Böhme 1971) innerhalb der Lacertidae doch öfter als zweimal — wie damals vermutet — entstanden sein muß. Korrigiert werden soll hier auch eine damalige Fehldetermination: Das auf Abb. 7 A (Böhme 1971) als von „*L. saxicola* ssp.“ stammend bezeichnete Stachelepithel stammte in Wirklichkeit von einer *Lacerta (danfordi) anatolica*, wie eine Nachbestimmung des betreffenden Exemplares durch Darewskij (1972) ergab.

Besondere Bedeutung kommt der die ganze Familie umfassenden neuen Arbeit Arnolds (1986) zu. Seine genitalmorphologischen Befunde führen ihn zu zahlreichen Hypothesen, von denen die weitreichendste die zweite ist. Sie besagt, daß die ostasiatische Gattung *Takydromus* (vgl. Abschnitt Transformationsproblem) plus der engstverwandten, ebenfalls ostasiatischen, monotypischen Gattung *Platyplacopus* (*P. kuehnei*) die „primitive sister group to the rest of the Lacertidae“ darstelle. Die ihnen fehlende interne Hemipenis-Armatur sei wahrscheinlich primär fehlend („primitively absent“), während sie bei den übrigen Lacertiden entweder vorhanden oder aber sekundär wieder verloren gegangen sei. Dies bedeutet, daß man die Klassifikation in Unterfamilien an diesem ersten Dichotomiepunkt anzusetzen hätte: Takydrominae versus Lacertinae. Die übrigen 26 Hypothesen (Arnold l.c.) sollen hier nicht näher referiert werden, bieten jedoch ein ausgezeichnetes Stimulans, sie mit anderen methodischen Ansätzen, sicher auch und vor allem biochemischen, in der Zukunft zu testen.

Cordylidae

Systematische Situation

Die Familienklassifikation der Gürtellechsen war bis in die jüngste Zeit außerordentlich instabil. Cope (1896, 1900) und Camp (1923) betrachteten sie nicht nur als zwei verschiedene Familien („Zonuridae“ und Gerrhosauridae), sondern ordneten beide auch an ganz verschiedenen Stellen ihrer Systeme ein. So stellte Camp (1923) die Zonuridae (= Cordylidae partim) zu den Anguimorpha, die Gerrhosauridae dagegen zu den Scincomorpha. Erst McDowell & Bogert (1954) faßten beide Gruppen in einer Familie Cordylidae zusammen und wiesen auf zahlreiche Gemeinsamkeiten zwischen ihnen hin. Romer (1956) maß beiden den Rang von Unterfamilien zu, was auch die derzeit herrschende Auffassung ist (Wermuth 1968, Dowling & Duellman 1978, Olmo & Odierna 1980, Estes 1983, Brygoo 1985). Dowling & Duellman (l.c.) und Estes (l.c.) geben auch ausführliche Diagnosen der Familie und der Unterfamilien der knapp 60 auf 10 Gattungen verteilten Cordyliden-Arten.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Lediglich bei Cope (1896) finden sich kurze Hinweise auf den Hemipenis zweier Cordylidenarten. Die zuerst beschriebene Situation bei „*Z. cordylus*“ (= *Cordylus cordylus*) ist bemerkenswert vor allem wegen des Auftretens von Calyces, die Cope (l.c.) neben den zu erwartenden Plicae („radiating laminae“) konstatierte. Bei *Gerrhosaurus nigrolineatus* erstaunt, daß zwischen einer Seite des Sulcus und dem „finely cross folded“ Seitenbereich des Truncus eine Längsreihe grober Papillen verlaufe, auf der anderen jedoch nicht: also ein asymmetrischer Zustand! Eine Abbildung der Sulcalansicht des Hemipenis des mit *G. nigrolineatus* eng verwandten *G. flavigularis* bei Dowling & Duellman (1978: fig. 85.2.) zeigt eine derartige Papillenreihe nicht. Zu erkennen ist aber eine stark verlängerte, innere Sulcuslippe, die durch die halbe Spiraldrehung der Samenrinne proximal, also „unten“ liegt, diese aber nicht in Richtung Apex begleitet, sondern seitlich am Truncus ausläuft. Trotz fehlenden Begleittextes ist der Abbildung auch zu entnehmen, daß der Apex faltig und dünnhäutig ist, und daß die Plicae unregelmäßig und durch Längskanten beeinflußt erscheinen.

Eigene Befunde

Wegen ihres geschlossenen Osteodermpanzers, der auch die Schwanzwurzel mit umfaßt, erweisen sich cordylide Hemipenes als schwerer präparierbar. Mir standen von den rein afrikanischen Cordylinengattungen *Cordylus*, *Chamaesaura*, *Platysaurus* und *Pseudocordylus* insgesamt leider nur zwei Arten zur Verfügung, nämlich *Cordylus tropidosternum* und *Platysaurus guttatus*. Von den afro-madagassischen 6 gerrhosaurinen Genera standen mir Vertreter der afrikanischen Gattung *Gerrhosaurus* und der madagassischen Genera *Zonosaurus* und *Tracheloptychus* zur Verfügung, im einzelnen *Gerrhosaurus major*, *G. flavigularis*, *Zonosaurus quadrilineatus*, *Z. madagascariensis*, *Z. karsteni*, *Z. maximus* und *Tracheloptychus petersi*.

Cordylus tropidosternum jonesi

ZFMK 13090: Rep. Südafrika. Hemipenis kurzstielig, breit kolbenförmig. Sulcus einmal spiralig um das Pedicel gedreht, mit innerer, extrem saumartig verbreiterter Sulcuslippe. Diese mündet asymmetrisch an der innen liegenden Seite des Apex, während der Sulcus gerade weiterläuft und sich am distalen Ende des Apex verliert. Dieser scheint durch den Sulcus in zwei ungleich geformte Hälften geteilt. Diese Teilung ist von der asulcalen Seite nicht sichtbar. Hier befinden sich quer verlaufende, recht unregelmäßige Plicae. Die nicht mit Plicae ausgestattete Sulcalseite erscheint nicht glatt, sondern mit flachen, weit voneinander getrennten rundlichen Einsenkungen bedeckt. Die transparente Epidermis läßt verfestigtes Bindegewebe unter dem Sulcus durchscheinen; bei starker Vergrößerung erscheint sie fein pustuliert.

Platysaurus guttatus

ZFMK 8138: Rep. Südafrika. Hemipenis extrem kurz, so lang wie breit. Sulcus wie bei *C. tropidosternum* spiralig gewunden, mit hypertrophierter innerer Lippe, die ebenfalls am seitlichen unteren Apexrand „blind“ endet, während der Sulcus gerade zum distalen Ende des Apex zieht. Er teilt zwei Loben, die sulcalwärts gerichtet und konkav sind. Asulcal schließt sich ein breiter Längswulst mit einer sehr groben Plicabekleidung an, die aus unterbrochenen, teils schräg verlaufenden und sich wieder vereinigenden Wulstfalten besteht, so daß der Eindruck (konvergenter) sehr großer, grober Calyces entstehen kann. Seitlich und proximal von diesem Element ist der Truncus stark faltig und ebenfalls mit Plicae versehen.

Gerrhosaurus m. major

ZFMK 8700: Kenia. Hemipenis schlank, mit deutlich abgesetztem, kolbigen Endbereich. Sulcus spiralig ums Pedicel gedreht, innere Sulcuslippe stark saumartig verlängert, topographisch dabei den Unterrand des Sulcus bildend. Dieser verläuft dann gerade und öffnet sich in einen flachen, ungefähr dreieckigen Apicalzipfel, dessen asulcale Seite mit unregelmäßigen Plicae bekleidet ist. Er bildet proximal eine stark überhängende Faltenkante, die den Apex vom ebenfalls noch plica-besetzten Truncus absetzt. Der Sulcus ist mit einer breiten Platte verfestigten Bindegewebes unterlegt. Die dünne Epidermis stellt sich bei starker Vergrößerung pustuliert dar.

Gerrhosaurus major grandis

ZFMK 13647: Dar-Es Salam/Tansania. Das jüngere Männchen der südlichen Unterart zeigt ebenfalls einen schlanken, keulenförmigen Hemipenis mit entsprechenden Proportionen; auch die Situation der unteren Sulcuslippe, der verfestigten Region unter dem Sulcus entspricht ebenso wie die irregulären Plicae, deren pustulierte Oberfläche und der asulcal taschenartig überstehende Apexrand dem vorher aufgeführten Männchen der Nominatform.

Gerrhosaurus flavigularis

ZFMK 13086: Rep. Südafrika. Hemipenis schlank, apical kaum kolbenförmig erweitert.

Sulcus gerade, von stark entwickelter innerer Lippe begleitet, die am Apex in einem Halbkreis mit basiswärts gerichteter Endspitze ausläuft. Der Sulcus erscheint nicht median, sondern etwas nach seitlich verschoben. Nur auf einer Seite seiner Mündung schließt sich ein faltiger, nach sulcal umgeknickter Lobus an, wodurch das ganze Organ asymmetrisch wirkt.

Da die Abbildung bei Dowling & Duellman (1978: fig. 85.2.) diese Besonderheiten nicht zeigt, andererseits das hier benutzte Präparat nicht in optimalem Zustand ist, sollen die Unterschiede vorerst als Artefakte gedeutet werden. Weitere und gut präparierte Exemplare müssen den sich auftuenden Widerspruch klären.

Zonosaurus quadrilineatus

ZFMK 41970: Toliara (= Tuléar)/Madagaskar (Abb. 29). Hemipenis gedrunken, etwa so lang wie breit. Sulcus umfaßt das Pedicel in einer Drehung und verläuft gerade zum Apex. Im basalen Bereich wird er von der inneren, saumartig verlängerten Lippe begleitet, die dann aber quer zur Organachse seitlich am Truncus endet (Abb. 29 a). Der Sulcus ist mit

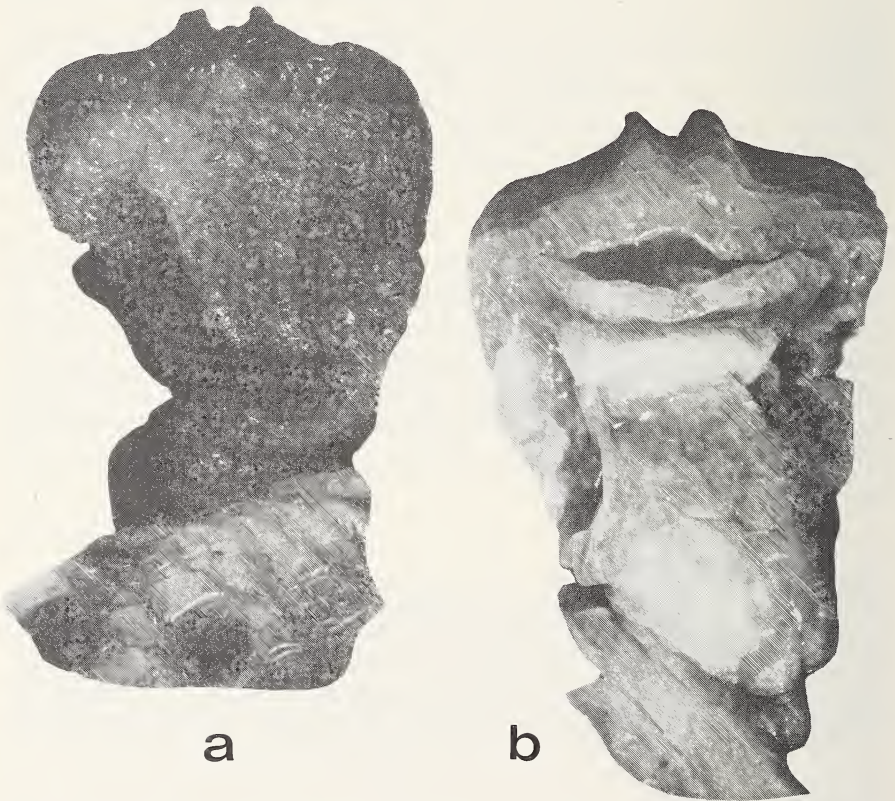


Abb. 29. Hemipenis von *Zonosaurus quadrilineatus* (ZFMK 41970); a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Aufn. C. Bock.

einer verfestigten Bindegewebsplatte unterlegt. Der dünnhäutige Apex wird von neun konzentrischen Längsfurchen gegliedert und endet asulcal mit einem stark überstehenden Kammsaum. Unter diesem schließt sich eine parallele Querfalte des Truncus an, so daß eine tiefe Tasche entsteht (Abb. 29 b). Der Apex ist mit umlaufenden, regelmäßigen Plicae bedeckt, die durch die neun längs verlaufenden Furchen entsprechend oft eingebuchtet bzw. unterbrochen sind. Der weit ausladende Truncus zeigt glattes, faltiges Oberflächenepithel, der Apex auf seinen Plicae leicht pustuliertes.

Zonosaurus m. madagascariensis

ZFMK 13500: Nosy Bé, 13633 und 14148: Andasibé (= Périnet)/Madagaskar. Hemipenis gestreckt, deutlich länger als breit. Sulcus mit großer, saumartiger Innenlippe, die seitlich am Truncusrand ausläuft. Nach distal ist der Sulcus tief eingesenkt und beidseitig je von einem stark erhabenen Längswulst begleitet, von dem der innere als zusätzliche, sekundäre Sulcuslippe bezeichnet werden könnte. Apex distal in Seitenansicht gerade „abgeschnitten“ wirkend, in Aufsicht mit zwei konkaven Einsenkungen. Neun konzentrische Längsfalten, proximaler, asulcaler Rand mit überhängender Kappe, die zusammen mit querstehender Truncusfalte — wie bei den vorigen Arten — eine tiefe Tasche bildet.

Die drei Männchen gleichen einander.

Zonosaurus karsteni

ZFMK 14643: Morondava/Madagaskar. Organ stark verdrückt, daher topographisch schlecht deutbar. Allerdings sind die einseitig vergrößerte, innere Sulcuslippe, die unter dem Sulcus gelegene verfestigte Bindegewebsplatte und die asulcale tiefe Hauttasche gut zu erkennen.

Zonosaurus maximus

ZFMK 21820: Fianarantsoa/Madagaskar. Proportion ähnlich den vorigen Arten. Anfangs spiraliger Sulcus, mit hypertrophierter innerer Lippe, die sich apical trennt und seitlich endet, während der Sulcus gerade weiterverläuft. Apex faltig und asulcal kaum eine überhängende Falte und Hauttasche bildend. Unregelmäßige, auch schräg verlaufende Plicae, deren Epidermis fein pustuliert ist.

Tracheloptychus petersi

ZFMK 8901 — 902, 32100: Toliara (= Tuléar)/Madagaskar. Hemipenis gestielt, dann kugelig verbreitert, ähnelt sehr *Z. quadrilineatus*. Sulcus nach der ersten Biegung (begleitende große Innenlippe endet seitlich) gerade, mit unterliegender Bindegewebsplatte, ohne „Sekundärlippen“ (cf. *Z. madagascariensis*). Sulcusbündung auf dem Apex konkav. Von dort neun konzentrische Längsfalten, die die ringwulstartigen Plicae unterbrechen. Asulcal endet der Apex am proximalen Rand wieder mit überstehendem Saum, zu dem der Truncus eine korrespondierende Querfalte bildet und so zu einer deutlichen, dazwischen liegenden Haut-

tasche beiträgt. Die truncale Querfalte weist median einen sehr auffallenden Fortsatz von der Form einer langen, spitzen Papille auf. Die gebildete Tasche ist flacher als bei den *Zonosaurus*-Arten.

Diskussion.

Die jeweils untersuchte Einzelart aus den beiden artenreichen Gattungen *Cordylus* und *Platysaurus* erlaubt natürlich weder Aussagen über den Standard der jeweiligen Gattung noch über die Beziehung beider Gattungen zueinander. Der Hemipenis von *C. tropidosternum jonesi* wirkt weniger kompliziert als der der ökologisch viel stärker spezialisierten *Platysaurus*-Art, ist aber sicher sekundär vereinfacht. An den beiden Stichproben-Arten der Cordylinae ist nicht einmal zu klären, ob die Aussage von Cope (1896) über „finely calyculate“ Regionen am Hemipenis von *C. cordylus* für die Gattung oder Subfamilie bestätigt werden kann. *C. tropidosternum* weist flache, weit voneinander getrennte Einsenkungen auf, die aber sicher keine Calyx-Homologie in Anspruch nehmen können. Dies gilt auch für die bei *Platysaurus guttatus* beobachteten verkürzten, unregelmäßigen Plicae, deren freigelassene Zwischenräume mitunter calyxartig wirken können. Das Problem kann also nur durch die Nachuntersuchung von *C. cordylus* selbst geklärt werden, ist aber von Belang, da sie unter anderem Cope (l.c.) dazu bewogen haben, seine „Zonuridae“ den Ascalabota (= „Pachyglossa“) zuzuordnen und sie im System weit von den Gerrhosaurinen zu entfernen!

Die schon immer als Scincomorpha akzeptierten Gerrhosaurinae sind, zumindest für die madagassischen Arten, reicher im Material vertreten. Ihr meist gestreckter Hemipenis weist ursprünglichere Züge auf. Die Gattungen *Gerrhosaurus*, *Zonosaurus* und *Tracheloptychus* lassen sich durch die ihnen gemeinsamen Trenntaschen zwischen Apex und Truncus synapomorph kennzeichnen. Widersprüchlich und noch nicht klärbar bleiben vorerst die Asymmetrietendenzen bei *G. flavigularis* und *G. nigrolineatus* (vgl. oben). *Tracheloptychus* besitzt mit der langen Medianpapille an der Truncusfalte eine Autapomorphie, die bei der 2. Art *T. madagascariensis* aber noch zu bestätigen wäre.

Für alle untersuchten Cordyliden deuten sich folgende Gemeinsamkeiten an:

- Ein dünnhäutiger, stark gefalteter Apexbereich,
- unregelmäßig verlaufende Plicae mit Tendenz zu Schrägstellung, Unterbrechungen und Verschmelzungen,
- spirale Drehung des Sulcus in dessen proximalem Bereich mit hypertrophierter innerer, topographisch unterer Sulcuslippe,
- verfestigte Bindegewebsplatte im Innern des Hemipenis unter dem Sulcus spermaticus.

Während sich in den ersten drei Merkmalen brauchbare Synapomorphien ergeben, die in Ergänzung zu den von McDowell & Bogert (1954) aufgezählten Gemeinsamkeiten die Monophylie der Gesamtfamilie Cordylidae belegen helfen, so ist bei dem letztgenannten Merkmal zu prüfen, ob es mit den von Arnold (1973, 1983, 1986) beschriebenen internen Stützelementen der Lacertiden in (homologe oder aber konvergente?) Verbindung gebracht werden kann. Dies ist jedoch nur mit reichem und besserem Material in einer Folgearbeit

möglich. Interessant wäre dabei auch der funktionelle Aspekt, ob besonders dünnhäutige, faltige Organe derartige interne Stützplatten erfordern.

Auch aus den Hemipenis-Stichproben der wenigen Cordylidenarten ergibt sich, daß die Gerrhosaurinen ganz offenbar die ursprünglichere der beiden Unterfamilien sind. Daß sie stets an zweiter Stelle aufgeführt werden — evolutive Fortschrittlichkeit suggerierend —, hat wohl nur den nomenklatorischen Grund, daß die Cordylinae die „Nominat“-unterfamilie und daher die stets erstgenannte sind. Durch die Verbreitung ersterer in Afrika und Madagaskar, gegenüber den fortschrittlicheren nur afrikanischen Cordylinae, ergibt sich eine faszinierende zoogeographische Parallele zu den ebenfalls afro-madagassischen Chamäleons. Deren arboricole Fraktion gliedert sich ja in eine (lungenmorphologisch) ursprüngliche Gruppe in Afrika und Madagaskar (Gattungen *Bradypodion*, *Calumma* und *Furcifer*), gegenüber den nur afrikanischen modernen *Chamaeleo*-Arten (Klaver & Böhme 1986). Die Cordylidae bilden daher die einzige Reptiliengruppe, die zoogeographisch gut geeignet ist, für unsere bei den Chamäleons entwickelten phylogenetischen Hypothesen als Testgruppe zu dienen. Sie werden daher in Zukunft einen neuen Forschungsschwerpunkt in unserer Arbeit bilden.

Scincidae

Systematische Situation

Der erste Versuch, die heute ca. 75 Skinkgattungen mit ihren über 600 Arten in Unterfamilien zu gliedern, stammt von Mittleman (1952), der folgende vier Unterfamilien diagnostizierte: Mabuyinae, Lygosominae, Scincinae und Chalcidinae. Das diese Einteilung bis heute ablösende Konzept von Greer (1970 a) zeigt, daß Mittleman's (l.c.) Gliederung tatsächlich dichotom war, indem sich die beiden ersten den beiden letzten als monophyletische Einheiten gegenüberstellen ließen: Lygosominae versus Scincinae sensu Greer (l.c.). Diese klare Dichotomie verschwindet jedoch durch die hinzukommenden Unterfamilien Acontiinae und Feylininae durch Greer (l.c.), die vorher teilweise in anderen Familien klassifiziert waren. So hatte Boulenger (1887) *Feylinia*, die Gattung *Typhlosaurus* (Acontiinae) sowie die Gattung *Anelytropsis* in einer Familie Anelytropidae vereinigt, während *Feylinia*, zusammen mit *Typhlosaurus*, durch Camp (1923) in eine eigene Familie Feyliniidae gestellt wurde. *Anelytropsis* erwies sich inzwischen als engverwandt und familiengleich mit der Gattung *Dibamus* (Greer 1985 b, vgl. Abschnitt Dibamidae). Dies gibt einen Eindruck von der bis in die neuere Zeit reichenden Instabilität der Großsystematik der Skinke.

Diagnosen der kosmopolitisch verbreiteten Familie und ihrer vier Unterfamilien, Diskussionen von sie betreffenden Monophyliefragen und Angaben über zugeordnete Gattungen finden sich bei Greer (1970 a, 1970 b, 1974, 1979, 1986) und Brygoo & Roux-Esteve (1983).

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Cope (1896) untersuchte die Hemipenes von *Trachysaurus* (= heute *Trachydosaurus*, implecite *T. rugosus*), *Lepidothyris* (= heute *Mochlus* *) *fernandi*, *Euprepis carinatus* (= *Ma-*

buya carinata), *Eumeces* (Art offen), und *Mabuia* (= *Mabuya*: Art offen), beschränkte sich aber auf sehr knappe und nur schwer reproduzierbare Angaben.

Noble & Bradley (1933) fügten dem die Beschreibung der (untereinander „essentially alike“ gebauten) Organe von *Eumeces fasciatus* und *E. obsoletus* hinzu, wobei sie hervorhoben, daß das Gewebe der asulcalen Seite sehr wenig fibrös sei, auf der sulcalen Seite jedoch eine herzförmige Platte verstärkten Gewebes vorhanden sei. Sie bildeten den Hemipenis von *E. fasciatus* in beiden genannten Aspekten ab (l.c.: fig. 12). Diese Abbildung wurde später von Dowling & Duellman (1978: fig. 86.4.) reproduziert.

McCann (1949) lieferte eine Beschreibung und Abbildung (l.c.: pl. 8, fig. 3) des Hemipenis von *Mabuya carinata*, aus der die charakteristischen querverlaufenden Plicae der apicalen Loben ersichtlich sind.

Bei Dunger (1973) findet sich ein kurzer Hinweis auf den in zwei „flap-like lobules“ auslaufenden Hemipenis nigerianischer *Leptosiphos kilimensis*, die heute *Panaspis aloysiisabaudiae* heißen (Böhme & Schneider 1987).

Seither widmete nur noch Greer (1979) den Hemipenes einiger australischer Skinke — sämtlich Lygosominen — kurze Aufmerksamkeit. Er fand zwei Grundtypen vor, und zwar einen ungeteilten „basically columnar“ Hemipenis seiner *Egernia*- und *Eugongylus*-Gruppen (*Leiopisma coventryi*, *Lampropholis challengerii*, *Morethia obscura*) und einen tief gegabelten Hemipenis seiner *Sphenomorphus*-Gruppe (Beispiele *Sphenomorphus gracilipes*, *Lerista terdigitata*). Er bewertet den gegabelten Typ als den abgeleiteten, den ungegabelten als den ursprünglichen. Dies ist sicher richtig, nur können die von ihm zum Beweis der Ursprünglichkeit herangezogenen Gattungen *Eumeces* und *Mabuya* (vgl. oben und Pkt. c.) durchaus auch geteilte Apices haben, wie auch die Abbildung bei Zhang (1986: fig. 1 L) zeigt. In diesem Zusammenhang sind auch die Befunde am Hemipenis vietnamesischer Lygosominen (*Sphenomorphus buenloicus* und *S. rufocaudatus*) interessant (Darewskij & Nguyen Wan Shang 1983: Abb. 2 w, g).

Eigene Befunde

Hemipenispräparate von Vertretern der Acontinae und Feylininae lagen mir leider nicht vor. Auch von den beiden artenreichen Unterfamilien war die Zahl der verfügbaren Vertreter in keiner Weise befriedigend, geschweige denn repräsentativ. An Scincinae standen zur Verfügung: *Eumeces schneiderii*, *Chalcides chalcides*, *C. ocellatus*, *Scelotes ardouini*, *Pamelaescincus gardineri*, an Lygosominae *Egernia depressa*, *Eugongylus haraldmeieri*, *Leiopisma nigrofasciolatum*, *Mochlus afer*, *Panaspis ianthinoxantha*, *Cophoscincopus durus*, *Mabuya multifasciata*, *M. carinata*, *M. comorensis*, *M. elegans*, *M. perroteti* und *M. frenata*. Dies sind viel zu wenig Arten, um sie sinnvoll innerhalb der Unterfamilien zu Gattungsbündeln anordnen zu können.

*) Im Gegensatz zu Greer (1977) halte ich die Rekonstitution des alten Genus *Lygosoma* als monophyletische Gattung für problematisch und benutze daher für die afrikanischen *Lygosoma*- bzw. *Riopa*-Arten mit Mittleman (1952) den Namen *Mochlus*.

Eumeces schneiderii princeps

ZFMK 27269: Aschabad, Turkmenien/UdSSR. Hemipenis kurz, kugelig gedrunen, breiter als lang. Sulcus anfangs schräg verlaufend. Eine Platte verfestigten Gewebes auf der Sulcalseite, von der abzweigende Elemente ins Innere des Organs ziehen. Truncus beidseitig der Samenrinne blasig aufgetrieben. Darüber ein unpaarer, median etwas eingesenkter Apicallobus, der sulcal eine charakteristische Vertiefung trägt. Asulcal erscheint der Truncus ebenfalls von verfestigtem Bindegewebe unterlegt. Apex und Truncus mit undeutlichen, irregulären Plicae.

Chalcides chalcides chalcides

ZFMK 24648 — 649: Marina di Cantanzaro, Kalabrien/Italien (Abb. 30). Hemipenis kurz, schlauchförmig, winklig gebogen. Sulcus gerade, endet mit kurzer Verbreiterung im Truncusbereich, ist aber bis dahin von kräftigen Sulcuslippen begleitet. Ein großer, ca. doppelt so lang wie der Sulcus ausgebildeter, unpaarer Apicallobus schließt sich an. Er ist nach innen gebogen und mit einer sehr unregelmäßigen, groben Fältelung bedeckt, auch auf der asulcalen Seite. Dort zieht eine mediane Längsfalte bis zum Pedicel. Im Truncusbereich sind die Plicae als regelmäßige Querfalten ausgebildet. Hier wie auf dem Apex ist die Cuticularoberfläche stachlig pustuliert, die REM-Aufnahme zeigt eine grobe Zellfortsatzbekleidung (Abb. 30).

Beide Männchen gleichen einander.

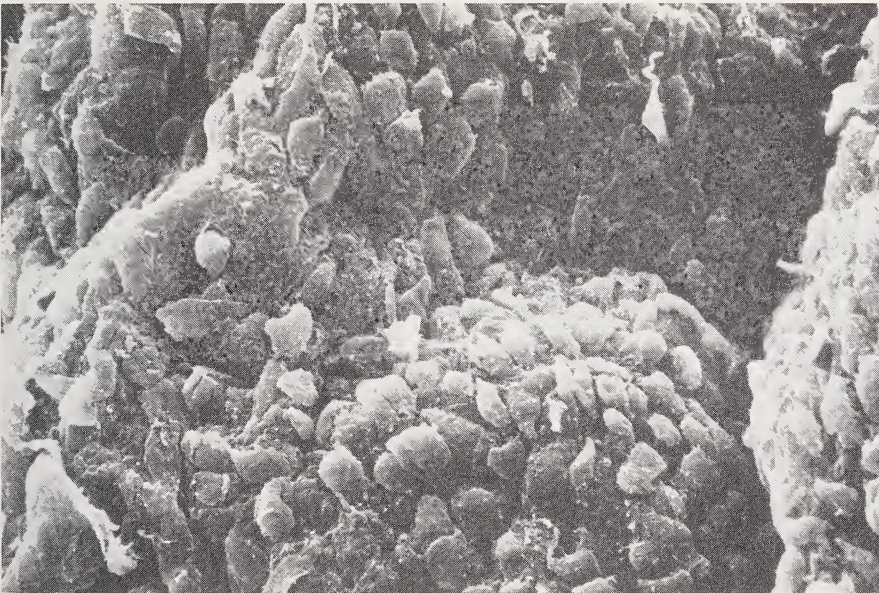


Abb. 30. Oberflächenepithel des Hemipenis von *Chalcides chalcides chalcides* (ZFMK 24649). — Aufn. K. Ulmen.

Chalcides ocellatus tiligugu

ZFMK 27381: Algier/Algerien. Hemipenis extrem kurz, zipflig zulaufend. Sulcus ohne deutliche Lippen, in einer halben Drehung um das Organ bis zur Spitze verlaufend. Plicae nicht ausgebildet, Epithel erscheint stachlig.

Das nur bei diesem einen Männchen vorliegende Hemipenispräparat wirkt hypotrophiert; daher muß die Möglichkeit saisonaler Variation oder aber mangelhafter Präparation einkalkuliert werden. Das stachlig pustulierte Oberflächenepithel spricht gegen ersteres.

Amphiglossus ardouini

ZFMK 29293: Ambilobe/Madagaskar. Hemipenis kurz und breit. Sulcus auf halber Höhe des Organs endend. Die ihn begleitenden Sulcuslippen bilden an ihrem Ende je einen kräftigen wulstförmigen Zipfel. Eine tiefe Querfalte hinter diesen Zipfeln setzt den Apex als unpaares, abgeflachtes distales Element ab. Es ist auf der sulcalen wie auch der asulcalen Seite mit irregulären Plicae bedeckt.

Pamelaescincus gardineri

ZFMK 37810: Port Glauud, Mahé/Seychellen. Hemipenis kurz, breiter als lang. Sulcus gerade, auf halber Höhe des Organs endend; sein Ende durch knospenartig verdickte Enden der Sulcuslippen — ähnlich der Situation bei *A. ardouini* — markiert. Distal schließt sich ein unpaarer, stumpfkegelig zulaufender Apicallobus an.

Egernia depressa

ZFMK 40791: Australien. Hemipenis relativ schlank, länger als breit. Sulcus tief eingesenkt, fast gerade verlaufend und in einer kurzen Gabelung endend. Auf Höhe dieser Gabelung separiert eine Einschnürung Truncus und Apex. Letzterer ist ungeteilt.

Geoscincus haraldmeieri

ZFMK 15888 (Holotypus): Coula/Neukaledonien. Hemipenis säulenförmig („columnar“ sensu Greer 1979). Sulcus tief eingesenkt, nach Drehung um das halbe Organ gerade distad verlaufend und in kurzer Gabel endend. Die Gabelstelle wird von einer Knospe des Apex ausgefüllt. Apex stark abgeflacht, mit unregelmäßigen Längs- und Querfurchen auf der fast planen Oberfläche. Truncus mit groben, querstehenden Plicae, deren unterste saumartig über das Pedicel überstehen.

Leiopisma nigrofasciolatum

ZFMK 15890: Coula/Neukaledonien. Hemipenis keulenförmig. Sulcus eingesenkt, endet in konkaver Tasche, die durch zwei beieinander liegende, deutlich differenzierte Loben gebildet wird. Die Loben tragen auf der sulcalen Seite je eine nach vorn/innen ragende Hautpapille. Eine weitere Papille liegt median an der Mündung des Sulcus. Grobe, recht unregelmäßige Plicae sind von pustuliertem Oberflächenepithel bedeckt.

Mochlus afer

ZFMK 41967: Malindi/Kenia. Hemipenis gestielt kolbenförmig. Sulcus gerade, mit schmalen, aber deutlichen Lippen, sich apical gabelnd und jeweils im Zentrum der nur schwach differenzierten Loben endend. Unter dem Sulcus und in den Apicalloben Bereiche verfestigten Bindegewebes. Plicae sind kaum differenziert, das Oberflächenepithel erscheint glatt.

Panaspis ianthinoxantha

ZFMK 15350 (Holotypus): Bafut-Ngemba-Reserve, Mt. Lefo/Kamerun. Hemipenis schlank, tief gegabelt. Sulcus ebenfalls tief gegabelt, von deutlichen, glatten Lippen begleitet. An diese schließt sich eine plica-freie, ungefaltete Epidermis an, die zunächst rau erscheint, bei stärkerer Vergrößerung sich aber als dicht bestachelt erweist. Die Apicalloben enden mit einer deutlichen Erweiterung und sind asulcal von einer Ringfalte umgeben. Asulcal sondert ein faltiger, breit vorstehender Hautkragen die bestachelten Apexhörner vom darunter liegenden, glatten Trunco-Pedicebereich ab.

Cophoscincopus durus

ZFMK 36125, 36127 — 128, 36134, 36137 — 138, 36142, 36146, 36153: Liberia. Hemipenis gestielt kolbenförmig. Sulcus zunächst von kräftigen Lippen begleitet, die dann als Längswülste abrupt enden. Sulcus zieht — ohne Randwülste — weiter und gabelt sich apical, in zwei konkaven Stellen des einheitlich unpaaren Apex endend. Ein bis auf den Sulcus rings geschlossener, kragenartiger Ringsaum sondert ihn vom Trunco-Pedicebereich. Der größte Teil des Apex ist mit dicht-stacheligem Oberflächenepithel besetzt.

Alle 9 Männchen entsprechen sich weitgehend.

Mabuya multifasciata balinensis

ZFMK 19279 — 280: Bali/Indonesien. Hemipenis schlank, keulenförmig. Äußere Sulcuslippe stärker entwickelt als innere. Sulcus annähernd gerade, gabelt sich, seine Äste ziehen tief eingesenkt in zwei divergierende Apicalloben. Diese sind sulcalwärts umgebogen und frei von Plicae. Ihre sandpapierartige Oberfläche ist asulcal durch je zwei Längsfurchen gegliedert. Unterhalb der Nahtstelle verlaufen vier Querwülste (Plicae), die median einen distad gerichteten Knick von der Form eines umgekehrten V haben. Ihnen folgen vier weitere, median basad V-förmig abgelenkte Plicae, so daß zwischen ihnen ein rautenförmiger, medianer, konkaver Raum frei bleibt. Der Unterrand der Plica-Zone deutlich gegenüber dem Pedicel durch eine auch den Sulcus schneidende Ringfurchung abgesetzt.

Beide Männchen gleichen einander. Die Abbildung einer chinesischen *M. multifasciata* bei Zhang (1986: fig. 1 L) entspricht dieser Beschreibung.

Mabuya carinata lankae

ZFMK 14609: Sri Lanka. Hemipenis gedrungen, so lang wie breit. Sulcus gabelt sich in zwei kurze divergierende Äste, die an den Seiten des einheitlichen, ungeteilten Apex enden.

Dieser ist nicht verbreitert, zeigt keine Plicae, sondern ist asulcal nur durch zwei Längsfurchen gegliedert.

Glatte Längsfalten erwähnt auch Cope (1896) für diese Art, mitunter seien sie auch „cross ribbed“, also mit querstehenden Plicae besetzt. Das mir vorliegende Einzelstück muß daher ein nicht ausdifferenziertes sein, zumal auch McCann (1949) deutliche Plicae auf differenzierten Loben für diese Art beschreibt und abbildet.

Mabuya comorensis

ZFMK 32124: Mohéli/Komoren. Hemipenis asymmetrisch. Sulcus breit, mit stark entwickelter äußerer Lippe. Apex einheitlich, ungeteilt, mit unregelmäßig nach einer Seite verlängertem Zipfel. Die sulcalwärts gerichteten Apexpartien sind mit ungefaltetem, rauhem Epithel bedeckt, ein ebenso bekleideter medianer Steg zieht zur asulcalen Seite, beidseitig von ihm schließen sich regelmäßige, querverlaufende Plicae an. An ihrem basalwärts gerichteten Rand bilden sie einen stark überstehenden „Kragen“. Pedicel glatt.

Mabuya elegans

ZFMK 13645: Toliara (= Tuléar)/Madagaskar. Hemipenis /schlank, apical in zwei divergierende Loben gegabelt. Aufgrund des mangelhaften Präparationszustandes sind weitere Einzelheiten nicht sicher auszumachen.

Mabuya perroteti

ZFMK 17329, 17331 — 332: Richard-Toll/Senegal; ZFMK 29332: Togo. Hemipenis schlank, das apicale Drittel scharf über die Querachse sulcal abgelenkt. Sulcus gerade, gabelt sich im letzten Drittel und mündet jeweils am distalen Ende der tief gespaltenen, birnenförmigen Apicalloben. Diese sind völlig glatt, ohne jegliche Andeutung von Plicae und durch zwei gerade, asulcale Längsfurchen gegliedert. Asulcal an der Nahtstelle der Loben befindet sich ein konkaves Feld, unter dem einige truncate, querstehende Plicae verlaufen.

Diese Kennzeichnung basiert auf ZFMK 29332, einem voll ausdifferenziert erscheinenden Organ. Die senegalesischen Männchen zeigen bei gleicher Körpergröße kleinere und weniger deutlich strukturierte Hemipenes.

Mabuya frenata

ZFMK 36109: Filadelfia, Chaco/Paraguay. Hemipenis pilzförmig, mit breitem Basalteil, sich stark verjüngendem Truncus und abgeschnürtem Apex. Zwei saumartig verlängerte Längsfalten gliedern den Schaftbereich, der Apex ist faltig und gegen die Innenseite des (in situ betrachteten) Organs überhängend. Plicae oder stachelige Epithelien nicht erkennbar.

Diskussion

Die geringe Zahl der untersuchten Arten aus nur zwei der vier Unterfamilien hat sicher die Gestaltungsmöglichkeiten des scinciden Hemipenis noch nicht ausreichend erfaßt. Eine klare Kennzeichnung läßt sich genitalmorphologisch weder für die Familie noch für die Scincinae oder die Lygosominae herausarbeiten. Hervorzuheben ist, daß die Formen mit reduzierten Extremitäten keine damit korrelierte stärkere Bewaffnung der Hemipenes zeigen. Interessanterweise können sogar, im Sinne echter Mosaikrevolution, morphologisch weit mehr spezialisierte Arten ursprünglichere Hemipenismerkmale tragen als morphologisch ursprüngliche, weniger spezialisierte Arten derselben Gattung. So hat die stummelbeinige, sich nur noch schlängelnd fortbewegende Erzschleiche (*Chalcides chalcides*) deutliche Plicae (plesiomorph für die Scincomorpha!), während der sich noch quadruped fortbewegenden *Chalcides ocellatus* die Plicae vollständig reduziert hat.

Zur Merkmalspolarität ist zu sagen, daß der ursprüngliche, ungeteilte bzw. ungegabelte Hemipenis in beiden Unterfamilien vorhanden ist. Bei den Scincinae ist er allen hier untersuchten Formen eigen, doch haben die von Noble & Bradley (1933) untersuchten nordamerikanischen *Eumeces*-Arten *E. fasciatus* und *E. obsoletus* relativ deutlich getrennte apicale Loben; dies im Gegensatz zu der paläarktischen Art *E. schneiderii*, was die Frage nach der Monophylie dieses kosmopolitischen Genus aufwirft. Auch der ostasiatische *E. chinensis* (Zhang 1986: fig. 1 I) zeigt den paläarktischen Typ eines ungeteilten Apex.

Dieselbe Frage stellt sich auch für die lygosomine, ebenfalls kosmopolitische Gattung *Mabuya*, deren wenige hier untersuchte Arten sich genitalmorphologisch als außerordentlich heterogen erweisen. Doch müßten weitere Arten untersucht werden, bevor Artengruppen definiert oder zoogeographische Modelle getestet werden können. Immerhin tun sich Distanzen nicht nur zwischen den Arten Amerikas, Afrikas und Asiens auf, oder zwischen der afrikanischen Art und den Inselformen des Indischen Ozeans; sogar zwischen den endemischen Arten von Madagaskar einerseits und den Komoren andererseits besteht nicht die geringste Affinität. Allerdings muß hier beachtet werden, daß die komorische Art (*M. comorenensis*) sicher engstverwandt mit dem afrikanischen *Mabuya maculilabris*-Komplex ist (Boulenger 1885).

Interessant ist der Vergleich der untersuchten *Panaspis*-Art mit *Cophoscincopus durus*. Obwohl *P. ianthinoxantha* durch die fortgeschrittene Gabelung (vgl. *P. aloysiabaudiae* n. Dunger 1973) des Hemipenis abgeleitet ist, gibt es durch den kragenartigen Ringsaum beider eine eindrucksvolle Synapomorphie, die die hoch spezialisierten semiaquatischen *Cophoscincopus*-Formen an die morphologisch und ökologisch unspezialisierte *Panaspis*-Gruppe anschließt. Die apicalen Bereiche stark bestachelten Epithels, bei *Cophoscincopus* auf dem ungeteilten Apex, bei *Panaspis* dennoch homolog auf den Apexhörnern gelegen, dürften eine weitere Synapomorphie darstellen.

Die australischen Lygosominae teilte Greer (1979) in einen „columnar“ und einen „bifurcated“ Hemipenistyp ein. Ersterer sei für die *Egernia*- und *Eugongylus*-Gruppe charakteristisch, letzterer für die *Sphenomorphus*-Gruppe. Die hier untersuchte Art der Gattung *Geoscincus* (*Eugongylus*-Gruppe) (*G. haraldmeieri*) bestätigt dies ebenso wie die untersuchte *Egernia*-Art (*E. depressa*). Jedoch weicht die hier untersuchte *Leiopolisma*-Art aus

Neukaledonien (*L. nigrofasciolatum*) durch den zweigeteilten Apex stark von der australischen, bei Greer (l.c.: fig. 11) abgebildeten Vergleichsart *L. coventryi* ab. Da der Gattung *Leiopisma* drei eigene Radiationszentren zugebilligt werden (Greer 1974, Sadlier 1986), nämlich Tasmanien, Neuseeland und Neukaledonien, bleibt abzuwarten, ob weiteres Material hierfür auch genitalmorphologische Evidenz liefern können.

Schließlich kann der vorläufige Hinweis gegeben werden, daß der „shortly bifurcate“ Hemipenis des von Cope (1896) untersuchten *Mochlus fernandi* aus Westafrika in dieser Hinsicht gut mit den hier beschriebenen von *Mochlus afer* aus dem östlichen Afrika übereinstimmt. Eine Übereinstimmung betrifft auch — im Gegensatz zu den erwähnten Mabuyen — den Bau des Hemipenis des madagassischen *Amphiglossus ardouini* mit dem des erst von Greer (1970 b) generisch separierten *Pamelaescincus gardineri* von den Seychellen.

Dibamidae

Systematische Situation

Wie schon bei der Besprechung der Scincidae erwähnt, wurde eine der beiden Dibamiden-gattungen (*Anelytropis*) lange Zeit mit den Skinken in enge Verbindung gebracht. Heute wird die Familie zumeist immer noch in die Nähe der Scincidae gestellt (vgl. Goin et al. 1978, Dowling & Duellman 1978), doch sammelte jüngstens Greer (1985 b) Anhaltspunkte, daß die disjunkt verbreitete Familie mit zwei Gattungen (1 plus 9 Arten) nicht nur auch mit Amphisbänen, Schlangen und Annielliden gemeinsam abgeleitete Merkmale besitze, sondern auch für die Ansicht, daß sie „may have arisen early in the radiation of squamates“ (Greer l.c.).

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Gasc & Renous (1979: fig. 7) haben den Hemipenis bei ihren Untersuchungen der Becken- und Kloakalregion von *Dibamus* gesehen und in situ mit abgebildet, aber nichts über sein spezielles Aussehen mitgeteilt (vgl. auch Greer l.c.).

Es war kein Material verfügbar. Daher kann von uns aus nichts zur Problematik dieser Familie beigesteuert werden.

Xenosauridae

Systematische Situation

Die rezenten Höckerechsen sind, wie die Dibamidae, eine artenarme, disjunkte Familie mit einer monotypischen Gattung in China (*Shinisaurus crocodilurus*) und drei Arten einer weiteren Gattung (*Xenosaurus*) in Mexiko (vgl. McDowell & Bogert 1954, Dowling & Duellman 1978). Ihre Zusammenfassung von ursprünglich zwei getrennten (vgl. Ahl 1930) in eine Familie geht auf McDowell & Bogert (l.c.) zurück, die aber beiden Gattungen eigenen Unterfamilienstatus beließen. In jüngerer Zeit studierten — unabhängig voneinander — Rieppel (1980 b) und Estes (1983) die Xenosauriden. Ersterer hält einen diphyletischen Ursprung der Familie für möglich, letzterer hält ihre Monophylie für eine offene Frage.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Erst bei Fertigstellung dieses Manuskriptes wurde mir die Arbeit von Zhang (1986) zugänglich, der eine Zeichnung des Hemipenis von *Shinisaurus crocodilurus* bringt (l.c.: fig. 1 E).

Eigene Befunde

Der seltene *Shinisaurus crocodilurus* lag in mehreren Männchen vor. Von *Xenosaurus* waren Vertreter von zwei (*X. grandis* und *X. platyceps*) der drei Arten verfügbar, so daß die stammesgeschichtlich und zoogeographisch so problematische Familie der Höckerechsen hier außerordentlich günstig repräsentiert ist.

Shinisaurus crocodilurus

ZFMK 39424, 41332 (Abb. 31), 43788, 44308: China. Hemipenis relativ schlank, aber stark abgeknickt. Sulcus extrem breit, beiderseits mit saumartig verlängerten Lippen, die an der Basis zweier charakteristischer fleischiger, beweglicher Apicalhörner enden. Scharf begrenzt durch die Sulcuslippen ist der Truncus proximal durch um das Organ herumlaufende Quersäume gekennzeichnet, die den Paryphasmen der Anguimorpha entsprechen und daher hier als solche bezeichnet werden sollen. Sie tendieren zu distal immer unregelmäßiger werdender Längsaufteilung und Papillenbildung. An der Basis der Apicalhörner laufen sie langsam aus, machen also die Grenze zwischen der Paryphasma-Zone und den Hörnern unscharf. Diese letzteren sind nicht gleichgroß, das äußere ist geringfügig größer als das innere. Ein sehr breites, glattes Pedicel schließt sich proximal an den scharf abgesetzten Truncus an.

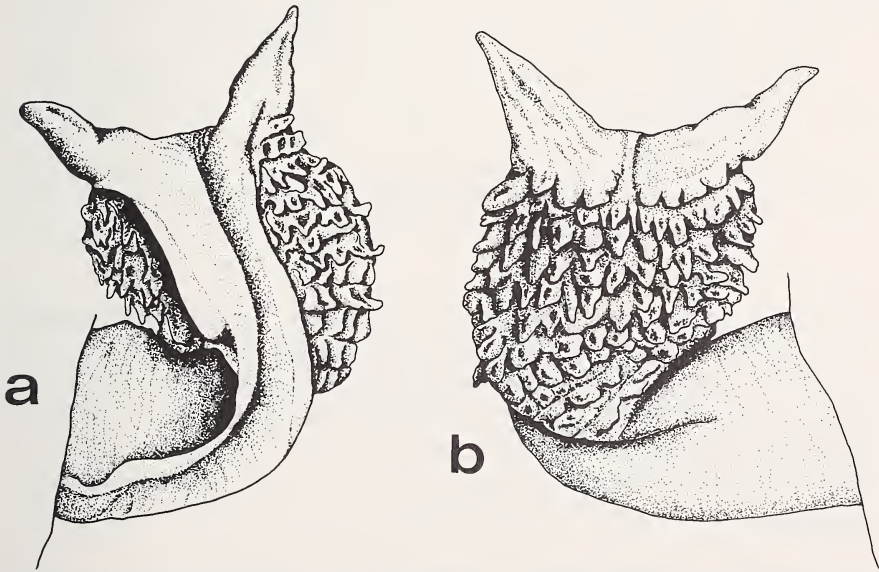


Abb. 31. Hemipenis von *Shinisaurus crocodilurus* (ZFMK 41332); a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. U. Bott.

Die vier unterschiedlichen Männchen zeigen verschiedene Differenzierungsgrade. Die kleineren haben die Paryphasmen nur unvollkommen ausgebildet, jedoch sind die Apexhörner schon in ihrer asymmetrisch verschieden großen Ausbildung vorhanden. Die Zeichnung von Zhang (1986: fig. 1 E) stimmt mit diesen Angaben überein.

Xenosaurus grandis rackhami

SMF 69699 (Abb. 32): Chiapas/Mexiko. Gedrungenes, fast kugeliges Organ. Sulcus breit, aber von nicht wulstartig differenzierten Lippensäumen überwölbt. Nach zwei Dritteln der Organlänge laufen sie in zwei stark divergierende Wülste aus, die am Oberrand 5 — 6 feine, weit voneinander getrennt stehende Keratinzähnnchen tragen. Von der asulcalen Seite zieht ein kräftiger medianer Wulst sulcalwärts, der in einem mit entsprechenden Keratinzähnnchen bewehrten Kolbenelement über den divergierenden Sulcuslippen endet. Das nicht in Apex, Truncus oder Pedicel gegliederte Organ ist von glattem Epithel bedeckt, auf dem weder Paryphasmen noch Plicae noch Calyces auch nur andeutungsweise zu erkennen sind.

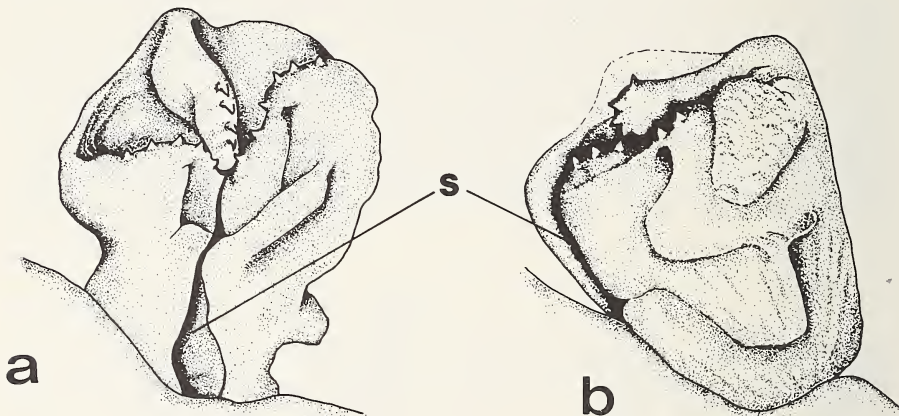


Abb. 32. Hemipenis von *Xenosaurus grandis rackhami* (SMF 69699), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. U. Bott.

Xenosaurus platyceps

ZFMK 35292: Mexico. Der Hemipenis dieses Exemplares ist leider unvollkommen (nur in der ersten Eversionsphase) ausgestülpt und dann fixiert worden. Erkennbar ist aber bereits das nach sulcal ziehende mediane Apexelement. Mit Präpariernadeln ist es möglich, auch bei dieser Art die Hornzähnnchen auf den seitlichen Lobensäumen (vgl. Abb. 32 von *X. grandis*) zu lokalisieren.

Diskussion

Eine der größten Überraschungen im Verlaufe meiner Untersuchungen war die große Divergenz, die der Hemipenisbau der beiden Xenosauriden-Genera erkennen läßt. Dabei zeigt

Shinisaurus Elemente, wie sie auch ähnlich bei den Anguiden (s.u.) und Varaniden (S. 113) zu finden sind, nämlich eine Gliederung des Organs in differenzierte Abschnitte und vor allem den Besitz von Paryphasmen, die allerdings keine kalkigen Einlagerungen zeigen, dafür aber unregelmäßig papillär ausgewachsen sind. Auch die Ausformung des Apex in zwei lange, zipflig zugespitzte, fleischige Hörner ist — wie die Ausgestaltung der Paryphasmen — eine Autapomorphie von *Shinisaurus*.

Nicht die mindeste Ähnlichkeit hiermit hat der Hemipenis von *Xenosaurus*. Das kugelige Organ ist ungegliedert und zeigt keine Andeutung von Paryphasmen. Die gezähnelten Sulcusränder und das ebenso bewehrte, sulcalwärts gerichtete mediane Apexelement (Abb. 32) sind Autapomorphien für *Xenosaurus*, und ihr Nachweis auch bei *X. platyceps* betont ihre synapomorphe Konstanz für die wenigen Arten der Gattung.

Zwar wären der gedrungene und ungegliederte Bau sowie die glatte Oberfläche des *Xenosaurus*-Hemipenis noch als sekundäre Reduktion ursprünglich anguimorpher Merkmalszustände deutbar; doch sondert der so charakteristisch mit isolierten Keratinzähnen bewehrte, unpaar gestaltete Apex die amerikanische Gattung so sehr von der ostasiatischen, daß aus genitalmorphologischer Sicht eine Zusammenfassung beider in einer Familie unge-rechtfertigt erscheint. Trotz eigener Autapomorphien (s. oben) ist es *Shinisaurus*, der den Anguimorpha bedeutend näher zu stehen scheint.

Anguidae

Systematische Situation

Auch für die Anguidae mit ihren auf 7 — 8 Gattungen verteilten ca. 75 Arten ist eine Unsicherheit bei der Klassifikation in höhere Taxa kennzeichnend. Neben den (wahrscheinlich) rein tropisch-amerikanischen Diploglossinae werden mit den Gerrhonotinae und Anguinae zwei weitere Unterfamilien abgegrenzt*). Deren Umfang und Abgrenzung ist strittig. Zu den Anguinae wird entweder (z.B. Dowling & Duellman 1978) das monotypische Genus *Anguis* (*A. fragilis*) allein gestellt, oder (z.B. Goin et al. 1978, Estes 1983) die kosmopolitische Gattung *Ophisaurus* wird ihr beige-stellt. Diese wird sonst (Dowling & Duellman l.c.) zu den im übrigen nord- und mittelamerikanischen Gerrhonotinae gestellt, von Estes (l.c.) und Klembara (1979) aber als paraphyletisches Genus betrachtet.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Mit dem Hemipenis einer Anguide befaßte sich als erster Leydig (1857) am Beispiel der Blindschleiche (*Anguis fragilis*). Er bemerkte von ihm als Papillen bezeichnete Strukturen, die aus einer bindegewebigen Schale und einem inneren Kern bestünden. Unter Einwirkung von Kalilauge lösten sich die Zellen dieses Kerns auf und verhielten sich wie Epidermiszellen (Leydig l.c.: fig. 245). Er zog daraus den Schluß, daß hier die ungewöhnliche Situation vorliege, daß die Epidermis verhornte Wucherungen in die Papillen hineinschicke, um diese

*) Sogar die Schlangenschleichen oder Anniellidae, mit Dowling & Duellman (1978) hier als Familie bewertet, werden mitunter als anguide Unterfamilie betrachtet (z.B. Goin et al. 1978, Estes 1983).

steif zu machen, während sonst die Epidermis die äußere Papillenscheide erzeuge. Doch bereits Cope (1896, 1900) wies darauf hin, daß die Bewaffnung des Anguiden-Hemipenis knöchern („osseous“) sei, was auch für die von innen versteiften „Papillen“ von *Anguis* eine plausiblere Erklärung ist. Wie auf Abb. 33 dargestellt, sind die senkrechten Stützelemente in die (Paryphasmen genannten) bindegewebigen Quersäume eingelagert. Beim nicht erigierten Organ hängen die so bewehrten Paryphasmen herunter, spreizen sich aber bei voller Turgidität des Organs ab (vgl. Abb. 34).

Cope (1896) untersuchte zwei Vertreter der Diploglossinae, nämlich *Celestus stenurus* und *C. badius*, die sich in der Anzahl der Paryphasmata unterscheiden. Von den Gerrhonotinae lagen ihm Vertreter von *Barissia* (sic!) (= *Barisia*, heute Subgenus ad *Gerrhonotus*), *Gerrhonotus* (sensu stricto) und *Elgaria* (= *Gerrhonotus*) vor, die jeweiligen Arten bleiben ungenannt. *Elgaria* unterscheidet sich von den beiden vorgenannten durch einen ungegabelten Hemipenis. Des weiteren untersuchte er *Anguis* (implicite *A. fragilis*), *Pseudopus apus* (= heute *Ophisaurus apodus*) und *Ophisaurus* (sensu Cope: Art offen), womit die nordamerikanische Artengruppe gemeint sein muß. Aus diesem Jahrhundert gibt es nur drei Hinweise: Dowling & Duellman (1978: fig. 91.3.) bilden — kommentarlos — den Hemipenis von *Anguis fragilis* ab, Branch (1982) bestätigt die stachlige Natur des Hemipenis von *Celestus stenurus*, und Zhang (1986: fig. 1 D) bildet das Organ von *Ophisaurus harti* ab.

Eigene Befunde

Mir standen folgende Anguiden mit evertierten Hemipenes zur Verfügung: *Ophiodes intermedius* als einziger Vertreter der Diploglossinae, *Gerrhonotus multicarinatus*, *G. coeruleus*, *Ophisaurus attenuatus*, *O. compressus*, *O. koellikeri*, *O. apodus* als Vertreter der Gerrhonotinae sensu Dowling & Duellman (1978). Dementsprechend fungiert *Anguis* als einziger (verfügbarer wie existierender) Vertreter der Anguinae.

Ophiodes intermedius

ZFMK 38496, 39011: Filadelfia, Chaco/Paraguay. Hemipenis schlank, apical kaum verdickt. Sulcus breit, sehr tief liegend, durch gut entwickelte Randwülste fast zum Rohr geschlossen; verläuft schräg zum Apex, der durch die distal eingesenkte Mündung in zwei kurze Loben geteilt ist. Diese sind in Aufsicht glatt, dann aber je von einem halbkreisförmigen Paryphasma umgeben, das in acht senkrechte, erhabene Stachelscheiden geteilt ist. Basal schließen sich jederseits acht ebenso strukturierte Paryphasmata an, die sulcal und seitlich gerichtet sind. Asulcal ist der Hemipenis vom Apex bis zum Pedicel durchgehend glatt.

Beide Männchen zeigen keine Unterschiede.

Gerrhonotus multicarinatus ssp.

ZFMK 13076: U.S.A.. Hemipenis schlank, apical kolbig verdickt. Sulcus gerade, tief liegend, von kräftigen Wulstlippen fast zum Rohr geschlossen, mündet auf dem Apex bereits auf der asulcal ausgerichteten Seite. Keine Loben differenziert. Fünf quer um das Organ herumlaufende Paryphasmen.

Gerrhonotus coeruleus palmeri

ZFMK 13843: California/U.S.A.. Hemipenis schlank, apical kaum verdickt. Sulcus gerade, tief liegend, wie bei voriger Art. Paryphasmen zahlreicher. Sulcusbildung eingesenkt, differenziert zwei schwach abgesetzte Loben.

Ophisaurus attenuatus

ZFMK 14373: Knobnoster State Park, Missouri/U.S.A.. Organ unvollständig evertiert, zudem durch Präparation der Pelvis-Rudimente an der Basis beschädigt. Erkennbar ist jedoch der tief eingesenkte Sulcus, neben dessen innerer (in situ betrachtet) Lippe sich ein paralleler, glatt ausgekleideter Gewebestreifen entlangzieht. Der übrige Schaft des Hemipenis ist von schmalen Paryphasmen bedeckt, die außerordentlich mit Stacheln besetzt sind. Diese abwärts gerichteten Stacheln nehmen basad um das Doppelte an Größe zu.

Ophisaurus compressus

ZFMK 32194: Florida/U.S.A.. Hemipenis gedrunken. Sulcus verläuft schräg zum Apex, wo seine stark entwickelten Lippen in einem je vier große, weiche Papillen tragenden Hautsaum enden, die Sulcusbildung dabei in einer Tasche verbergend. Neben der inneren Sulcusseite befindet sich, wie bei *O. attenuatus*, eine tiefe, glatte Längsfurche. Stacheln sind aber ebenso wenig wie Paryphasmen ausgebildet.

Ophisaurus koellikeri

ZFMK 13119: Inezgane b. Agadir/Marokko. Hemipenis gedrunken. Sulcus schräg zum Apex ziehend, tief eingesenkt, seine stark entwickelten Lippen verdecken ihn ganz. Die Mündung befindet sich in einer apicalen, durch die saumartigen Sulcuslippen gebildeten Tasche. 7 — 8 recht grobe Paryphasmen bedecken das ganze Organ bis zu seiner Basis. Sie sind nicht mit Stacheln versehen.

Ophisaurus apodus thracicus

ZFMK 24642: Burgas/Bulgarien (Paratypoid). Hemipenis gedrunken. Sulcus zunächst schräg, dann im letzten Drittel gerade verlaufend, tief eingesenkt, die umlaufenden kräftigen Paryphasmen stoßen direkt an die Sulcusränder, ohne glatte Wulstlippen freizulassen. Der Sulcus teilt den Apex durch eine mediane Einsenkung in zwei schwach differenzierte Loben, die je einen asulcal gerichteten konzentrischen Mittelpunkt (= Eversionspunkt) haben. Von diesem basiswärts gezählt, gibt es 16 ringförmige Paryphasmen, die am Truncus größer als am Apex sind. Sie tragen senkrecht gerichtete, wohl voneinander getrennte Stacheln.

Anguis fragilis fragilis

ZFMK 29285: Achensee, Tirol/Österreich (Abb. 34), ZFMK 38933: Siebengebirge, Rheinland/BR Deutschland. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus im ersten Drittel

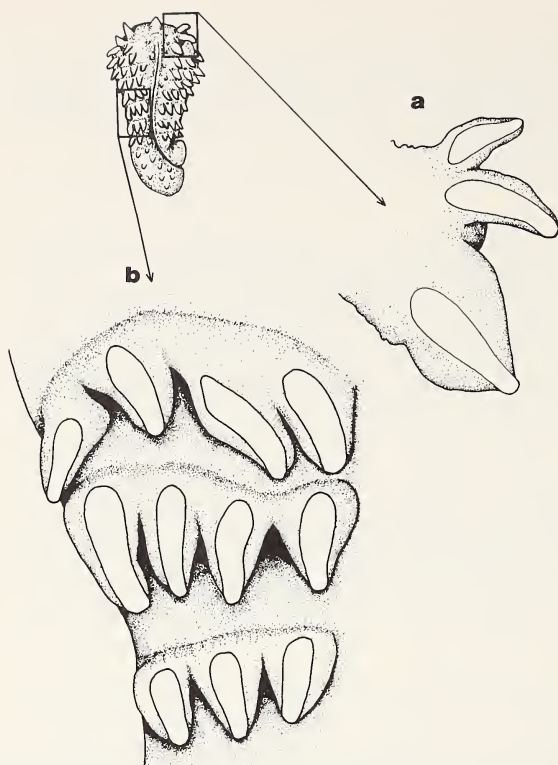


Abb. 33. Paryphasmen im Detail von verschiedenen Regionen des *Anguis fragilis*-Hemipenis (ZFMK 29285). — Zeichn. U. Bott.



Abb. 34. Hemipenis von *Anguis fragilis* (ZFMK 29285) in Sulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

schräg, dann gerade verlaufend und schon vor dem distalen Extrem des Apex endend; sehr tief eingesenkt. Sulcuslippen als Wülste differenziert und von den Paryphasmen nicht eingeschlossen. Apex beidseitig lateral/asulcal erweitert, mit groben stacheltragenden Paryphasmen besetzt. Die truncalen Paryphasmen sind schmaler und mit kleineren Stützdornen besetzt (Abb. 33 und 34).

Anguis fragilis colchicus

ZFMK 8267 — 269: Baile Herculane, Banat/Rumänien. In Form, Proportion und Bestachelung zeigen sich die Hemipenes der drei Männchen der östlichen Unterart als mit der Nominatform völlig identisch.

Diskussion

Den wenigen mir zugänglichen Anguidenarten ist gemeinsam, daß sie sich alle durch einen sehr tiefliegenden, fast zum Rohr geschlossenen Sulcus spermaticus auszeichnen. Dieses Merkmal gilt über die Subfamiliengrenzen hinweg und kann daher als synapomorpher Monophyliebeleg der Familie gelten.

Die Eigenständigkeit der neotropischen Diploglossinae, von Cope (1896, 1900) vermutet, wird durch den Befund an *Ophiodes* bestätigt. Dies sind die durch die weitgehend reduzierten Extremitäten äußerlich am stärksten abgeleiteten und im südlichen Südamerika an der Peripherie des Unterfamilienareals lebenden Diploglossinen. Dennoch besitzen sie ebenfalls die von Cope (1896) als charakteristisch hervorgehobenen „recurved osseous spines“ der von ihm untersuchten *Celestus*-Arten aus der Karibik. Dieses Merkmal, sollte es sich als obligat erweisen, würde die Unterfamilie — im Gegensatz zu der Ansicht von Petzold (1971) — auch nicht als die ursprünglichste erscheinen lassen.

Nach Rieppel (1980 b) und Estes (1983) sind die Gerrhonotinae die ursprünglichsten lebenden Schleichen. Die Paryphasmenstruktur und -bewaffnung ihrer Hemipenes unterstützt diese Ansicht. Die von Cope (l.c.) bemerkten Unterschiede zwischen (heute als Subgenera von *Gerrhonotus* bewerteten Taxa wie) *Barisia* und *Elgaria* (geteilter versus ungeteilter Apex) bestätigen sich, denn *G. coeruleus* gehört zum ovoviviparen Subgenus *Barisia*, *G. multicarinatus* dagegen zu *Elgaria* (Wermuth 1969).

Differenzen ergeben sich aber zwischen Copes (l.c.) und meinen Befunden an *Ophisaurus apodus* (*Pseudopus* bei Cope). Er nahm auf der asulcalen Seite eines asymmetrischen Organes glatte, longitudinale Stützsäume („welts“) wahr, des weiteren wulstige, glatte Sulcuslippen. Das hier untersuchte Männchen weist dagegen eindeutig um das Organ herumlaufende Paryphasmata auf, die beiderseits direkt an den Sulcus stoßen, ohne eine freie Lippe auszusparen. Diese Widersprüche sind zur Zeit nicht erklärbar, es sei denn, man wolle die Determination des Cope'schen Stückes anzweifeln. Als innerartliche Variation sind derartige Unterschiede auf keinen Fall deutbar!

Unserem Exemplar von *O. apodus* recht ähnlich zeigt sich der Hemipenis des in Westmarokko endemischen *O. koellikeri*. Als Hauptunterschied fehlen ihm die Stützstacheln auf den Paryphasmen, die auch nur halb so zahlreich, daher entsprechend größer sind. Ob er

tatsächlich mit dem ebenfalls noch Hinterbeinstummel tragenden *O. apodus* näher verwandt ist (Petzold 1971), oder aber mit den gänzlich gliedmaßenlosen ostasiatischen Arten der Untergattung *Dopasia*, kann erst geklärt werden, wenn auch diese genitalmorphologisch untersucht sein werden*). Es würde auch die Hypothese von Klembara (1979) testen, nach der *O. apodus* einen anderen Ursprung als die übrigen *Ophisaurus*-Arten habe (vgl. auch Estes 1983). Klar ist aber bereits jetzt, daß die beiden untersuchten amerikanischen Arten (Untergattung *Ophisaurus* s. str.) durch die asymmetrisch neben ihrem Sulcus einseitig verlaufende glatte Längsrinne deutlich synapomorph abgesetzt sind. Allerdings ist nachzuprüfen, ob das Fehlen von Paryphasmen und deren Stützdornen bei *O. compressus* angesichts des extrem stark bedornen *O. attenuatus*-Hemipenis bei ersterem nicht alters- oder saisonbedingt beeinflusst ist.

Die Blindschleiche (*Anguis fragilis*) schließlich zeigt einen Hemipenis, der dem von *Ophisaurus apodus* nicht unähnlich ist. Ihr eigener Subfamilienstatus, nach dem Konzept von Dowling & Duellman (1978), spiegelt sich genitalmorphologisch nicht wider.

Anniellidae

Systematische Situation

Die meist als eigene Familie (Dowling & Duellman 1978) klassifizierten Schlangenschleichen existieren nur in zwei Arten einer Gattung und bewohnen ein Reliktareal an der südkalifornischen Küste und im Bereich des mexikanischen Baja California. Aufgrund nicht näher genannter Synapomorphien mit den Anguidae wurden sie auch zu einer Unterfamilie letzterer herabgestuft (vgl. Estes 1983). Rieppel (1980 b) betont sogar, daß *Anniella* am nächsten mit den Anguinae innerhalb der Anguiden verwandt sei, was nach kladistischer Vorgehensweise nicht einmal eine eigene Unterfamilie rechtfertigte.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Cope (1896) hatte Gelegenheit, den Hemipenis von *Anniella* zu untersuchen. Er erwies sich als vollständig mit sehr ausgeprägten „flounces“ (Paryphasmen) bedeckt, die teils überhängende Taschen bildeten. Sie erinnerten ihn am meisten an die Situation bei *Elgaria* (*Gerrhonotus*). Coe & Kunkel (1906) bildeten das Organ ab.

Eigene Befunde liegen mangels Material nicht vor. Eine Diskussion der noch offenen Frage der familiären oder subfamiliären Stellung von *Anniella* kann daher hier nicht geführt werden.

*) Der kürzlich von Zhang (1986: fig. 1 D) abgebildete Hemipenis von *Ophisaurus harti* aus China ist zu klein reproduziert, um Einzelheiten erkennen zu können.



Abb. 35: Aufhellungspräparat mit Alizarinfärbung zur Demonstration der Hemibacula von *Varanus gouldii* (ZFMK 14236), Organ in Seitenansicht.

Abb. 36: Aufhellungspräparat mit Alizarinfärbung des Hemipenis von *V. prasinus kordensis* (ZFMK unkatalog.); a) Sulcal-, b) Asulcalansicht. Erkennbar ist der sich zum Apex gabelnde Retraktormuskel.

Abb. 37: Detail der Hemibacula-Ausformung bei *V. prasinus kordensis*, selbes Präparat wie in Abb. 36.

Helodermatidae

Systematische Situation

Wie *Anniella* ist auch die Gattung *Heloderma* aus zwei Arten zusammengesetzt und die einzige ihrer Familie. Im Gegensatz zu voriger ist sie aber in ihrem Umfang und Status als eigene Familie ebensowenig wie in ihrer Beziehung zu den Platynta (= Überfamilie Varanoidea) innerhalb der anguimorphen Echsen strittig gewesen, wozu ihre einzigartigen externmorphologischen und biologischen (Giftigkeit!) Besonderheiten beitrugen (McDowell & Bogert 1954, Bogert & Del Campo 1956, Wermuth 1958, Mertens 1963, Dowling & Duellman 1978, Rieppel 1980 b).

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Cope (1900) charakterisierte den Hemipenis von *Heloderma horridum* als ungeteiltes, von groben, gefalteten, querstehenden Paryphasmen bekleidetes Organ. Deren Anordnung wird proximal unregelmäßig und kommt so auch in der (unkommentierten) Abbildung bei Dowling & Duellman (1978: fig. 94.2.) zum Ausdruck.

Ausführliche Beschreibungen der Hemipenes von *Heloderma suspectum* und *H. h. horridum* finden sich bei Branch (1982), im Falle letzterer Form auch photographisch dokumentiert (l.c.: fig. 9). Er bestätigt die durch Cope (l.c.) und Dowling & Duellman (l.c.) gegebenen Informationen, findet aber auch zwischenartige Unterschiede in der Paryphasmen-Ausbildung.

Es war kein eigenes Material verfügbar.

Diskussion

Dadurch, daß Branch (1982) bereits beide existierenden *Heloderma*-Arten vorliegen hatte, konnte er die Bedeutung der genitalmorphologischen Strukturen für die Systematik und Klassifikation der Familie bereits im Zusammenhang hinreichend diskutieren.

Varanidae

Systematische Situation

Die Warane, die neben ausgesprochenen Zwergformen (bis 20 cm Gesamtlänge) auch die mit Abstand größten Vertreter (bis über 4 m Gesamtlänge) der Sauria stellen, werden traditionell bis heute in eine einzige Gattung gestellt. Dies drückt ihre typologische Gleichförmigkeit, den Lebensformtyp des „active forager“, aus, wobei die heute über 35 Arten allerdings auf 10 Untergattungen verteilt werden (Mertens 1942, 1958, 1959 b, 1962). Von diesen 10 Subgenera sind sieben (*Polydaedalus*, *Psammosaurus*, *Dendrovaranus*, *Tectovaranus*, *Indovaranus*, *Philippinosaurus* und *Papusaorus*) monotypisch, eine weitere (*Empagusia*) umfaßt 2 Arten, während die typische Untergattung *Varanus* sowie das Subgenus *Odatria* relativ artenreich sind (vgl. Tab. 1 bei Branch 1982). Allerdings begründete Mertens (l.c.) sein Untergattungskonzept vorwiegend auf solche Merkmale, denen eine adaptive Bedeutung zukommt. So sind zum Beispiel die Stellung des Nasenloches oder aber die Form

des Schwanzes (komprimiert versus drehrund) abhängig von Lebensraum und Lebensweise, dasselbe gilt für Kopf- und Schädelformen sowie für die Bezahnung.

Es nimmt daher nicht wunder, daß die karyologische Studie von King & King (1975) zu gänzlich anderen Gruppierungen gelangte. Die Autoren unterscheiden 6 Gruppen (A — F), wobei das Subgenus *Varanus* (sensu Mertens 1942, 1958) sich auf zwei verschiedene Chromosomengruppen (A und B) verteilt. Eine Art, *V. (V.) salvator*, fällt sogar in Gruppe C, gemeinsam mit *Indovaranus* und *Dendorvaranus* sowie der asiatischen *Empagusia*-Art. Die afrikanische *Empagusia*-Art, *V. (E.) exanthematicus*, gruppiert sich karyologisch gemeinsam mit dem ebenfalls afrikanischen *V. (Polydaedalus) niloticus* (Gruppe F nach King & King l.c.). Das monotypische Subgenus *Psammosaurus* (*V. griseus*) und die australischen Zwergwarane (Untergattung *Odatria*) bilden jeweils, in Übereinstimmung mit Mertens' (1942) Gliederung, auch karyologisch eigene Gruppen (D und E).

Kurz nach dieser Studie lieferten Holmes et al. (1975) eine proteinelektrophoretische Untersuchung, deren Ergebnisse gut mit den chromosomalen Befunden korrelierten. Als am geeignetsten erwiesen sich die Phänotypen der Lactat-Dehydrogenase LDH-B₄. Der Phänotyp LDH-B₄:B₃ ließ sich den Chromosomengruppen A — D zuordnen (Ausnahmen bei A), während die Gruppe E (*V. griseus*) LDH-B₄:B₃ und Gruppe F (*V. niloticus* und *V. exanthematicus*) LDH-B₄:B₁ zeigen.

Offenbar in Unkenntnis der Arbeiten von King & King (l.c.) publizierte De Smet (1981) die Karyotypen von vier Waranarten, steuerte damit aber keine neuen Aspekte bei. Es war daher von großem Interesse, einen möglichst vollständigen hemipenismorphologischen Überblick der Warane zu erstellen, um die konkurrierenden Hypothesen von Mertens (l.c.) und den australischen Autoren (King & King l.c., Holmes et al. l.c.) testen zu können. Mein Bemühen, die Warane daher zu einem Schwerpunkt — neben den Chamäleons und den Leguanen — meiner lange projektierten Untersuchungen zu machen, wurde (aus meiner Sicht) dadurch beeinträchtigt, daß mein Kollege William R. Branch vom Port Elizabeth Museum gleichzeitig an einem derartigen Waran-Projekt arbeitete. Obwohl mir wichtige Ergebnisse auch bereits seit mehreren Jahren vorliegen, büßen sie ihre Originalität teilweise dadurch ein, daß Branch (1982) seine Resultate inzwischen publizierte. Allerdings belegt das Zitat eines Autoreferates von mir aus dem Jahre 1982 durch Visser (1985), daß meine wichtigsten Ergebnisse schon seinerzeit öffentlich vorgetragen worden waren. Unsere unabhängig voneinander erarbeiteten Befunde decken sich zum Teil in bemerkenswerter Weise, ergänzen sich aber auch in anderen Bereichen gegenseitig (vgl. Tab. 1). Branch (l.c.) diskutiert seine Befunde auch im Zusammenhang mit den karyologischen Resultaten von King & King (l.c.), nicht aber mit denen von Holmes et al. (l.c.). Wegen der von ihm behandelten genitalmorphologischen Merkmale referiere ich seine wichtige Arbeit im folgenden Abschnitt.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Die erste mir vorliegende Erwähnung eines varaniden Hemipenis ist die schon oben erwähnte Nennung bei Müller (1838), der die „Bildung der Ruthe bei... *Tupinambis elegans* untersucht“ hatte (vgl. Abschnitt Teiidae), wobei dieser Name aber als dreifaches partim-Synonym auf *Varanus bengalensis*, *V. salvator* und *V. niloticus* zu beziehen ist (Mertens

1963). Er bemerkte bei dem betreffenden ihm vorliegenden Waran „in der Schleimhaut der ausgestülpten Ruthe sehr regelmäßige Zickzackfalten und auch unter ihr am Ende des ausgestülpten Theils zwei Knorpelplatten“, die nach mikroskopischer Untersuchung unter die „ligamentösen Faserknorpel“ gehören. Damit hatte der erste Autor gleich das wichtigste Sondermerkmal des varaniden Hemipenis entdeckt!

1870 beschrieb Gray die Hemipenes von *V. heraldicus* (= *V. bengalensis*), die ihm in getrocknetem Zustand zur Bestimmung nach London übersandt worden waren, nachdem sie in Bombay auf einem Markt als Aphrodisiakum verkauft worden waren. Gray (l.c.) erkannte sofort ihre wahre Identität und lieferte neben einer gründlichen Beschreibung auch eine außerordentlich gute Abbildung (l.c.: figs. 1 und 2). Er beobachtete „at the end a pair of exposed horny processes, which are divided at the end into several acute prominences, very unlike the structure of a penis.“

Cope (1896) lieferte nur allgemeine Hinweise über das Vorhandensein von „flounces“ (= Paryphasmen) am Hemipenis der Warane. Später (Cope 1900) beschrieb er die Organe von *V. salvator*, *V. griseus* und *V. arenarius* (= *V. griseus*) detaillierter.

Erst vierzig Jahre später findet sich der nächste Hinweis, den Smith (1935) beisteuert: „*Varanus komodoensis* has a well developed os penis.“ Diese Aussage war auch Mertens (1942) geläufig, der „ein solches bei *niloticus* fand“.

Wie schon öfter in dieser Arbeit erwähnt, findet sich auch für die Warane eine unkommentierte Hemipenisabbildung (*V. komodoensis*) bei Dowling & Duellman (1978: fig. 95.2.), der übrigens dasselbe Präparat zugrunde lag (HGD 831, vgl. folgenden Abschnitt), das hier beschrieben und abgebildet ist (Abb. 7 a und 36).

Die wichtigste hier zu nennende Arbeit ist die von Branch (1982), der nicht weniger als 20 verschiedene Waranformen hemipenismorphologisch untersuchte (vgl. Tab. 1). Seine Ergebnisse im Vergleich mit den von mir in dieser Arbeit vorgestellten 26 Formen, von denen 12 mit den von Branch (l.c.) untersuchten identisch sind (vgl. Tab. 1), werden in spezieller Hinsicht weiter unten erörtert werden. Zunächst ist hier vor allem sein Befund zu den distalen „Knorpelplatten“ (Müller 1838), bzw. des „os penis“ (Smith 1935, Mertens 1942) von Interesse. Er beobachtete „a pair of horns, composed of cartilage-like material, that are extensions of the main retractor muscle, that penetrate the distal tissues, and which lie in the central lumen of the retracted hemipenis.“ Sie seien anscheinend aus fibrösem Knorpel zusammengesetzt, aber das sei histologisch noch nicht dargestellt. Bei einigen Arten deuteten Härte und Strukturierung auf Verknöcherung hin. Zu letzterem Resultat kamen kürzlich auch Shea & Reddacliff (1986) in einer kurzen röntgenologischen Mitteilung.

Dazu bemerkt Kluge (1982) bei seiner Diskussion der internen Hemipenisverknöcherungen der gekkoniden Gattung *Aristelliger* (vgl. Abschnitt Gekkonidae) in Bezug auf die Warane: „There remains some question as to ossification“. Ich war daher bestrebt, zunächst dieser Frage nach der Natur der terminalen Stützelemente des Waran-Hemipenis nachzugehen.

Eigene Befunde

Es wurden von je einem Vertreter der Großwarane (*Varanus* s. str.) und einer Art der sogenannten Zwergwarane (Untergattung *Odatia*) Aufhellungs- (clearing and staining) Präparate der Hemipenes angefertigt. Für *Varanus* (s. str.) stand ein *V. g. gouldii* (ZFMK 14326) zur Verfügung, dessen zweiter Hemipenis herkömmlich präpariert wurde und Grundlage der Zeichnung (Abb. 43) ist. Das Aufhellungspräparat (Abb. 35), dessen Herstellungsmethode schon Seite 8 skizziert wurde, zeigt klar, daß die mit Alizarin angefärbten, aus dem Innern des Organs hervortretenden Stützelemente Knochen sind. Diese Entdeckung stellt ein außergewöhnliches Phänomen für Reptilien dar, das nur bei der Gattung *Aristelliger* eine — mit Sicherheit analoge — Entsprechung findet (Kluge 1982). Das Auftreten von (hemi)penialen Stützknochen bei Reptilien, die an die analogen Bacula vieler Säugetiergruppen (vgl. die Literaturzitate S. 5) erinnern, hat Weiterungen, die ich in der Speziellen Diskussion in einem eigenen Abschnitt (S. 150) gesondert erörtern werde. In Analogie zu dem Stützknochen (Baculum) des Penis der Mammalia schlage ich für den Stützknochen des Hemipenis der Squamata hier den Terminus **Hemibaculum** vor.

Auch die zweite untersuchte Art, *Varanus (Odatia) prasinus*, hier *V. p. kordensis* (Abb. 36 und 37) zeigt im Aufhellungspräparat eine Rotfärbung der knöchernen Stützstruktur. Bei dem transparenten Organ dieser Art ist auch die von Branch (1982) betonte Verbindung der Stützelemente mit dem im Innern des Organes sich gabelnden Musculus retractor magnus zu erkennen. Das angefärbte Präparat stellt bei starker Vergrößerung auch die Feinstruktur (Mehrspeizigkeit) des Hemibaculum gut dar (Abb. 37).

Allerdings sind die Hemibacula nicht bei jeder Waranart in gleicher Weise verknöchert (vgl. auch Branch l.c.). Wie die nun folgenden Einzelbeschreibungen für die verschiedenen Warane zeigen werden, gibt es auch solche, wo die Hemibacula knorpelig bleiben. Mein Material ergibt, daß hier keine alters- oder größenabhängige Korrelationen bestehen (vgl. die einzelnen Artabschnitte, siehe jedoch speziell unter *V. varius*).

Die mir zugänglichen 26 Arten und Unterarten der Varanidae, die alle Untergattungen bis auf den extrem seltenen, erst vor wenigen Jahren wiederentdeckten *V. (Philippinosaurus) grayi* (vgl. Auffenberg 1976) abdecken, sind — in Gegenüberstellung der von Branch (l.c.) und anderen Autoren untersuchten Formen — in Tab. 1 zusammengefaßt.

Tabelle 1: Liste der Waranformen, über die genitalmorphologische Informationen vorliegen.
Näheres im Text.

Art und Unterart	Branch 1982	diese Arbeit	andere Autoren
<i>Varanus (V.) komodoensis</i>	+	+	Smith 1935, Mertens 1942, Dowling & Duellman 1978
<i>V. (V.) s. salvator</i>	+	+	Müller 1838, Cope 1900
<i>V. (V.) s. marmoratus</i>	—	+	
<i>V. (V.) indicus indicus</i>	—	+	
<i>V. (V.) varius</i>	—	+	
<i>V. (V.) giganteus</i>	—	+	
<i>V. (V.) g. gouldii</i>	+	+	
<i>V. (V.) g. flavivirfus</i>	—	+	
<i>V. (V.) rosenbergi</i>	—	+	
<i>V. (V.) mertensi</i>	+	+	
<i>V. (V.) mitchelli</i>	—	+	
<i>V. (Tectovaranus) dumerili</i>	+	+	
<i>V. (Dendrovaranus) rudicollis</i>	—	+	
<i>V. (Papusaurus) salvadorii</i>	—	+	
<i>V. (Indovaranus) b. bengalensis</i>	+	—	Müller 1938, Gray 1870
<i>V. (I.) b. nebulosus</i>	—	+	
<i>V. (Psammosaurus) g. griseus</i>	+	—	Cope 1900
<i>V. (P.) g. koniecznyi</i>	—	+	
<i>V. (Empagusia) flavescens</i>	+	+	
<i>V. (E.) e. exanthematicus</i>	—	+	
<i>V. (E.) e. albigularis</i>	+	—	
<i>V. (Polydaedalus) n. niloticus</i>	+	+	Müller 1938, Mertens 1942
<i>V. (Odatria) p. prasinus</i>	—	+	
<i>V. (O.) p. kordensis</i>	+	+	
<i>V. (O.) acanthurus ssp.</i>	+	+	
<i>V. (O.) primordius</i>	—	+	
<i>V. (O.) brevicauda</i>	+	—	
<i>V. (O.) eremius</i>	+	—	
<i>V. (O.) gilleni</i>	+	+	
<i>V. (O.) caudolineatus</i>	+	—	
<i>V. (O.) glebopalma</i>	+	—	
<i>V. (O.) tristis ssp.</i>	+	—	
<i>V. (O.) t. timorensis</i>	+	+	
<i>V. (O.) t. similis</i>	+	+	

Varanus (Varanus) komodoensis

HDG*) 801 (Abb. 38) und MNCN unkatalogisiert: Indonesien. Hemipenis schlank, distal keulenartig verdickt. Sulcus fast gerade, seine innere Lippe kräftiger als die äußere, ihn fast zum Rohr schließend. Sulcusbündung in vertiefter Querfurche. Beidseitig davon ist der

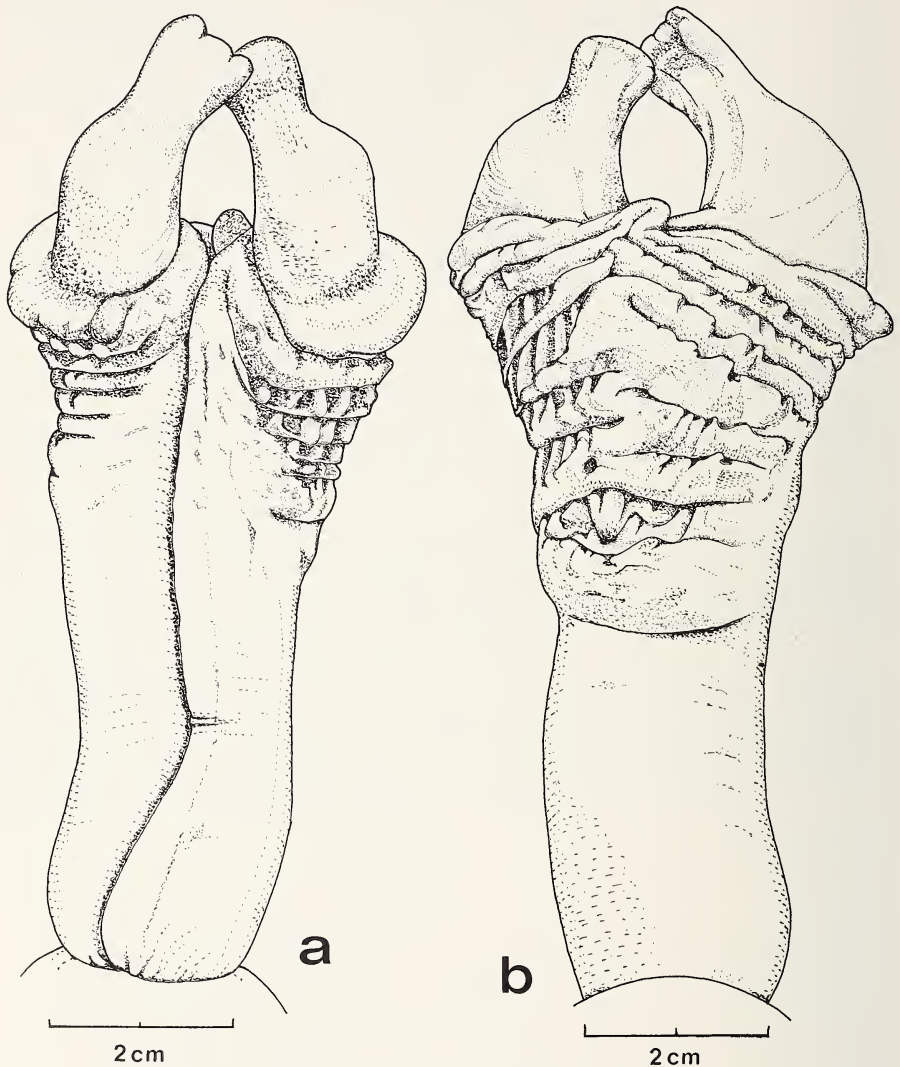


Abb. 38. Hemipenis von *Varanus komodoensis* (HGD 801), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

*) HGD ist kein Institutsakronym, sondern bezeichnet die Sammlung Herndon G. Dowling, New York.

Apex in zwei leicht sulcalwärts geneigte, annähernd kreisförmige und manchmal konkave Platten („cups“ nach Branch 1982) gegliedert, aus denen je ein verfestigtes apicales Stützelement oder Hemibaculum herausragt. Diese Hemibacula sind proximal verdickt, im Querschnitt rund, um distal in einer flaschenhalsähnlichen Verjüngung in ein flaches, von asulcal gesehen konkav gebogenes, am Oberrand leicht gekerbtes Endstück überzugehen. Beide Hemibacula sind knorpelig und erreichen ihre größte Festigkeit im terminalen schmalen Endabschnitt. Das (bei Sulcalansicht) äußere Hemibaculum ist etwas größer als das innere. Asulcal finden sich acht proximal quer, distal jedoch schräg verlaufende Paryphasmen, die auf der Medianlinie spitzwinklig zusammenlaufen. Der Trunco-Pedicelbereich ist sulcal vollständig und asulcal in der proximalen Hälfte glatt.

Das nur halb so große und nicht komplett ausgestülpte MNCN-Präparat entspricht in seinen sichtbaren Merkmalen HGD 801.

Das von Branch (1982) beschriebene Präparat hat 10 Paryphasma-Reihen und gleich große Hemibacula. Das Fehlen von „cups“ dürfte ein turgorabhängiges Präparationsartefakt sein.

Varanus (Varanus) salvator salvator

ZFMK unkatalogisiert (Abb. 39): Sri Lanka. Hemipenis schlank, apical kaum verdickt. Sulcus flach, der zweifach geknickten Längsachse des Organs folgend. Apex und oberer Truncusbereich völlig asymmetrisch gebaut. Das äußere Hemibaculum ist eine flache, elastische glattrandige Platte, deren Basis von einem weit proximad reichenden „Hof“ glatter Epidermis umgeben ist. Sulcal ist die Umrandung dieses glatten Bezirks durch einen langen, faltigen Saum markiert, proximal und asulcal durch eine Wulstfalte. Das innere, ebenfalls elastische (knorpelige) Hemibaculum ist basal nur von einem kleinen Hof umgeben und hat keinen sulcalwärts ausgerichteten Basalsaum. Asulcal ist eine völlig asymmetrische Ausbildung kräftiger Paryphasmen zu erkennen, die unterhalb des großen glatten Lateralbezirks 7 (6 ununterbrochene) Reihen bilden, auf der anderen Seite 9 etwas kleinere. Die beiden unteren Reihen der letzteren gehen median asulcal spitzwinklig in die oberen beiden der ersten über (vgl. Abb. 39 b). Die paryphasmafreie Zone von Truncus und Pedicel ist abgesetzt schwarz pigmentiert.

Das von einem malayischen Tier stammende Präparat Branch's (1982), ebenfalls der Nominatform des Bindenwarans angehörig, stimmt in allen wesentlichen Details mit dem ceylonesischen Stück überein.

Varanus (Varanus) salvator marmoratus

ZFMK unkatalogisiert: Calamit Island/Philippinen (12 Hemipenes). Die 12 Hemipenes, 8 von ihnen noch in paarweisem Verbund, sind sämtlich nicht ganz vollständig ausgestülpt. Dennoch ist erkennbar, daß sie in Ausbildung der asymmetrischen Hemibacula, in Form und Zahl der Paryphasmen wie auch in der Pigmentierung mit dem großen Männchen der Nominatform gut übereinstimmen. Der einzige Unterschied ist, daß die Hemibacula trotz der geringen Größe der Hemipenes (und damit zweifellos auch der zugehörigen, aber nicht gesammelten Individuen) stärker verknöchert erscheinen.

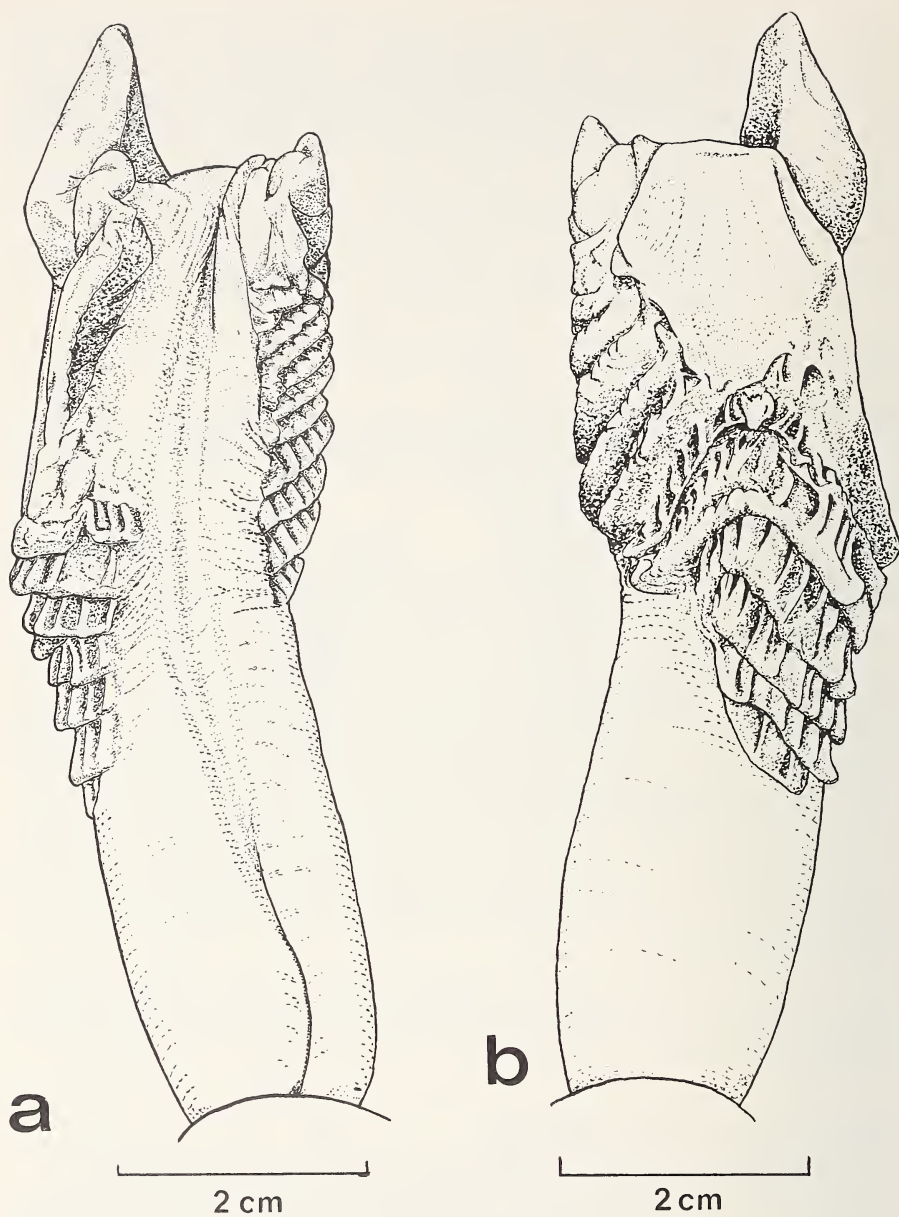


Abb. 39. Hemipenis von *Varanus salvator* (ZFMK unkatalog.), a. Sulcal-, b., Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Varanus (Varanus) indicus indicus

ZFMK 19223: Aru-Inseln (Neuguinea)/Indonesien, ZFMK 20328, 24668 — 669: West Irian (Neuguinea)/Indonesien (Abb. 40). Hemipenis in seiner Längsachse verdreht und stark asymmetrisch in zwei Loben gegliedert. Sulcus zieht schräg nur in den größeren Lobus und mündet im Bereich von dessen dreispitzigem Hemibaculum. Das zweite Hemibaculum ist dagegen einfach plattenförmig und am Oberrand unregelmäßig gezähnt. Der es tragende Lobus ist glatt und zeigt nur im proximalen, truncalen Bereich einige rudimentäre, dünne, feine Paryphasmen. Der größere Lobus mit dem dreispitzigen Hemibaculum ist von dichten, aber feinen Paryphasmen umgeben, die sich proximad auf dem Truncus fortsetzen. An der Gabelstelle der Loben befindet sich asulcal ein großer glatter Bezirk.

Die vier Männchen stimmen im wesentlichen miteinander überein; Abbildung 40 ist aus allen vier Organen kombiniert worden.

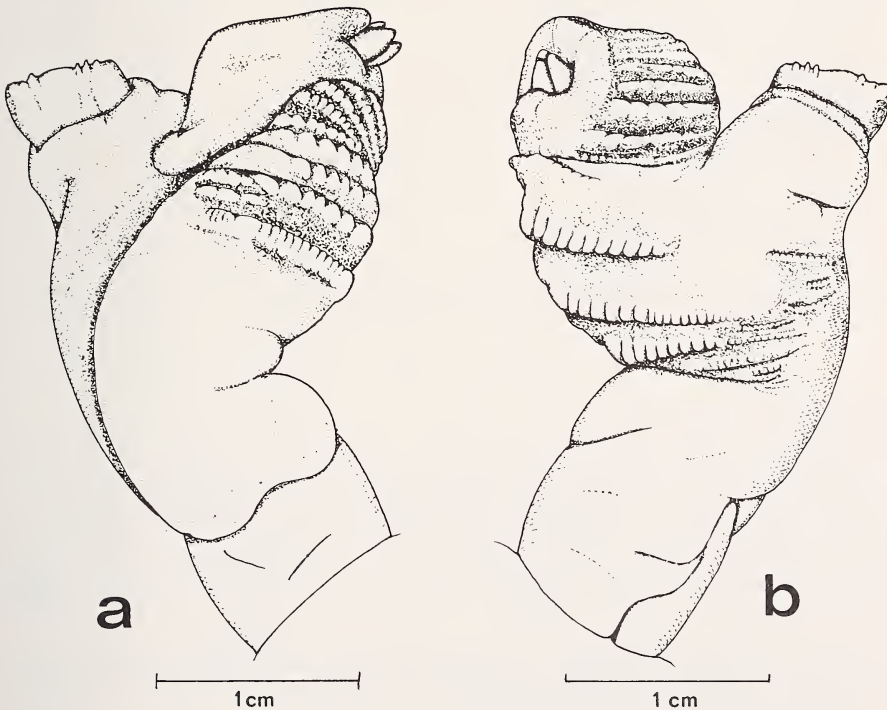


Abb. 40. Hemipenis von *Varanus indicus* (ZFMK s. Text), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

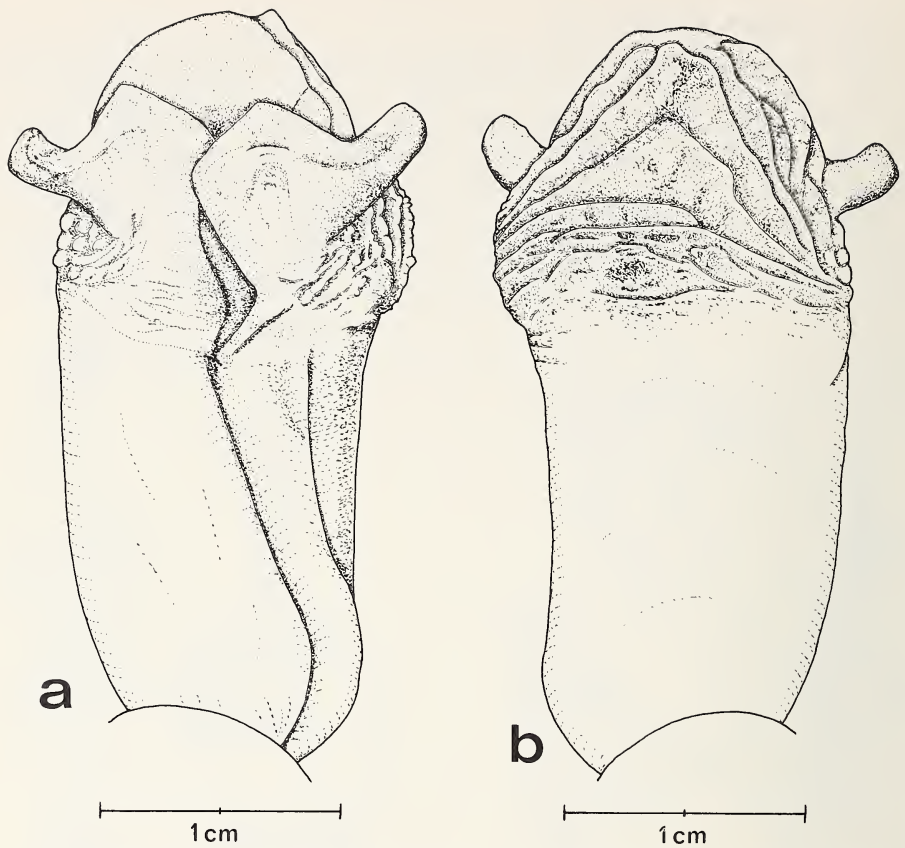


Abb. 41. Hemipenis von *Varanus varius* (ZFMK 25537), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Varanus (Varanus) varius

ZFMK 25537 (Abb. 41) und 41439: Australien. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus im Endabschnitt von stark ausgewachsenen Rändern der Apicalscheiben („cups” sensu Branch 1982) überdeckt. Hemibacula, wie der gesamte Apex, stark sulcalwärts geneigt, so daß man bei Sulcalansicht auf ihre Oberseite blickt. 8 — 9 durchgehende Paryphasmen auf der sulcalen Seite, deren obere durch die Neigung des Apex auf dem distalen Oberrand des Organs liegen.

Das beschriebene und abgebildete Tier (ZFMK 25537) ist halbwüchsig. Der Hemipenis des sehr großen Männchens ZFMK 41439 gleicht dem des vorigen durch Proportion, Ausrichtung des Apex und Anzahl der Paryphasmen, unterscheidet sich aber durch deren stärkere Ausprägung und durch die noch stärker verknöcherten und schaufelartig verbreiterten Hemibacula.

Varanus (Varanus) giganteus

HGD 802 (Abb. 42): Queensland/Australien. Hemipenis schlank, distal kaum verbreitert.

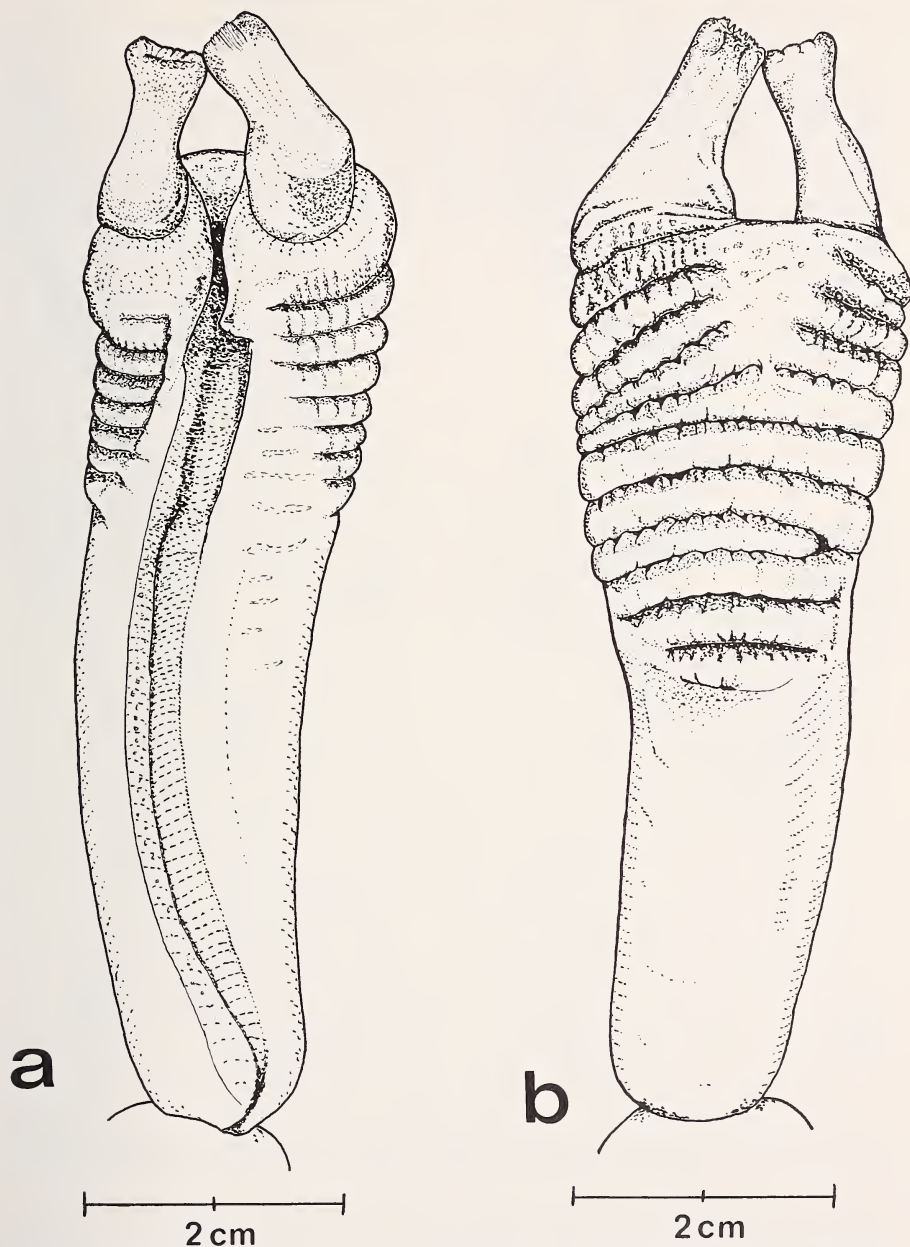


Abb. 42. Hemipenis von *Varanus giganteus* (HGD 802), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

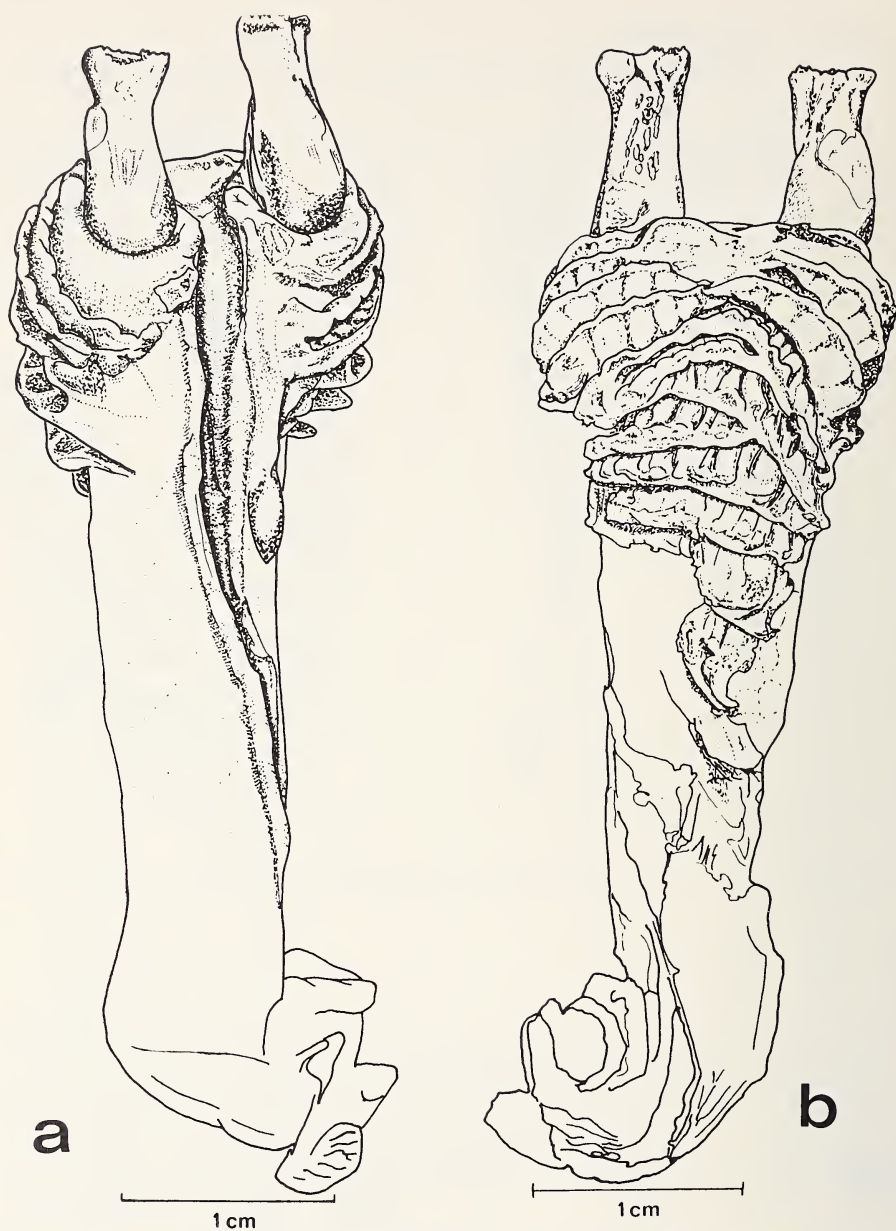


Abb. 43. Hemipenis von *Varanus g. gouldii* (ZFMK 14236), a. Sulcal-; b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Sulcus gerade, endet zwischen den kräftigen, voll verknöcherten Hemibacula, die eine leichte Asymmetrie in Größe, Form und Randzähnelung aufweisen (Abb. 42 a, b). Asulcal

elf kräftige Paryphasmen, von denen die distalen 3 — 4 durch einen medianen glatten Bezirk unterbrochen sind.

Varanus (Varanus) gouldii gouldii

ZFMK 14236 (Abb. 35 u. 43): Australien (wahrscheinlich New South Wales). Hemipenis schlank keulenförmig. Sulcus proximal gedreht, dann gerade, in einer Quersfurche hinter den Hemibacula mündend. Diese treten aus wenig verbreiterten apicalen Scheiben hervor und sind von flaschenförmiger Gestalt mit abgeplattetem „Hals“ und — ohne Bindegewebsüberzug — vollständig verknöchert (vgl. auch Abb. 35). Am leicht einwärts gebogenen

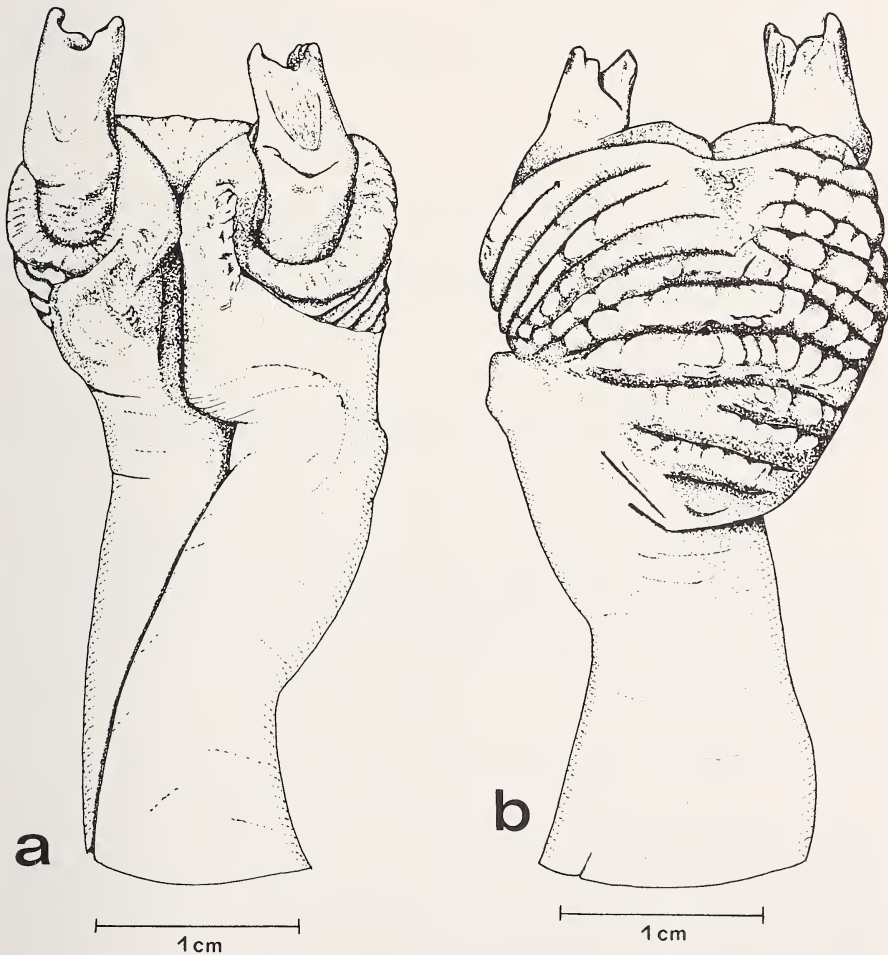


Abb. 44. Hemipenis von *Varanus mertensi* (ZFMK 24667), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Oberrand tragen sie eine feine Zähnelung. Asulcal stehen 10 — 11 kräftige Paryphasmen, die im distalen Bereich auch seitlich auf die sulcale Seite herumgreifen. Die zwei oberen sind asulcal in der Mitte durch eine kleine, glatte Fläche unterhalb des Ringsaumes unterbrochen.

Varanus (Varanus) gouldii flavirufus

ZFMK 19209: Tennant Creek, Queensland/Australien; ZFMK 20329: Australien. Im Unterschied zur Nominatunterart sind von den ebenfalls 10 — 11 Paryphasmen die distalen 5 — 6 durch eine asulcale mediane glatte Fläche unterbrochen. Dieser ovale Bezirk reicht apical bis zwischen die Hemibacula, so daß ein Ringsaum um den Apex nicht ausgebildet ist.

Beide Männchen gleichen einander völlig.

Branch (1982) untersuchte zwei Männchen aus Westaustralien. Sie stimmen in der asulcalen, die ersten 4 — 5 Paryphasmen unterbrechenden glatten Flächen eher mit *g. flavirufus* als mit *g. gouldii* überein.

Varanus (Varanus) rosenbergi

ZFMK 41438: Australien. Hemipenis gedrungener als bei *V. gouldii* und distal viel stärker verbreitert. Apicalscheiben und Hemibacula in der Größe leicht verschieden, also asymmetrisch. Ringsaum um den Apex ausgebildet. Neun Paryphasmen, die distalen sechs durch eine asulcale, mediane Längsnaht mit wulstigen Rändern unterbrochen.

Varanus (Varanus) mertensi

ZFMK 19210, 24666 — 667 (Abb. 44): Mt. Isa, Queensland/Australien. Hemipenis mäßig schlank, keulenförmig. Sulcus leicht gedreht, mündet asulcal von den Hemibacula im quer-verlaufenden Ringsaum des Apex. Die den Sulcus begrenzenden Innenränder der Apicalscheiben sind stark wulstig vergrößert und schließen den distalen Abschnitt des Sulcus zum Rohr. Hemibacula ungefähr symmetrisch, mit charakteristischer, spiegelbildlicher Ausformung der Spitze: Jedes Hemibaculum ist distal tief eingeschnitten, und eine der entstehenden 2 Spitzen weist innen nochmals einen Knochenzahn auf. 10 — 11 Paryphasmen, die distalen 3 — 4 durch eine v-förmige, glatte Einkerbung unterbrochen.

Die zwei Männchen, eines (ZFMK 19210) halbwüchsig, stimmen mit dem beschriebenen und abgebildeten Stück überein.

Branch's (1982) beschriebenes Stück stimmt im wesentlichen mit unseren überein, allerdings sind die Spitzen der Hemibacula nach ihm zwar „bifid“, jedoch „rounded“.

Varanus (Varanus) mitchelli

ZFMK 18996 (Abb. 45): Australien. Der schon durch die Arbeiten von King & King (1975) sowie Holmes & King (1975) als in der Untergattung *Varanus* falsch klassifiziert erkannte Mitchell-Waran wird hier trotzdem noch so eingereiht, da bislang eine formale Änderung seines subgenerischen Status nicht vollzogen wurde (vgl. folgenden Abschnitt).

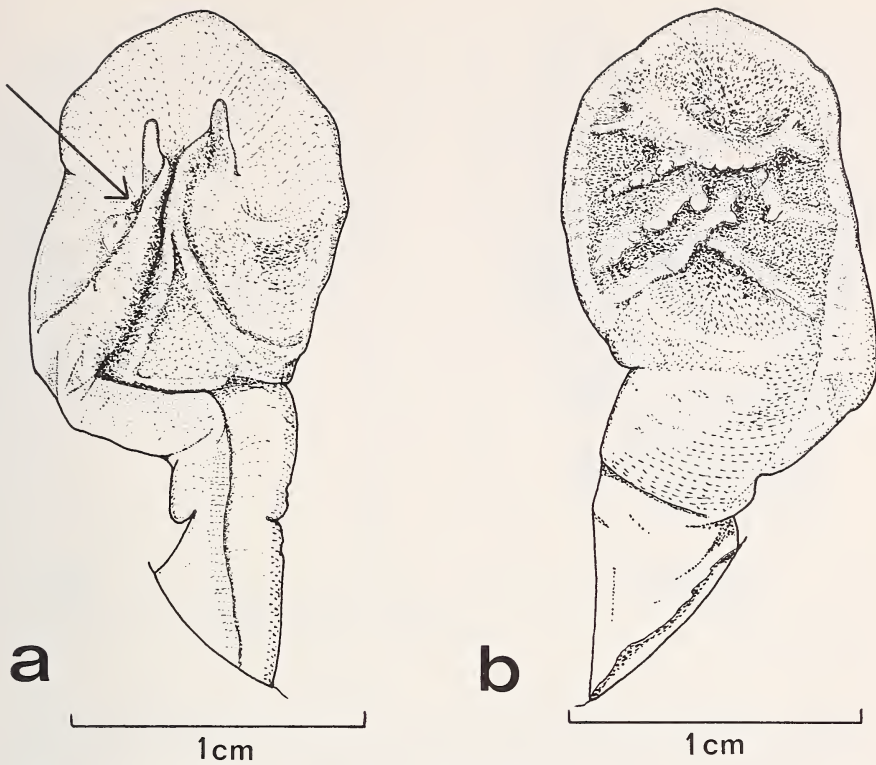


Abb. 45. Hemipenis von *Varanus mitchelli* (ZFMK 18996), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Hemipenis gedrunen, nach schmal abgesetztem Pedicel sich rasch verbreiternd. Längsachse geknickt, desgleichen der Sulcus. Apex stark sulcalwärts geneigt. Sulcus endet zwischen zwei markanten, leicht asymmetrisch versetzt angeordneten Hautzipfeln. An der Basis nur eines dieser Zipfel ist ein rudimentäres, versteckt liegendes Hemibaculum auszumachen, ein im Querschnitt kreisrundes Stäbchen (Pfeil auf Abb. 55 a zeigt seine Lage an). Asulcal einige irreguläre, weit vorstehende Paryphasmen.

Varanus (Tectovaranus) dumerili dumerili

ZFMK 41891 (Abb. 46) — 893: ohne Herkunftsangabe. Hemipenis gedrunen keulenförmig. Sulcus flach, gerade, äußere Lippe etwas verdickt. Schwach angedeuteter Ringsaum umrandet den Apex, auf dem zwei blasig aufgetriebene, ovale Hörner hervorstehen. Sie verjüngen sich distal und sind hier durch die vorher innerlich verlaufenden Hemibacula dargestellt. Diese durchbohren erst an der äußersten Distalkante die bindegewebige Umhüllung und zeigen einen fein gezähnelten Oberrand. Asulcal befinden sich sieben große, distal weit

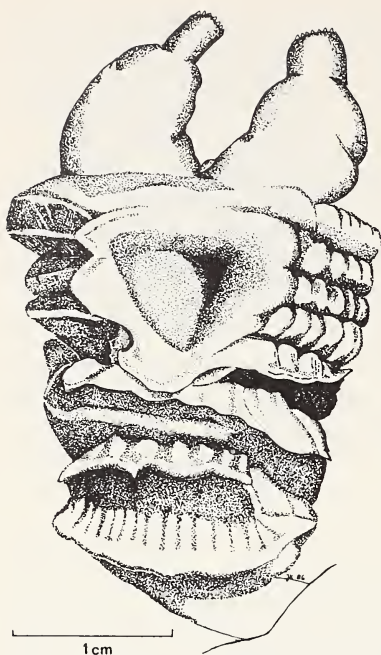


Abb. 46. Hemipenis von *Varanus dumerili* (ZFMK 41891) in Asulcalansicht. — Zeichn. J. Kulla.

seitlich herumgreifende Paryphasmen; die proximalen vier sind durchgehend. Die drei distalen, unterhalb der Ringfalte, sind durch eine erhabene mediane Struktur unterbrochen, die ovale bis dreieckige Gestalt hat und einen stark vertieften Mittelpunkt aufweist (Abb. 46).

Völlig mit Branch's (1982) Beschreibung übereinstimmend.

Varanus (Dendrovaranus) rudicollis

ZFMK 21102 — 103; Thailand; ZFMK 26666 (Abb. 47): ohne Herkunftsangabe. Hemipenis gedrungen keulenförmig. Sulcus geknickt, in einer Querrinne mündend, vor der sich zwei große, aber asymmetrisch ausgebildete Apicalscheiben befinden. Aus der größeren tritt ein kurzes, breites und flaches Hemibaculum hervor, dessen Oberrand glatt ist; auf der kleineren, dafür zipflig lateral ausgezogenen Apicalscheibe ist eine weitere, kaum erkennbare Hemibaculumspitze erkennbar, auf deren abgeplatteter Oberseite sich 10 — 11 klar skulpturierte Höcker abheben. Asulcal neun Paryphasmen, die beiden oberen median unterbrochen durch eine glatte Region mit medianer Einsenkung. Paryphasmen weit nach lateral reichend, so daß sie teils in Sulcalansicht zu sehen sind. Trunco-Pedicelbereich glatt und, zusammenfallend mit der scharfen Grenze der Paryphasmenregion, abgesetzt dunkel pigmentiert.

Diese Beschreibung basiert auf ZFMK 26666. Die beiden erstaufgeführten Stücke sind ju-

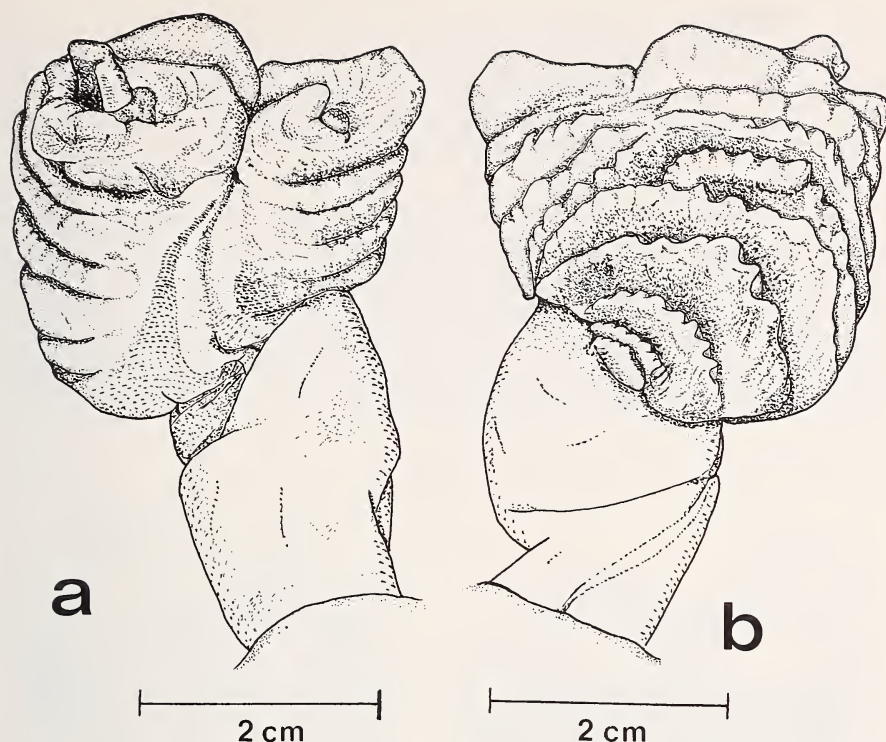


Abb. 47. Hemipenis von *Varanus rudicollis* (ZFMK 26666), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

venil (ZFMK 21102) und halbwüchsig (21103), zeigen aber bereits alle Differenzierungsmerkmale des adulten Organs.

Varanus (Papusaurus) salvadorii

ZFMK unkatalogisiert: West Irian (Neuguinea)/Indonesien. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus geknickt, in Quersfurchen zwischen den stark sulcalwärts geneigten Apicalplatten endend. Aus ihnen treten zwei kurze, flache, glattrandige Hemibacula hervor, von denen das innere geringfügig größer ist. Der apicale Ringsaum ist stark entwickelt und unregelmäßig gewellt. Ein ähnliches Bild bieten die asulcalen acht Paryphasmata, die stark längsgegliedert sind und zur Bildung abgeschnürter Zipfel neigen. Truncus sulcal und Pedicel vollständig glatt.

Varanus (Indoivanus) bengalensis nebulosus

ZFMK 26668, 33627 und 1 Stück unkatalogisiert (Abb. 48): alle ohne Herkunftsangabe. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus flach, Lippe einseitig verdickt, mündet in einer Querrinne hinter den apicalen Scheiben, aus denen die Hemibacula hervortreten. Sowohl die Scheiben als auch die Hemibacula sind leicht asymmetrisch, d.h. verschieden groß, ausgebildet. Letztere zeigen eine pustuläre, aber in allen drei Fällen nicht annähernd so grob zapfenartige Struktur wie die von Gray (1870) und Branch (1982) beschriebenen und abgebildeten, untereinander identischen Organe von Männchen der Nominatunterart. Elf asulcale, distal auch laterale Paryphasmen, von denen die distalen fünf durch einen umgekehrt dreieckigen Bereich unterbrochen sind, der von der den Apex umrahmenden Ringfalte aus herabzieht. Wie bei *V. dumerili* (vgl. Abb. 44) ist dieses Dreieck mit einer charakteristischen mittleren Einsenkung versehen. Unterer Truncusbereich glatt. Auf das Pedicel greift eine sehr stachlig ausgebildete Integumentbeschuppung über.

Die Hemipenes der drei Männchen gleichen einander.

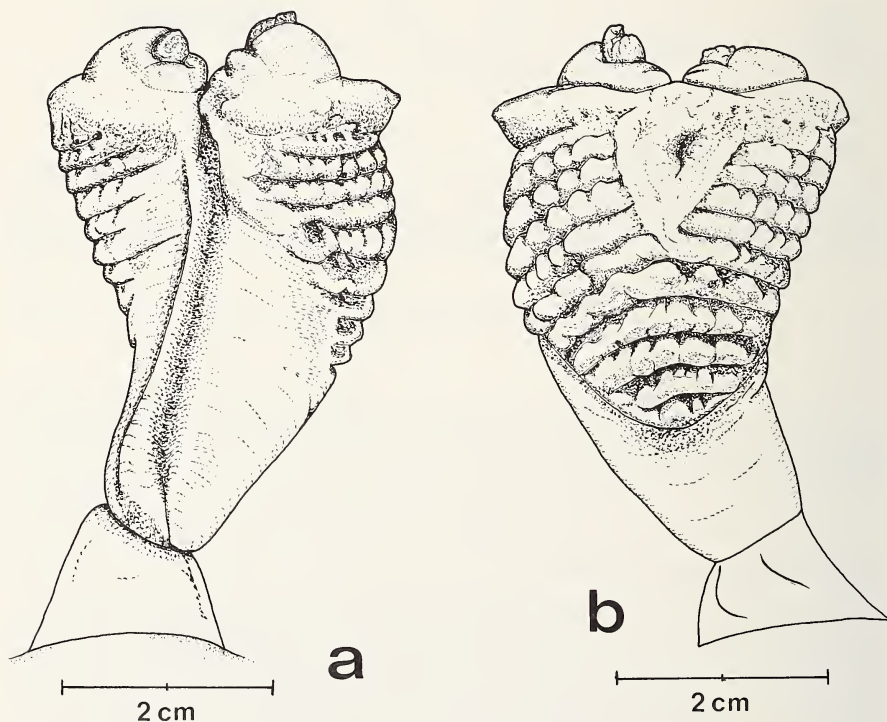


Abb. 48. Hemipenis von *Varanus bengalensis nebulosus* (ZFMK unkatalog.), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Wie erwähnt, unterscheiden sich die durch Gray (l.c.) und Branch (l.c.) beschriebenen Hemipenes vor allem durch die terminale Ausformung der dort grob zapfenartig bewehrten Hemibacula, aber auch durch den insgesamt schlankeren Habitus. Obwohl Branch (l.c.) keine Unterartbezeichnung gibt, geht aus der Herkunft Bombay klar hervor, daß hier Individuen aus dem Verbreitungsgebiet der Nominatunterart zugrundegelegt haben müssen.

Varanus (Psammosaurus) griseus koniecznyi

ZFMK 20315 — 316: Umgebung von Karachi/Pakistan. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus geknickt, zwischen den Hemibacula mündend. Diese sind asymmetrisch ausgebildet, das äußere (in situ) ist größer. Beide sind stumpfe, von einer Epidermishülle umgebene Verknöcherungen. Asulcal finden sich sieben große, wenig differenzierte glattwulstige Paryphasmen, die beiden oberen sind durch eine breite mediane Vertiefung unterbrochen.

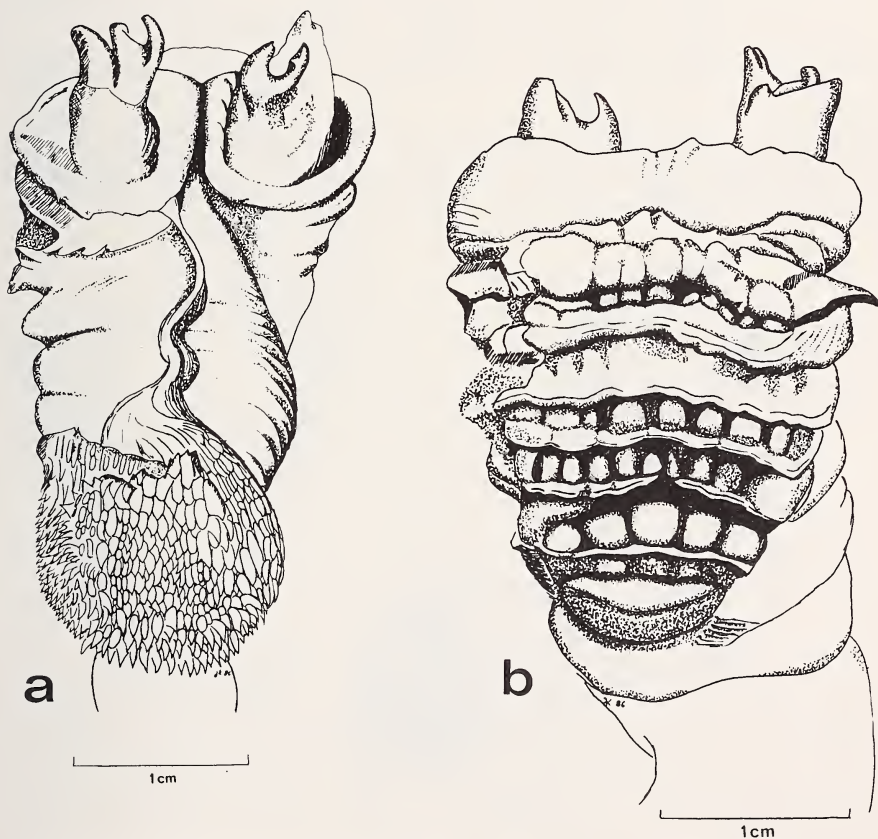


Abb. 49. Hemipenis von *Varanus flavescens* (ZFMK 29044), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. J. Kulla.

Beide Männchen haben untereinander gleich ausgebildete Hemipenes, unterscheiden sich aber in gewichtigen Details von dem von Branch (1982) beschriebenen Organ aus den Vereinigten Arabischen Emiraten, dessen Hemibacula stark asymmetrisch (gekrümmt einspitzig versus zweispitzig) sind. Auch sind mehr Paryphasmen vorhanden. Der Fundort impliziert die Zugehörigkeit zur Nominatunterart.

Varanus (Empagusia) flavescens

ZFMK 29044: ohne Herkunftsangabe; ZFMK unkatalogisiert (Abb. 49): Indien. Hemipenis keulenförmig. Sulcus winklig verlaufend, seine äußere Lippe saumartig verlängert, mündet hinter den beiden apicalen Flächen, aus denen große Hemibacula hervortreten. Sie stellen abgeflachte Knochenplatten dar, deren distale Enden jeweils in einen stumpfen, asulcal gerichteten Knochenzahn und zwei ebenso ausgerichtete, scharf gekrümmte Knochenhaken auslaufen. Eine beiden Elementen gemeinsame Ringfalte setzt den Apex gegen den Truncus ab, der asulcal mit acht Paryphasmen besetzt ist, von denen nur das obere median unterbrochen ist. Sulcaler Truncusteil und Pedicel glatt, doch greift an der Außenseite des Organs stachlig ausgebildete Integumentbeschuppung auf das Pedicel über.

Das invertiert freipräparierte Organ von ZFMK 29044 zeigt ebenfalls den symmetrischen Bau.

Branch (1982) seziierte ein invertiertes Organ, ebenfalls von einem Männchen aus Indien (ohne nähere Bezeichnung) stammend. Er beobachtete 11 — 12 Paryphasmen, und die Hemibacula wiesen nach ihm jeweils vier — zwei zu zwei angeordnete — Spitzen auf.

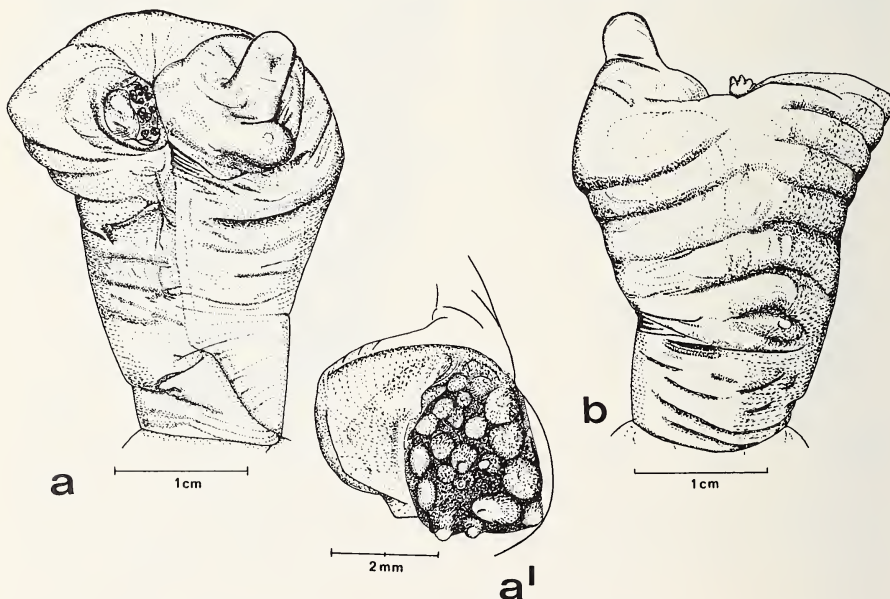


Abb. 50. Hemipenis von *Varanus e. exanthematicus* (ZFMK 17528), a. Sulcalansicht, a'. linkes Hemibaculum in Aufsicht, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Varanus (Empagusia) exanthematicus exanthematicus

ZFMK 17528 (Abb. 50): Fété-Olé bei Richard-Toll/Senegal; ZFMK 42518: Togo. Hemipenis gedrunken keulenförmig. Sulcus anfangs schräg, dann gerade zum Apex ziehend, wo er in einer Vertiefung zwischen zwei Apicalloben endet. Hemibacula sehr verschieden. Wie bei *V. niloticus* (Abb. 51) ist das eine ein zweiteiliger Knochen, während das andere eine unregelmäßig pflasterartig skulpturierte, aber gedrungene Knochenplatte ist (Abb. 50 a, a'). Asulcal finden sich 6 — 7 große, nur schwach ausgeprägte Paryphasmen. Sie sind durchgehend und nicht durch längsgerichtete Stützelemente strukturiert (Abb. 50 b). Die distalen zwei Paryphasmen zeigen allerdings eine mediane Unterbrechung. Beide Männchen stimmen überein.

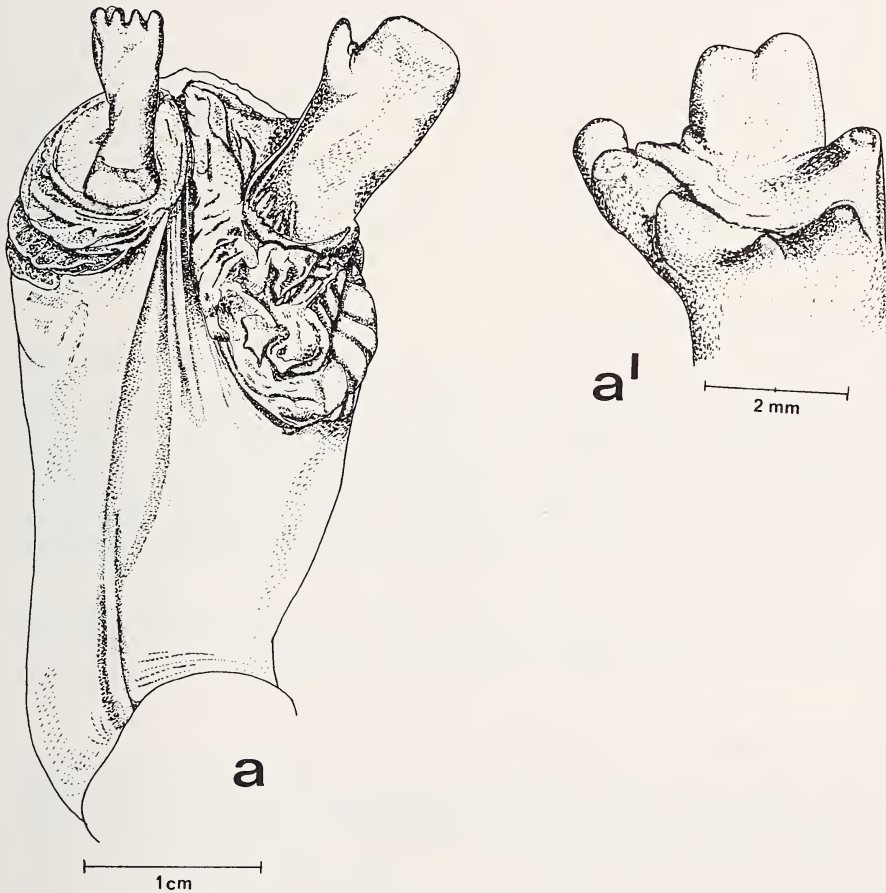


Abb. 51. Hemipenis von *Varanus n. niloticus* (ZFMK 17521), a. Sulcalansicht, a'. Detail des linken Hemibaculum in schräger Aufsicht. — Zeichn. K. Doering.

Der von Branch (1982) untersuchte Steppenwaran-Hemipenis gehört der Unterart *albigularis* an und zeigt — bei allgemeiner Grundplanübereinstimmung — einige wichtige Abweichungen. So ist die Zahl der Paryphasmen höher, ihre Form ist gänzlich verschieden, nämlich saumartig überhängend und auch längsstrukturiert (vgl. Branch l.c.: fig. 3 A — C). Die Hemibacula sind ebenfalls kräftiger ausgebildet, aber von derselben Asymmetrie.

Varanus (Polydaedalus) niloticus niloticus

ZFMK 17521 (Abb. 51): Diattacounda, Casamance/Senegal. Hemipenis mäßig schlank keulenförmig. Sulcus gerade, endet hinter den Hemibacula. Diese treten aus von asymmetrisch angeordneten Paryphasmen umgebenen Apicalelementen hervor und sind selbst extrem asymmetrisch strukturiert. Das größere (in situ innere) Hemibaculum wurde von Branch (1982) treffend als „mitten“ (= Fausthandschuh) bezeichnet, dessen „Daumen“ nach innen gerichtet ist. Das zweite Hemibaculum ist ein gestielter, distal verbreiteter Knochen, der in einer asymmetrisch mit stumpfen Zähnen besetzten, median konkaven Platte endet (Abb. 51 a'). Asulcal zieht sich eine mediane, glatte breite Längsrinne zum Pedicel, die sämtliche Paryphasmen breit unterbricht und in zwei separate Felder teilt.

Die Beschreibung des Hemipenis eines südafrikanischen Nilwarans durch Branch (1982), ebenfalls der Nominatform zugehörig, deckt sich in allen Punkten mit meinen Beobachtungen.

Varanus (Odatria) prasinus prasinus

ZFMK 16148, 19214 — 215, 20320 (Abb. 52): West Irian (Neuguinea)/Indonesien. Hemipenis gedrunken keulenförmig, stark asymmetrisch. Sulcus zieht schräg zu einem der beiden differenzierten Apicalloben und endet in dessen Zentrum an dem dort sitzenden kurzen, mehrspitzigen Hemibaculum. Dieser Lobus ist von sechs schwach differenzierten Paryphasmen umgeben, die sich auch auf die betreffende Seite des Truncus erstrecken. Der zweite Lobus und der übrige Truncusbereich sind glatt. Das zweite Hemibaculum sitzt nicht im Zentrum des Lobus, sondern an dessen Innenrand. Es ist eine abgeflachte, am Oberrand fein gekerbte Knochenplatte (Abb. 52 a sowie Abb. 37).

Die altersbedingte Variabilität der Hemibaculum-Ausformung bei *V. prasinus* wurde schon im Kapitel Altersbedingte Variation und auf Abb. 7 dargestellt.

Varanus (Odatria) prasinus kordensis

ZFMK 19009: Insel Biak, West Irian (Neuguinea)/Indonesien, und ZFMK 20324: West Irian (Neuguinea)/Indonesien. Die Hemipenes beider Männchen stimmen in jeder Hinsicht mit denen der Nominatform überein.

Branch (1982) lag nur ein schlecht erhaltenes Präparat aus Papua-Neuguinea vor. Die Paryphasmen erwiesen sich als nicht zählbar, doch stimmt die von ihm ermittelte Ausformung der Hemibacula völlig mit unserem besseren Material überein.

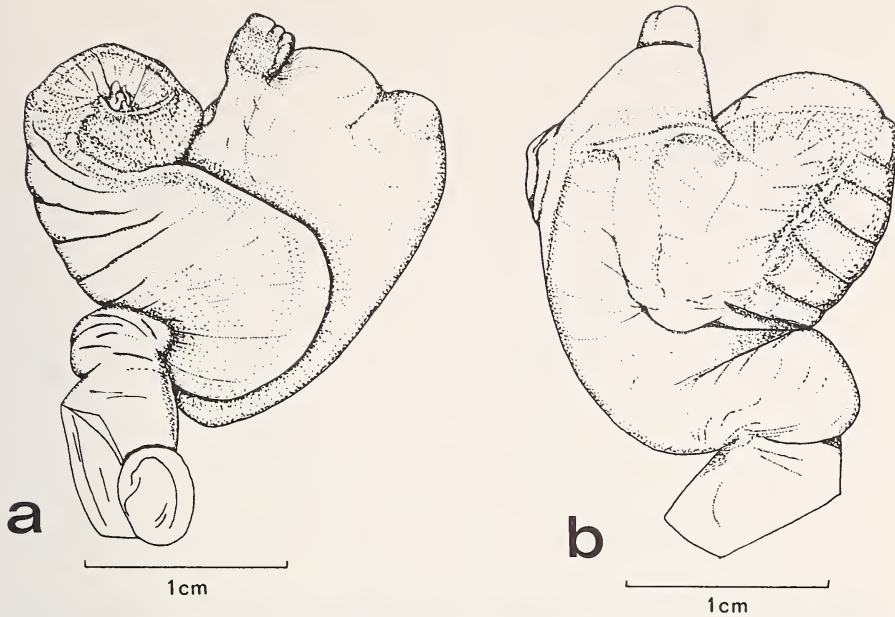


Abb. 52. Hemipenis von *Varanus p. prasinus* (ZFMK 20320), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Varanus (Odatria) acanthurus ssp.

ZFMK 25516: Northern Territory/Australien; ZFMK 40789: Australien. Hemipenis schlank, distal kaum erweitert. Sulcus gerade, endet zwischen zwei ungleich großen, im Verhältnis zur Organlänge sehr großen Hemibacula, die breite, aber spitz zulaufende und an ihrer Innenkante scharf gesägte, flache Knochenplatten darstellen. Asulcal ist eine große, asymmetrisch unterhalb des größeren Hemibaculum überstehende Hauttasche ausgebildet, die bei vollem Trugor des Organs einen prallen asulcalen Lobus darstellen könnte.

Das kleinere Präparat (ZFMK) 25516 stimmt mit dem größeren überein, in etwa auch mit der Beschreibung und Abbildung bei Branch (1982: fig. 4), der von zwei flachen, dreieckigen Hörnern spricht, eine innere Sägekante aber nicht vermerkt.

Varanus (Odatria) primordius

ZFMK 27108 (Abb. 53): Grenzbereich zwischen Northern Territory und West Australia/Australien. Hemipenis keulenförmig. Schaft und Sulcus geknickt. Zwei Apicalscheiben sind zum Sulcus hin zipfelartig ausgezogen. Hinter ihnen treten die kräftigen Hemibacula hervor. Sie sind verschieden lange, leicht gekrümmte, im Querschnitt runde und stumpf endende Knochenstäbe. Asulcal finden sich unterhalb eines den Apex begrenzenden Ringwulstes fünf schwach differenzierte, glattwulstige Paryphasmen.

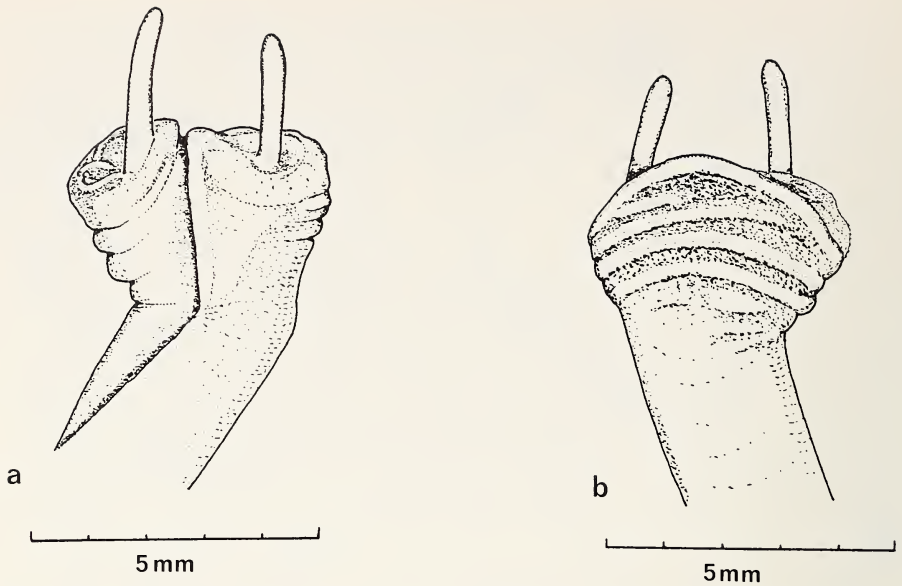


Abb. 53. Hemipenes von *Varanus primordius* (ZFMK 27108), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Varanus (Odatria) gilleni

ZFMK 27110 (Abb. 54): Australien. Hemipenis scharf geknickt, distal verbreitert. Sulcus endet zwischen zwei großen Hautzipfeln, die denen bei *V. acanthurus* homolog sind. Unterhalb von ihnen erkennt man ausgefranste Sulcuslippenränder. Apex stark asymmetrisch durch die Ausbildung von nur einem Hemibaculum, das als deutlich gekrümmter Knochenstab aus der inneren (in situ betrachtet) Apexhälfte hervortritt. Asulcal ca. 10 dünne Paryphasmen, die durch Längsteilung und zahllose zipflige Vorwachsungen differenziert sind. Dieser zipflige oder gefranste Charakter setzt sich distal auch auf die Ringfalte der Apexumrandung fort.

Die Beobachtungen von Branch (1982) stehen in krassem Gegensatz zu meinen. Er beobachtete ein großes zweispitziges Horn mit verschiedenen langen Spitzen. Die längere sei stark gekrümmt, die kürzere entspreche der Gesamtlänge des zweiten gegenüberliegenden „Hornes“, wie er die Hemibacula bezeichnet. Ich bin sicher, daß diese Diskrepanz darauf beruht, daß Branch (l.c.) die an die Sulcummündung anschließenden beweglichen Hautzipfel (vgl. Abb. 64 a und fig. 7 C — D bei Branch l.c.) irrtümlich als verknöcherte Strukturen gedeutet hat. Übereinstimmung besteht zwischen unseren Angaben, was die gefranste Ausbildung der Paryphasmen („frills“ bei Branch l.c.) angeht.

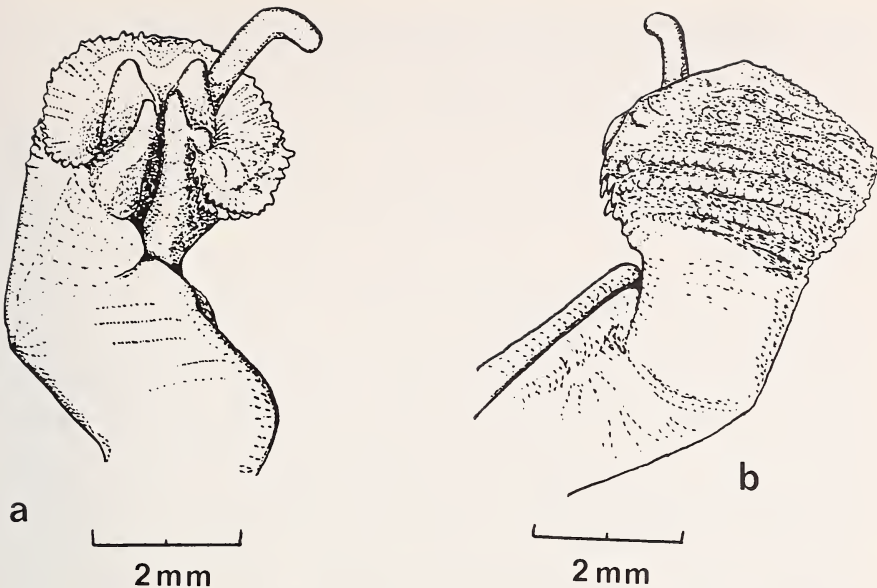


Abb. 54. Hemipenis von *Varanus gilleni* (ZFMK 27110), a. Sulcal-, b. Asulcalansicht. — Zeichn. K. Doering.

Varanus (Odatria) timorensis timorensis

ZFMK 22084: Timor. Hemipenis keulenförmig. Apex stark nach sulcal geneigt. Zwei kurze, etwa gleich große Hemibacula, die kaum aus dem Gewebe ragen. Sechs große und längsstrukturierte Paryphasmen auf der asulcalen Seite.

Branch (1982) fand bei der Sektion eines invertierten Organs des Timor-Warans im Unterschied zu mir 8 Paryphasmen („frills“), deren obere durch eine glatte Zone getrennt sein sollten.

Varanus (Odatria) timorensis similis

ZFMK 19207: Regenwaldgebiet des nördlichen Queensland/Australien. Hemipenis schlank keulenförmig, geknickt. Sulcus macht diesen Knick mit und endet zwischen den Hemibacula, die stark asymmetrisch ausgebildet sind. Das (in situ) innere ist zu einem geraden, spitz zulaufenden Kalkdorn verlängert, an seiner Basis befindet sich innen ein markanter, einwärts gebogener Hautzipfel. Er kreuzt sich mit einem gegenüberliegenden Pendant, stellt also die Situation von *V. gilleni* in extremerer Ausprägung dar (vgl. dort). Das zweite Hemibaculum ragt kaum aus dem Gewebe hervor und ist kürzer als der daneben stehende Hautzipfel. Der nach sulcal geneigte Apex wird durch eine breite Ringfalte zum asulcalen

Truncus hin abgesondert. Unter der Ringfalte verlaufen in einigem Abstand (konkaves Feld) sieben schwach differenzierte, glattwulstige Paryphasmen.

Die Befunde von Branch (1982) stimmen gut mit obigen überein.

Diskussion

Die Diskussion der Ergebnisse für die Varanidae unterteile ich der Übersichtlichkeit halber in vier Abschnitte:

I. Merkmalspolarität und -trends

Für die Hemipenismerkmale der Warane, bzw. der Platynota (= Varanoidea), lieferte Branch (1982) bereits eine Polaritätsanalyse, nach der folgende Merkmalszustände ursprünglich sind (hier mit meiner Terminologie wiedergegeben): a) Symmetrie; b) ungeteilte Paryphasmen im distalen, asulcalen Bereich; c) einfacher, also ungegabelter, Sulcus spermaticus; d) einfache, paarige Hemibacula. Nach Branch (l.c.) sind von diesen primitiven Ausprägungen verschiedene evolutive Linien ableitbar. Sie betreffen die Ausbildung der Asymmetrie bei der Größe und Ausformung der Hemibacula, die Gabelung des Sulcus, die Ausbildung apicaler Scheiben, die die Hemibacula umgeben, und die Abänderung von Zahl, Anordnung und Struktur der distalen, asulcalen Paryphasmen.

Mit diesen Aussagen stimme ich im wesentlichen überein. Nur halte ich die Bezeichnung „gegabelter Sulcus“ für zu kraß, wenn man sich die wirklich gegabelten Hemipenes und Sulci bei anderen Familien ansieht. Zusätzlich betrifft die Asymmetrietendenz auch den Sulcus selber, der bei zwei Branch (l.c.) nicht oder in nur in schlecht präparierten Stücken vorliegenden Arten (*V. indicus*, *V. prasinus*) schräg über den Schaft nur zu einem von zwei ausgebildeten Apicalloben zieht.

II. Beziehungen im supraspezifischen Bereich

Nach den oben skizzierten Plesiomorphie-Kriterien wäre der Komodowaran (*V. komodoensis*) mit einem durchgehend plesiomorphen Hemipenis ausgestattet, was im wesentlichen mit Branch's (l.c.) Ansicht übereinstimmt. Der von ihm ebenfalls als sehr ursprünglich eingestufte *V. gouldii* hat jedoch völlig verknöcherte Hemibacula, was ich gegenüber der knorpeligen Struktur von *komodoensis* für den abgeleiteten Zustand halte. Die von Holmes et al. (1975: fig. 4) definierte Gruppe A, die *V. giganteus*, *V. gouldii* ssp. und *V. mertensi* umfaßt, läßt sich bestätigen (*V. spenceri* war mir leider nicht zugänglich). *V. giganteus* und *V. mertensi* haben wie *gouldii* symmetrische Hemipenes, nur bei *V. rosenbergi* (vgl. S. 142) deutet sich eine leichte Asymmetrie durch verschiedene Größe der Hemibacula und der sie umgebenden Apicalscheiben an. Der ökologisch durch seine starke aquatile Spezialisierung abweichende *V. mertensi* besitzt in seinen tief gekerbten Hemibacula eine spezifische Autapomorphie.

Als völlig aberrant und daher ohne nähere Affinitäten zu einem anderen Großwaran erweist sich der Hemipenis von *V. salvator*. Die ausgeprägte Asymmetrie in der Hemibacula- und Paryphasmen-Ausbildung ist apomorph, und zwar synapomorph für die Populationen von

Sri Lanka über Malaya bis zu den Philippinen. Der Bindenwaran ist mithin sicherlich nicht als Basisform der Gruppe heranziehbar, wie King & King (l.c.) das tun! Unsinnig erscheint es, von ihm die *Odatia*-Gruppe ableiten zu wollen, um aus dieser dann — in Verkenntung aller phylogenetischer Prinzipien — die *V. gouldii*-Gruppe hervorgehen zu lassen: „An endemic group (*gouldii*) arose from the *Odatia* in Australia” (King & King l.c.)! Leider übernehmen auch Cogger & Heatwole (1981) dies in ihrer biogeographischen Übersichtsarbeit.

Auch die Species typica der gesamten Gattung *Varanus*, *V. varius*, wurde von den australischen Autoren systematisch wie stammesgeschichtlich mißinterpretiert. Durch seinen mit *V. indicus* symplesiomorphen (!) LDH-B₄-Phänotyp und einem identischen Karyotyp wurde er mit diesem zu einer zoogeographischen Einheit zusammengeschmiedet. Beide Arten hätten Australien erst vor 8000 — 12000 Jahren von Norden her entlang der Ostküste besiedelt (Kalibration nach der Festlandsabtrennung von Kangaroo-Insel), eine an sich schon unhaltbare Hypothese, der nun durch den gänzlich von *varius* verschiedenen und zu einer ganz anderen Art weisenden Hemipenis von *V. indicus* (s. unten) der Boden entzogen wird. Auch die Hypothese von Mertens (1942, 1958) einer engen bis sogar konspezifischen Beziehung von *V. varius* zu *V. giganteus* kann nun als endgültig falsifiziert gelten.

Eine besonders krasse Fehlklassifikation war die Einordnung von *V. mitchelli* in die typische Untergattung durch Mertens (1958). Dies wurde bereits von King & King (1975) erkannt, die die karyologische Beziehung zur *Odatia*-Gruppe richtig deuteten. Der Hemipenis entspricht dieser Einordnung, weshalb hier die offizielle und formale Überstellung des Mitchell-Warans in das genannte Subgenus vorzuschlagen ist:

Varanus (Odatia) mitchelli Mertens, 1958. Er wird im Zusammenhang mit den anderen *Odatia*-Arten weiter unten zu diskutieren sein.

King & King (l.c.) sowie Holmes et al. (1975) hatten also recht, wenn sie die Untergattung *Varanus* als ein unnatürliches und paraphyletisches Taxon bezeichneten. Mit *V. komodoensis*, *V. salvator*, *V. varius* und der *gouldii*-Gruppe (*V. giganteus*, *rosenbergi*, *gouldii*, *spenceri*, *mertensi*) enthält es bereits vier Evolutionslinien, denen Eigenständigkeit zukommt, von denen aber nur *V. salvator* autapomorph nach Hemipenismerkmalen definierbar ist. Eine weitere aberrante Linie stellt *V. indicus* dar, dessen sehr asymmetrischer Hemipenis mit allen Details (schräger Sulcus in nur einen der beiden Loben, 1 breites, gekerbtes, und 1 mehrspitziges Hemibaculum) auch bei *V. prasinus* verwirklicht ist, einer Art, die vor allem aufgrund ihres drehrunden Schwanzes bisher in die Untergattung *Odatia* gestellt wurde (Mertens 1942, 1963). Am synapomorphen Charakter dieser Übereinstimmungen kann kein Zweifel bestehen, und beide — zoogeographisch wallacischen (!) — Arten sind, sicher zusammen mit dem *indicus*-Verwandten *V. karlschmidti* aus Neuguinea, als eine ökologisch divergente, aber monophyletische Einheit aufzufassen, für die der Subgenusname *Euprepiosaurus* Fitzinger, 1843 (Species typica *V. indicus*) zur Verfügung steht.

Natürlich wäre es wichtig, zur Absicherung dieses wegen der habituellen Verschiedenheit von Smaragd- und Pazifikwaran überraschenden Befundes den Karyotyp und die Isozyme auch von *V. prasinus* und *V. karlschmidti* kennenzulernen. Ein, wenngleich versteckter, Hinweis auf diese neue Gruppierung findet sich jedoch schon bei Mertens (1942), der den

Schädel von *V. prasinus* als dem von *indicus* ähnlich bezeichnet. Wenn übrigens Cogger & Heatwole (1981) *V. prasinus* völlig übergehen, liegt das daran, daß für ihn auch bei King & King (l.c.) keine Befunde vorlagen.

Im Gegensatz zu der typologisch einheitlichen, aber karyologisch, biochemisch und genitalmorphologisch so diversen Untergattung *Varanus* sensu Mertens (l.c.) erweisen sich seine typologisch diversen, artenarmen bis monotypischen Subgenera umgekehrt in den genannten Merkmalsgruppen als einheitlich. Dies kommt sowohl bei Holmes et al. (l.c.) als auch bei Branch (1982) und den Ergebnissen dieser Arbeit zum Ausdruck. *V. (Indovaranus) bengalensis*, *V. (Tectovaranus) dumerili* und *V. (Dendrovaranus) rudicollis* haben ähnliche Hemipenes mit der gemeinsamen, abgeleiteten dreieckigen, median tief konkaven Unterbrechungszone ihrer asulcalen Paryphasma-Reihen.

Die Daten von Holmes et al. (l.c.) und Branch (l.c.) stehen nicht im Widerspruch dazu, obwohl bei ersteren Autoren *dumerili*, bei letzterem *rudicollis* nicht einbezogen ist. Meine Schlußfolgerung ist daher, daß die drei monotypischen Subgenera zu hoch bewertet sind.

Doch auch die asiatische *Empagusia*-Art, *V. (E.) flavescens* (vgl. Mertens 1959 a), in ihren durchgehenden Paryphasmen ursprünglich geblieben, weist eine Gemeinsamkeit mit *V. (I.) bengalensis* auf, die man als Synapomorphie interpretieren kann, nämlich die weit aufs Pedicel reichende, sehr stachelige Integumentbeschuppung des Kloakenrandes. Auch eine Ableitung des aberranten *flavescens*-Hemibaculum aus einer *bengalensis*-artigen Ausgangsform erscheint denkbar. Sollte sich dieser Verdacht einer Monophylie von *V. bengalensis* und *V. flavescens* bestätigen, ergäbe dies eine perfekte Parallele zur Situation in Afrika, wo die zweite *Empagusia*-Art sich in mehrfach abgesicherter Weise als der nächste lebende Verwandte von *V. (Polydaedalus) niloticus* erweist (s. unten). Allerdings weisen nicht nur die sichere Synapomorphie zwischen *V. bengalensis*, *rudicollis* und *dumerili* auf eine abgesetztere Eigenposition des Gelbwarans hin, auch Auffenberg et al. (1988) nennen Sonderkennzeichen, unter Einschluß parasitologischer Kriterien, die sie eine monotypische Untergattung *Empagusia* für *V. flavescens* annehmen lassen.

Vorher wären allerdings noch die beiden monotypischen Untergattungen *V. (Psammosaurus) griseus* und *V. (Papusaurus) salvadorii* zu kommentieren. Letzterer hat einen ursprünglicheren, ungefähr symmetrischen Hemipenis mit durchgehender Paryphasmen-Struktur. Deren Auflösung in zipfelartige Fransenreihen ist eine Autapomorphie, die die neuguineische Art mit keinem anderen Waran in engere Verbindung bringt. Genitalmorphologisch ist daher die eigene Untergattung *Papusaurus* zu unterstützen. Ähnliches gilt für *Psammosaurus*. Der sahara-sindische und damit als einziger Waran auch die Paläarktis berührende *V. griseus* kann derzeit ebenfalls mit keinem anderen rezenten Waran sinnvoll in Verbindung gebracht werden (Holmes et al. l.c., Branch l.c.).

Einer der eindruckvollsten Befunde von King & King (l.c.) sowie Holmes et al. (l.c.) war, daß die beiden Warane des tropischen, subsaharischen Afrika (*V. exanthematicus* und *V. niloticus*) einen abgeleiteten LDH-B₄-Phänotyp (B₄1) und einen ebenfalls sicher abgeleiteten Karyotyp (F nach King & King l.c.) gemeinsam haben. Branch (l.c.) betonte, daß auch hemipenismorphologisch die afrikanische *Empagusia*-Art (von ihm konstant falsch als *Empangusia* bezeichnet) nichts mit der asiatischen zu tun habe. Ihm fiel aber nicht auf, daß

die asymmetrische Hemibaculum-Ausformung von *V. exanthematicus* bis ins Detail mit der von *V. niloticus* homologisierbar ist. Die ursprünglichere Situation zeigt letzterer. Der „Fausthandschuh“ mit seinem „Daumen“ (vgl. Abb. 51) entspricht in der Zweiteilung genau dem entsprechenden, aber reduzierten Element bei *exanthematicus* (Abb. 50). Dasselbe gilt für das andere, bei *niloticus* stumpf gezähnte Hemibaculum mit einem größeren, breiteren „Zahn“ und mehreren kleineren (Abb. 51 a'). Entsprechend ist dies in gestauchter Form bei *exanthematicus* zu beobachten. Ebenfalls ursprünglicher ist der Nilwaran durch stark entwickelte Paryphasmen, deren asulcale vollständige mediane Längsteilung in zwei getrennte Felder jedoch seine eigene spezifische Autapomorphie ist (vgl. auch Branch l.c.). Die Hemipenismorphologie belegt also nicht nur den diphyletischen Charakter von *Empagusia*, sondern demonstriert auch die Monophylie von Nil- und Steppenwaranen, die erst in Afrika aus einer gemeinsamen Stammform entstanden und sich dann in die aquatische bzw. terrestrische Nische einpaßten. Der lateral komprimierte Ruderschwanz des auch Halbwüsten besiedelnden Steppenwarans ist also das irreversible Erbstück eines semiaquatischen gemeinsamen Vorfahren mit *niloticus*. Trotz der dargelegten Gemeinsamkeiten reflektieren die genitalmorphologischen Unterschiede auch die (phylo)genetische Distanz beider. Eine gemeinsame Untergattung *Polydaedalus* wird der Verwandtschaftssituation gerecht (*Empagusia* ist primär auf *V. flavescens* bezogen).

Als letzte Artengruppe bleibt das Subgenus *Odatia* zu erörtern. Die Ausgliederung der großwüchsigen Art *V. prasinus* in eine mit *V. indicus* gemeinsame Untergattung *Euprepiosaurus* wurde bereits besprochen, die Überstellung von *V. mitchelli* in *Odatia* ebenfalls vollzogen. Die karyologisch und im LDH-B₄-Phänotyp einheitlichen *Odatia*-Arten (n=7 bei Holmes et al. l.c.) sind genitalmorphologisch ebenso divers wie die Großwarane, und die Variation der Einzelmerkmale weist bemerkenswerte Parallelen auf. Die ursprünglichste Situation ist bei *V. primordius* (Abb. 63) verwirklicht, der einen symmetrischen Hemipenis mit zwei gleich großen, im Querschnitt runden, fest verknöcherten Hemibacula besitzt. Seine Paryphasmen sind schwach differenziert. Ebenfalls in etwa symmetrisch sind Organ und Hemibacula nach Branch (l.c.) bei *V. tristis*. Eine zwar symmetrische, aber krasse Transformation zeigen die Hemibacula von *V. acanthurus* (vgl. auch Branch l.c.), die von flach-dreieckiger Gestalt mit gesägter Innenkante sind. Eine Ähnlichkeit hiermit weist offenbar nur *V. glebopalma* auf, dessen dreieckig-flache Hemibacula aber sehr verschieden lang sind (Branch l.c.). Ob die Verbreiterung der Hemibacula bei diesen externmorphologisch recht verschiedenen Arten parallel oder synapomorph ist, kann noch nicht sicher gesagt werden. Alle übrigen *Odatia*-Arten stimmen mit *V. primordius* darin überein, daß ihre Hemibacula im Querschnitt runde Knochenstäbe sind (symplesiomorph für die Gruppe?). Die Abwandlungen betreffen die Reduktion eines der beiden (*V. brevicauda*, *V. eremius*, *V. timorensis similis*, *V. caudolineatus* und *V. gilleni*) bis hin zum Verschwinden auch des zweiten Hemibaculum (*V. mitchelli*). Auch hier wäre es voreilig, alle genannten Arten mit einem reduzierten Hemibaculum für synapomorph miteinander verbunden zu halten. Dies hieße, daß der stark von *V. t. timorensis* abweichende *V. t. similis* nicht mit ersterer Form, sondern mit den anderen genannten Arten primär verwandt sein müßte. Im Falle des Artenpaares *caudolineatus/gilleni* stützt jedoch korrelierte externmorphologische und ökologische Evidenz, daß die gleichartige Hemibaculum- und Paryphasma-Ausbildung beider tat-

sächlich synapomorph ist. Bei den anderen Arten kann die Möglichkeit einer multiplen einseitigen Hemibaculum-Reduktion nicht ausgeschlossen werden. Eine Sonderstellung nimmt durch die fast völlige Reduktion beider Hemibacula und die irregulär aufgelösten Paryphasmen-Rudimente *V. mitchelli* ein. Der ihm externmorphologisch bis auf die Schwanzform höchst ähnliche *V. semiremex* ist leider genitalmorphologisch noch unbekannt.

III. Beziehungen im spezifischen und infraspezifischen Bereich

Anschließend soll noch die Problematik genitalmorphologischer Variation erörtert werden, die bei verschiedenen Unterarten derselben Art auftritt. Wie schon im Allgemeinen Teil dieser Arbeit ausgeführt, sind nach aller bisheriger Kenntnis die Genitalstrukturen innerartlich konstant. Bei den Waranen haben dies hier *V. salvator* und *V. prasinus* demonstriert: ersterer in seinen nominellen, von Sri Lanka bis zu den Philippinen reichenden Unterarten *salvator* und *marmoratus*, letzterer durch die beiden immerhin ganz Neuguinea umfassenden Unterarten *prasinus* und *kordensis*.

Doch erwiesen sich Unterarten anderer Warane als genitalmorphologisch heterogen. Von den Großwaranen waren dies *V. gouldii*, *V. bengalensis* und *V. exanthematicus*, von den Zwergwaranen *V. timorensis*.

— *V. gouldii*. Der Goulds-Waran wurde früher (Mertens 1963) in drei Unterarten gegliedert, von der eine (*rosenbergi*) inzwischen von Storr (1980) wegen breiter unvermischter Sympatrie mit *gouldii* zur Art erhoben wurde. Daß dies auch genitalmorphologisch (Asymmetrietrend) begründbar ist, wurde bereits dargestellt. Überraschend ist jedoch, daß der von Storr (l.c.) als „desert variant“, d.h. als Standortform mit *g. gouldii* synonymisierte *V. g. flavirufus* einen zwar leichten, aber deutlichen Hemipenisunterschied zum ostaustralischen *gouldii* zeigt. Diesen Unterschied (geteilte distale Paryphasmen) teilt er interessanterweise mit den westaustralischen Stücken, die Branch (l.c.) untersuchte. Es ist also möglich, daß die Begründung für die Unterart *flavirufus* durch Mertens (1958) heute zwar invalide ist, daß aber die Form als eigenständiges Taxon „trotzdem“ existiert und der Name *flavirufus* auf alle westaustralischen Populationen ausgeweitet werden müßte. Was das disjunkte Areal (Stirling Range im Südwesten, Kangaroo-Insel im Südosten Australiens) von *V. rosenbergi* angeht, so eröffnet die Untersuchung des Hemipenis auch die rasche Klärungsmöglichkeit der Zugehörigkeit für *rosenbergi*-artige Phänotypen außerhalb seines Areals, wie z.B. das bei Schmida (1986) abgebildete Tier aus der Nähe von Sydney.

— *V. bengalensis*. Der Bengalwaran, nach Gray (1870) und Branch (1982) anhand derselben indischen Stücke durch sehr grobe, lange Endzapfen seiner Hemibacula charakterisiert, zeigt diese Besonderheit in Südostasien nicht. Die Stützknochen weisen dort, wie mein Material zeigte, konstant nur pustelartige Terminalbuckel auf. Exemplare aus Bengalen und Burma müßten auf Übergänge geprüft werden, um zu klären, ob der südostasiatischen Unterart *V. b. nebulosus* eventuell ein höherer Rang zusteht.

— *V. exanthematicus*. Die von Branch (1982) dokumentierten Hemipenes dieser Art unterscheiden sich von den hier von mir beschriebenen deutlich. Die Hemibacula sind länger und die Paryphasmen sind weitaus stärker differenziert. Branch (l.c.) lagen nur südafrikanische

Stücke, also *V. e. albigularis*, mir nur westafrikanische (*V. e. exanthematicus*) vor. Da, wie oben ausgeführt, die Situation bei *V. e. exanthematicus* als Apomorphie gegenüber der bei *V. niloticus* gedeutet wurde, muß die Merkmalsausprägung, die Branch (l.c.) für *albigularis* berichtete, weil *niloticus*-ähnlicher, ursprünglicher sein. Zusammen mit den externmorphologischen Unterschieden zwischen dem nördlichen und dem südlichen Steppenwaran halte ich Artstatus für *albigularis* für angemessen. Zu klären bliebe dann der Status von *V. e. angolensis* und *V. e. microstictus* aus Angola bzw. Ostafrika, die aber beide sehr wahrscheinlich zu *albigularis*-Unterarten würden (zu ihren Affinitäten vgl. Mertens 1942). Zu klären ist in diesem Zusammenhang ebenfalls der ganz kürzlich neu entdeckte Großwaran aus der *exanthematicus*-Gruppe aus Arabien (Böhme et al. 1987).

— *V. timorensis*. Auch die Zwergwarane der *Odatia*-Gruppierung geben mit *V. t. similis* ein Beispiel innerartlicher Variation der Hemipenis-Ausformung. Die auch von Branch untersuchte nordaustralische Unterart des Timor-Warans (l.c.: fig. 6 C, D) weicht so stark von der Nominatform ab, daß auch er meint, „there must exist doubts as to whether *similis* and *timorensis* are conspecific”. Obwohl Storr (1980) *similis* als jüngeres Synonym zu *scalaris* aus Nordwestaustralien führt, behalte ich den Namen hier bei, da auch Cogger (1983) und Cogger et al. (1983) ihn nach wie vor benutzen. Ich gebrauche ihn jedoch gemeinsam mit Branch (l.c.) im Artstatus: *Varanus similis*.

IV. Übersetzung der Ergebnisse in ein Kladogramm

Angesichts der guten Materialrepräsentation in dieser Familie ist es möglich, wie bei den Chamäleons (Klaver & Böhme 1986) die genitalmorphologischen Ergebnisse in ein Kladogramm zu übersetzen (Abb. 55). Hierin kommt zum Ausdruck, daß die Variabilität der Hemipenismerkmale der Warane weit größere (phylo)genetische Distanzen anzeigt, als es die Klassifikation in nur eine einzige Gattung durch Mertens (1942, 1963) ausdrückt. Es ergibt sich, daß die hierarchischen Verzweigungen zwischen den Kategorie-Ebenen Art und Familie so komplex sind, daß ein konsequentes phylogenetisches System über die Untergattungsebene hinaus die Gattungs- und Unterfamilienebene berücksichtigen muß. Bevor jedoch diese Gliederung auch in eine — folgenreiche — nomenklatorische Neuorganisation der Varanidae umgesetzt werden kann, müssen

1. die aus Abb. 55 ersichtlichen Apomorphielücken (= gestrichelte Linien) durch Herbeiziehung anderer Merkmalsgruppen geschlossen und
2. die noch mehrere Arten umfassenden Endlinien durch weiteres Untersuchungsmaterial feiner aufgefächert werden.

Immerhin ist aus dem Kladogramm bereits jetzt abzulesen, daß

1. die unterste Dichotomie zu zwei auch zoogeographisch schlüssigen Einheiten (Unterfamilien) führt, und daß
2. die zeitliche weitere Verzweigungsfolge auch die grundsätzliche geographische Dispersionsrichtung der Familie von einem indoaustralischen Zentrum aus zu den peripheren Bereichen des Gesamtareals sinnfällig wiedergibt.

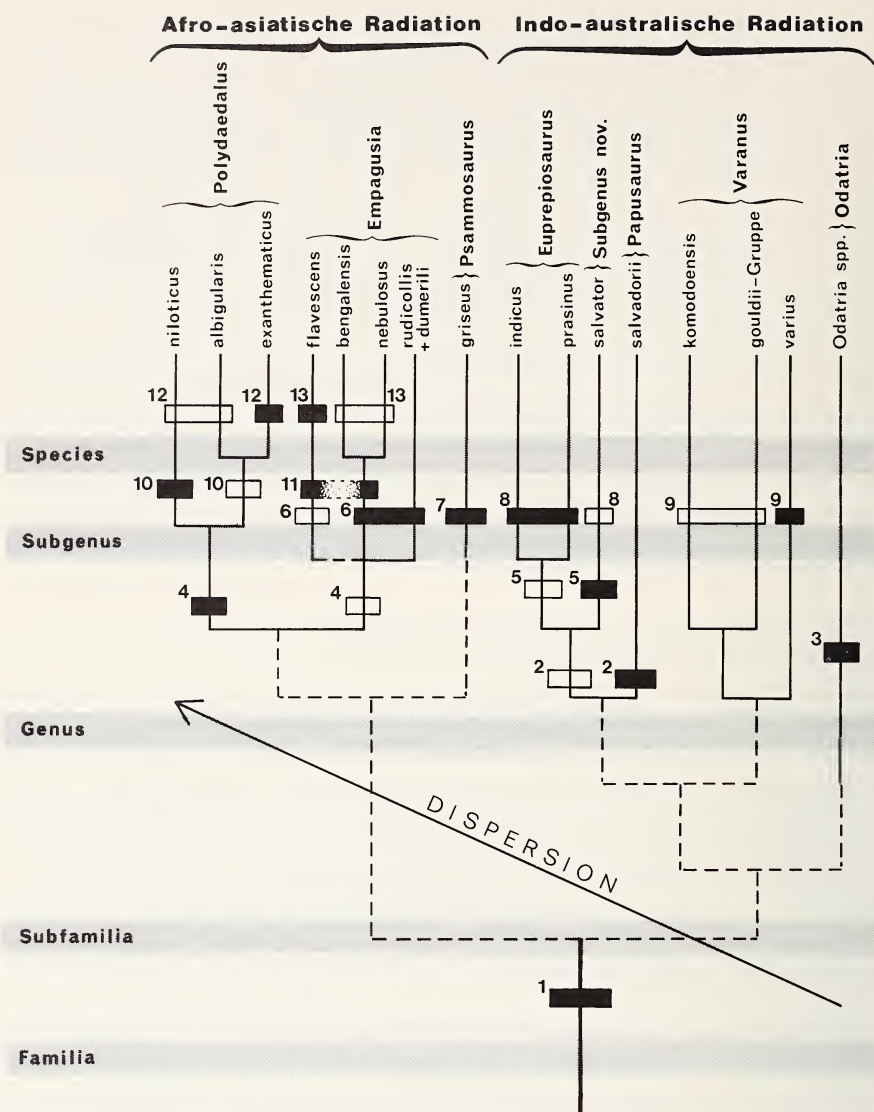


Abb. 55. Kladogramm der Varanidae auf der Basis der untersuchten Hemipenism Merkmale. Offene Rechtecke — pleiomorphe, schwarze Rechtecke — syn- und autapomorphe Merkmalszustände. 1: Hemibacula; 2: lange Paryphasmenzipfel; 3: stabförmige Hemibacula; 4: spezifische Asymmetrie der Hemibacula; 5: Asymmetrie der Hemibacula, Verschiebung der Paryphasmenfelder; 6: dreieckige Paryphasmenlücke; 7: sichelförmige Hemibacula; 8: asymmetrische Hemibacula, Sulci und Loben; 9: Reduktion und Verlagerung der Hemibacula nach basal; 10: komplette Längsteilung der Paryphasmen; 11: Integument am Pedicel; 12: Paryphasmenreduktion; 13: hakenförmige Hemibacula.

Lanthanotidae

Systematische Situation

Als Steindachner (1878) den merkwürdigen Taubwaran (*Lanthanotus borneensis*), eine der größten herpetologischen Seltenheiten, entdeckte, erkannte er gleich dessen Sonderstellung und wies ihm eine eigene Familie zu. Diese Klassifikation ist bis heute nicht angefochten worden*), auch bestand Einigkeit über die enge Beziehung zwischen *Lanthanotus* und den Platynota, speziell zu *Varanus*. McDowell & Bogert (1954) widmeten ihre klassische Studie dem Taubwaran und schlossen, „that *Lanthanotus* is not a primitive pre-platynotan intermediate between the Helodermatidae and the Varanidae, but rather is an advanced and specialised platynotan lizard.“ Die relativ engere Verwandtschaft zu *Varanus* als zu *Heloderma* kommt auch bei Dowling & Duellman (1978) und Rieppel (1980b: fig. 14) zum Ausdruck.

Bisherige genitalmorphologische Ergebnisse

Die publizierte Information über den Hemipenis von *Lanthanotus* (Branch 1982) geht in erster Linie zurück auf ein unpubliziertes Manuskript von McDowell über die Weichteilanatomie der Art, einschließlich einer hervorragenden Zeichnung des Hemipenis. Sowohl McDowell's (unpubl.) Beschreibung als auch die Abbildung, basierend auf FMNH 148589, sind bei Branch (l.c.: fig. 8) in extenso dargestellt, ergänzt durch ein von ihm seziiertes invertiertes BM-Exemplar. Der bemerkenswerteste Befund ist, daß außer zwei deutlichen Paryphasma-Feldern („two patches of transverse flounces“) auch zwei „apical callosities form a pair of hard pallets at the tip of the organ“, an einer Stelle, wo Branch (l.c.) bei dem Londoner Exemplar „horns“ wahrnahm. Mit Recht homologisierte er diese Strukturen mit den apicalen Verknorpelungen bzw. Verknöcherungen der Varanidae. Ihre unterschiedliche Ausbildung deutete er als saison- oder altersbedingt.

Eigene Befunde

Bereits 1979, also einige Zeit vor Erscheinen von Branch's (1982) Arbeit, hatten mir die Kuratoren des Field Museums in Chicago das mit ausgestülptem Hemipenis präparierte Männchen FMNH 148589 (Sungai Pesu Camp, 4th Division, Sarawak (Borneo)/ Malaysia) ausgeliehen und mir auch eine Kopie der McDowell'schen Zeichnung (fig. 8 bei Branch l.c.) zur Verfügung gestellt. Dabei wurde nicht klar, daß S.B. McDowell eben diese Abbildung plus zugehörigem Manuskript an W.R. Branch zur Benutzung weitergegeben hatte. Ich konnte mich daher nur darauf beschränken, das Präparat aus eigenem Augenschein kennenzulernen, wobei ich alle von Branch (l.c.) zitierten Beobachtungen McDowell's präzise bestätigt fand.

Diskussion

Die Schlußfolgerung aus den Hemipenismerkmalen der letzten hier behandelten und nur

*) Lediglich Pregill et al. (1986) stufen *Lanthanothus* als Unterfamilie der Varanidae ein.

eine Art umfassenden Familie Lanthanotidae lautet folgendermaßen: Durch den Besitz von apicalen „callosities“ bzw. „horns“, in diesem Falle knorpelig bleibenden Homologa der varaniden Hemibacula, ist *Lanthanotus* 1. synapomorph mit den Waranen verbunden, seine Zugehörigkeit zu den Platynta ist damit zusätzlich abgestützt. 2. erweist er sich innerhalb dieser Gruppe als den Waranen eindeutig näher verwandt als den Helodermatiden, wodurch die Auffassung von Dowling & Duellman (1978) sowie von Rieppel (1980) bestätigt wird.

SPEZIELLE SCHLUSSFOLGERUNGEN

Nachdem die taxonomischen und phylogenetischen Aspekte, die sich aus der genitalmorphologischen Bearbeitung der einzelnen Gruppen ergeben haben, für diese bereits unter jeder Familienüberschrift diskutiert worden sind, sollen im letzten Teil dieser Arbeit noch einige familienübergreifende Gesichtspunkte dargestellt werden.

Diagnostische Aspekte

Die Konstanz von Hemipenismerkmalen, speziell von solchen, die als Synapomorphien für bestimmte Gruppen erkannt worden sind, erlaubt natürlich auch ihren Einsatz als Diagnose- oder Bestimmungsmerkmal. Im Bereich der höheren Kategorien heißt dies, daß ein mit Calyces ausgestatteter Hemipenis nur soweit zur Gruppencharakterisierung benutzt werden kann, wie die Calyces ein synapomorphes Merkmal sind, also nur für die Familienbündel der Iguania und der Gekkota. Entsprechendes gilt für die Plicae der scincomorphen und die Paryphasmen der anguimorphen Familien, obwohl hier durch die Einlagerung von kalkigen Stützelementen (manche Microteiiden) in Plicae einerseits oder durch Reduktion solcher Stützstäbe (manche *Varanus*-Arten) andererseits eine sekundäre Ähnlichkeit und Verwechslungsgefahr bestehen kann, wie sie sich auch in der uneinheitlichen Terminologie des einschlägigen Schrifttums (vgl. die entspr. Abschnitte oben sowie S. 152 f.) manifestiert hat.

Die diagnostische Bedeutung syn- oder autapomorpher Strukturen gilt natürlich ebenso bei systematischen Gruppierungen niedrigeren Kategorienranges bis hinab zur Art. Sie wird aber nur in solchen Fällen interessant und bedeutungsvoll, wo die zu identifizierenden Arten als spezialisierte Lebensformtypen in ihrer Gestalt so determiniert sind, daß sie sich strukturelle externmorphologische Abweichungen nicht leisten können. Dies trifft besonders auf die Chamäleons zu. Und in der Tat lassen sich für nah verwandt oder artgleich gehaltene Taxa wesentlich leichter an ihren Hemipenisstrukturen als an ihren äußeren Merkmalen unterscheiden. Als Beispiele mögen *Chamaeleo gracilis* und *C. senegalensis* dienen, die in den Sammlungen häufig fehlbestimmt bzw. verwechselt sind. Das eindeutige Feldmerkmal grell orangefarbener (*gracilis*) versus grauer (*senegalensis*) Kehlschuppenzwischenhaut ist für Alkoholmaterial unbrauchbar, die winzigen, rudimentären Occipitallappen von *gracilis* werden oft übersehen (Böhme 1978). Völlig eindeutig ist dagegen der genitalmorphologische Unterschied mit vier Paaren Rotulae bei *C. gracilis* gegenüber fünf Paaren bei *senegalensis*, bei dem das asulcale Paar dazu noch stark verlängert und nach innen orientiert ist

(Klaver & Böhme 1986: fig. 6). Ebenfalls von *C. senegalensis* durch nur acht Rotulae ist *C. laevigatus* unterschieden, eine Form, die lange als östliche Unterart ersterer galt (Klaver & Böhme l.c.). Diese Beispiele ließen sich bei Chamäleons beliebig vermehren, ich komme auf sie noch einmal unter zoogeographischem Aspekt (S. 11.) zurück.

Als von wesentlicher diagnostischer Bedeutung erwiesen sich Hemipenismerkmale auch bei den hier besonders gut untersuchten Lacertiden (S. 89). So konnte ich früher aufgrund von Stachelepithelpreparaten zeigen, daß eine als *Lacerta monticola* bestimmte Eidechsenserie in Wirklichkeit zu *Podarcis muralis* gehörte (Böhme 1971); die oft täuschende Ähnlichkeit von Vertretern beider Gattungen drückte sich ja u.a. auch darin aus, daß Boulenger (1920) sie als „varieties“ einer einzigen Art auffaßte. Auch innerhalb der Gattung *Acanthodactylus* gibt es Formen, die einander — durch Besetzung entsprechender Nischen — so täuschend ähnlich sind, daß die zuverlässigste Bestimmungsmethode die nach der Armaturausformung am Hemipenis ist (z.B. *A. opheodurus* versus *A. boskianus* in Arabien: Arnold 1983). Vergleichbar ist die Situation in der Gattung *Mesalina* (Arnold 1986).

Aus den Abbildungen 45 — 64 ist ersichtlich, daß nicht nur die Hemipenes selbst, sondern auch die Formen der Hemibacula hohe diagnostische Eignung haben, auch dies in Analogie zu den Bacula der Säugetiere.

Diese wenigen, ebenso auch in anderen Familien auffindbaren Beispiele sollen zeigen, daß die Genitalmerkmale der Squamata durchaus eine ähnliche diagnostische Bedeutung haben können, um Taxa zu identifizieren, wie in der Wirbellosen- (besonders Arthropoden-)kunde auch, wo sie oft unverzichtbar für den Systematiker sind.

Zoogeographische Aspekte

Als besonders augenfällig erwiesen sich über die diagnostische Bedeutung hinaus die Hemipenisunterschiede zwischen afrikanischen Chamäleons auf der einen Seite und madagassischen auf der anderen. Hierzu bestanden zwei konkurrierende Hypothesen:

1. die von Hillenius (1959, 1963), nach der die typologische Ähnlichkeit zwischen Artenpaaren Afrikas und Madagaskars mit wiederholten Verdriftungen in der einen oder anderen Richtung erklärt wurde.
2. die von Klaver (1977, 1981), der aufgrund lungenmorphologischer Untersuchungen argumentierte, die Chamäleons Afrikas und Madagaskars hätten Eigenentwicklungen und unabhängige Radiationen durchlaufen, seit die Insel sich gegen Ende der Kreide vom Kontinent trennte.

Die genitalmorphologischen Ergebnisse von Klaver & Böhme (1986) stützten ganz eindeutig die zweite Hypothese. Ein Beispiel eines solchen afro-madagassischen Artenpaares soll hier als zoogeographischer Modellfall näher ausgeführt und illustriert werden.

Chamaeleo fischeri aus Ostafrika (von Klaver & Böhme l.c. in das Genus *Bradypodion* überstellt) ist durch einen markanten, knöchernen, paarigen und beschuppten Schnauzenfortsatz der Männchen ausgezeichnet. Er kommt ihm aber nicht allein zu, sondern auch dem nah verwandten *Bradypodion tavetanum*. Auf Madagaskar besitzt *Chamaeleo* (inzwischen *Furcifer*) *bifidus* im männlichen Geschlecht einen identischen Kopfschmuck (Abb. 56 a, b).

In dieser frappierenden phänetischen Ähnlichkeit, die sich in entsprechender Weise auch zwischen *C. tenuis* (Afrika) und *C. nasutus* (Madagaskar) oder zwischen *C. xenorhinus* (Afrika) und *C. rhinoceros* (Madagaskar) wiederfindet, sah Hillenius (1959, 1963) die Hauptstütze für seine Migrations- bzw. Verdriftungshypothese.

Abb. 56 zeigt neben den Silhouetten eines *fischeri*- (ZFMK 7465) und eines *bifidus*- (ZFMK 20736) Männchens deren Hemipenes. Dabei zeigt sich, daß derjenige von *fischeri* dem plesiomorphen afrikanischen Typ mit vier wohlentwickelten, gesägten Rotulae entspricht. Der von *bifidus* dagegen weist mit zwei großen Pedunculi, zwei Paaren Auriculae sowie zwei „Papillenbüscheln“ (= „tufts of superimposed papillae“: Klaver & Böhme l.c.) sämtliche hochabgeleiteten Merkmale auf, die als Synapomorphien die Monophylie der von uns validierten madagassischen Gattung *Furcifer* belegen, einem hinsichtlich des Kopfschmucks der Männchen phänetisch vielfältigen Artenbündel. Das heißt, daß die verblüffende habituelle Ähnlichkeit zwischen *Bradypodion fischeri* und *Furcifer bifidus* reine Konvergenz aufgrund selektierter Nischenäquivalenz ist. Dieses Artenpaar ist ein eindrucksvolles Konvergenzbeispiel, da beide Arten sich externmorphologisch nur unwesentlich in der Ausbildung der Parietalcrista unterscheiden (Werner 1911).

Ein zweites Beispiel wäre das auf den Seychellen endemische *Chamaeleo tigris* (seit kurzem *Calumma tigris*: Klaver & Böhme l.c.), das aufgrund eines beschuppten Kehlläppchens von Hillenius (1959) in die Nähe afrikanischer Arten mit ähnlichen Kehlläppchen (*pumilus*-Gruppe in Südafrika, *C. eisentrauti* in Kamerun) gestellt wurde. Dies veranlaßte Cheke (1984), *C. tigris* als — erstaunlicherweise — einziges afrikanisches Element der Seychellen-Reptilien zu bezeichnen. Es ist daher merkwürdig, wenn Hillenius (1986) wegen dieser Zitierung seiner früheren Arbeit durch Cheke (l.c.) diesen nun neuerdings als Zeugen der Afrika-Beziehung von *C. tigris* anführt! In der Tat zeigen die hemipenalen Einzelstrukturen des Seychellen-Chamäleons klare Synapomorphien zu madagassischen Arten, die wir heute der Gattung *Calumma* zuordnen (Klaver & Böhme l.c.). Damit ist demonstriert, daß wiederum die außenmorphologischen Merkmale konvergent sind, die genitalmorphologischen dagegen den tiergeographischen Modellen der Seychellen-Fauna entsprechen.

Doch nicht nur die Inselbiographie kann in wichtigen Beispielen von der Hemipenismorphologie profitieren. Auch in Festlandsarealen ergeben sich Beispiele von heuristischem Wert. Wiederum Hillenius (1959) hatte die an Taxa der Artgruppe erarbeitete Eliminationstheorie von Reinig (1938) auf höhere Taxa übertragen. Er studierte die Verbreitung nicht von Arten, sondern von Merkmalen, die er ohne Rücksicht auf deren Polarität auswählte und benutzte. Die Zahl der ausgewählten Merkmale nahm nun von einigen Häufungszentren zur Peripherie des Gruppenareals hin ab, so daß, — in Anlehnung an Reinigs (l.c.) Theorie — die „merkmalsärmste“ Nordrandgruppe um *Chamaeleo chamaeleon* als die ursprünglichste angesehen wurde (Hillenius l.c.). Der lungen- und genitalmorphologische Vergleich ergab eindeutig, daß *C. chamaeleon* zu den am stärksten abgeleiteten Chamäleons gehört (Klaver 1981, Klaver & Böhme 1986). Es war also nicht nur die vorherige These widerlegt, sondern auch demonstriert, daß sich Modelle der Alpha- und Gamma-Systematik nicht ohne weiteres auf den Beta-Bereich übertragen lassen.

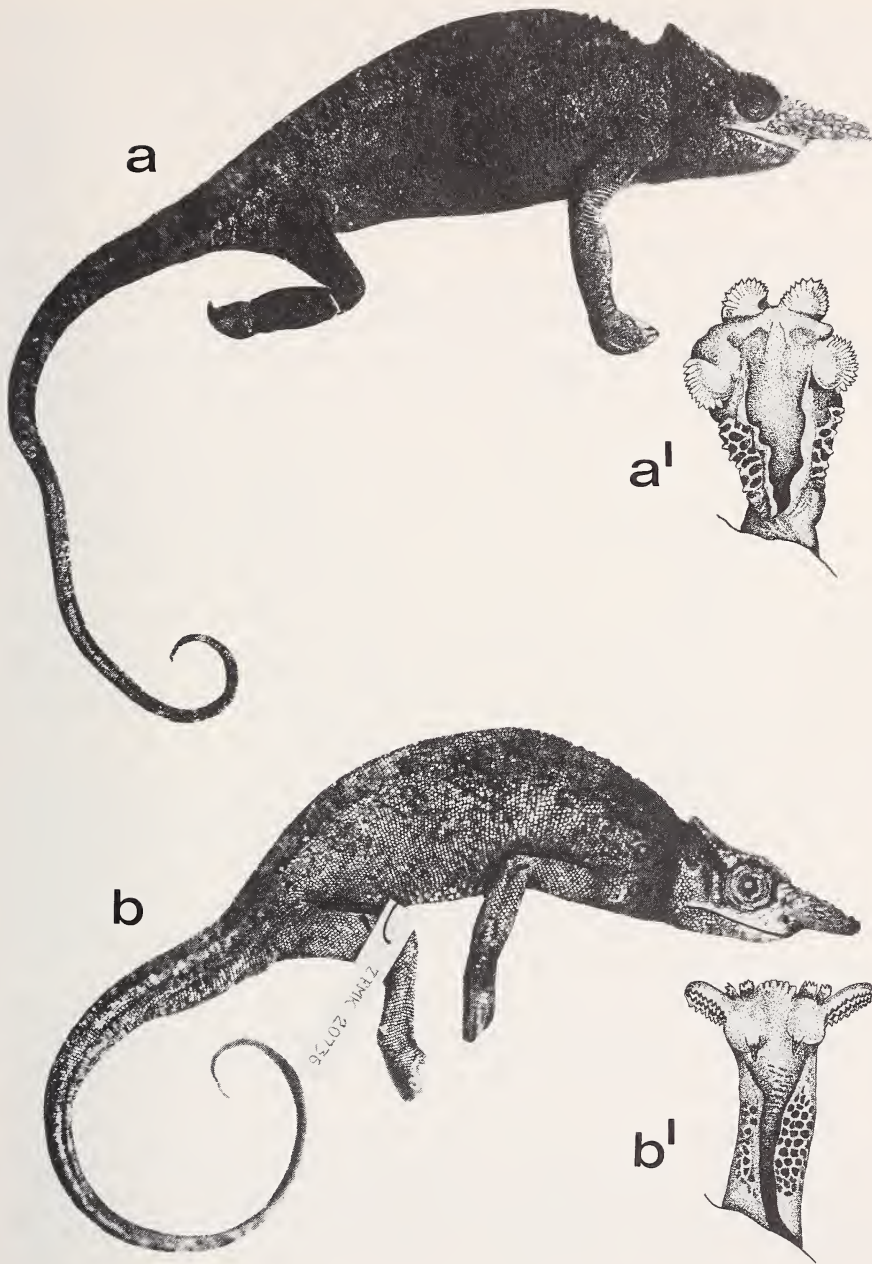


Abb. 56. Körpersilhouetten und Hemipenes von (a) *Bradypodion fischeri* (Afrika) und (b) *Furcifer bifidus* (Madagaskar). — Zeichn. der Hemipenes U. Bott (ZFMK); b' umgezeichnet n. Ramanantsoa (1978).

Die Schwerpunktgruppe Varanidae dieser Arbeit liefert ebenfalls Belege zu dieser Aussage. Die peripheren Warane im Norden (*V. griseus*), im Westen (*V. niloticus* und *V. exanthematicus*) und im Osten des Gruppenareals (*V. indicus* und *V. prasinus*) stellen die am meisten abgeleiteten Vertreter ihrer Familie dar (vgl. S. 113 f), so daß Dispersionsmodelle hier besser als Eliminationshypothesen der Zoogeographie und ihrer Kausalität gerecht werden (vgl. Abb. 56).

Paläontologische Aspekte

Daß überhaupt Organe der Weichteilanatomie unter paläontologischem Aspekt diskutierbar sind, überrascht zunächst. Denn die seit längerem bekannten Kalkstacheln der Schlangenhemipenes, die immerhin bei rezenten Arten zu einer schnellen Röntgendiagnostik des Geschlechts brauchbar sind (Baumgartner & Rübel 1984), sind nirgends fossil überliefert. Hemipenis-Verknöcherungen bei Echsen sind erst kürzlich als sicher nachgewiesen worden (der Gekkonide *Aristelliger*: Kluge 1982, sowie die Varanidae: diese Arbeit). Es mußte daher Deutungsschwierigkeiten verursachen, als Wild (1973) bei triassischen Giraffenhalsosauriern (*Tanystropheus longobardicus*) bei einem Teil der Individuen paarige akzessorische Knochen im Schwanzwurzelbereich fand (Abb. 57). Er deutete sie sehr vorsichtig als eventuelle „Peniselemente“, die dem Baculum der Säugetiere analog sein könnten.

Rieppel (1976) griff Wilds (l.c.) Befund auf und hielt eine Deutung der isolierten, paarigen Elemente als Postcloacalknochen für plausibler. Davon beeinflusst, gab auch Wild (1978) dieser Deutung den Vorzug, nachdem er entsprechende Knochen auch bei einem triassischen Flugsaurier (*Eudimorphodon ranzii*) entdeckt hatte. Bei seiner erneuten *Tanystropheus*-Bearbeitung (Wild 1980) blieb er bei dieser Hypothese.

Kurz vorher hatte Olsen (1979) bei einer von ihm neu entdeckten und mit *Tanystropheus* verwandten Gattung und Art (*Tanytrachelus anhyinis*) ebenfalls paarige „heterotopic bones“ bei ca. der Hälfte seiner Exemplare entdeckt, die Wild'sche Baculum-Hypothese aber verworfen, „since these structures are not found in other reptiles“. Zwar sah er ein, daß das Auftreten der Elemente bei nur der Hälfte seiner Exemplare geschlechtskorreliert sein müßte, doch ist seine Deutung weitaus abenteuerlicher: „It may be they served another function, such as support for an egg (embryo?) pouch in the female“.

In seiner Arbeit über die Kloakalknochen und -säcke der Gekkota, die auch zur Entdeckung von Hemibacula bei *Aristelliger* führte, bezeichnet Kluge (1982) die Knochenelemente der fossilen Prolacertiformes als Postcloacalknochen, als ob dies eine Tatsache wäre. Er übersieht dabei die von Wild (1978) entdeckten entsprechenden Knochen des Flugsauriers *Eudimorphodon*. Allerdings hält er sie im Vergleich zu den Gekkota (und den Xantusiidae: Rieppel 1976) für nicht-homolog. Bastinck (1986) übernimmt dies alles unreflektiert von Kluge (l.c.), schreibt ihm die Beobachtungen von Wild (1973) und Rieppel (1976) zu, erwähnt aber mit keinem Wort die von Kluge ebenda publizierte, auch in Bastincks Kontext wichtige Hemibacula-Entdeckung bei *Aristelliger*.

Neben der Natur der fossilen akzessorischen Knochen (Postcloacalknochen oder „Peniselemente“?) ist auch die Stellung der betroffenen Fossilien selbst strittig. Wild (1973, 1980) betrachtet sie als Prolacertiformes, die sich parallel zu den Eolacertilia im Übergang

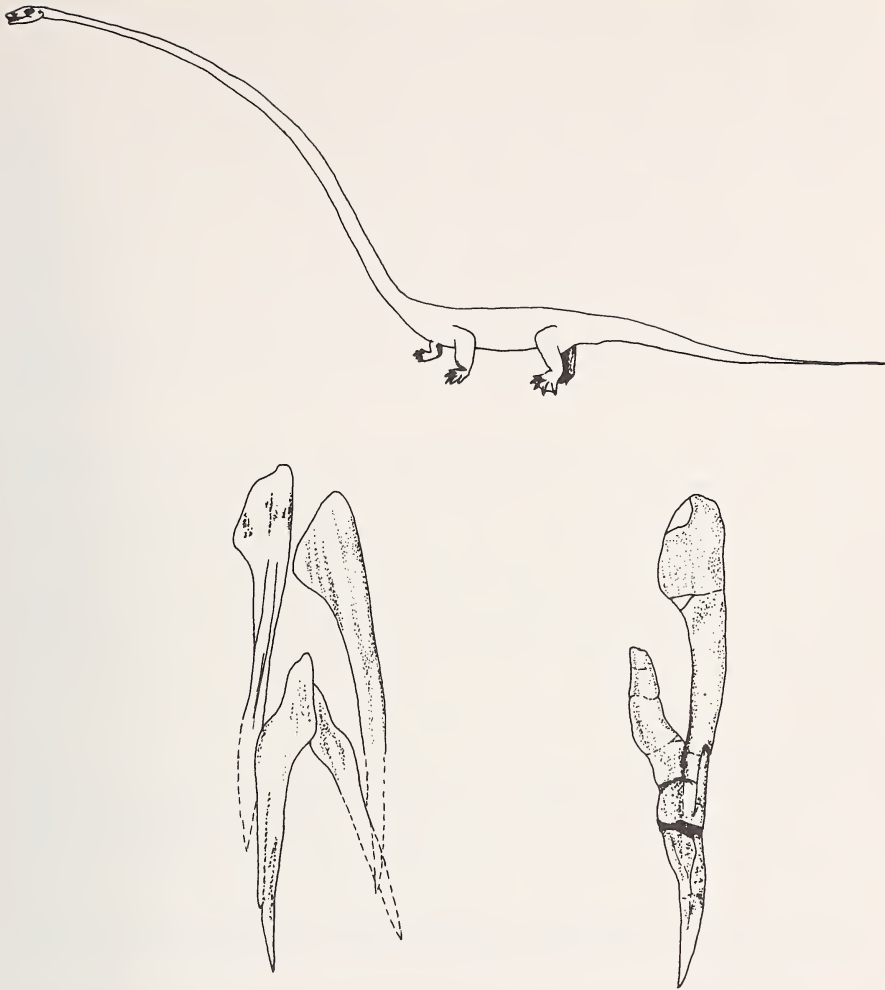


Abb. 57. Habitusskizze und (vermutliche) Hemibacula von *Tanystropheus longobardicus*. — Umgezeichnet n. Wild (1973) von U. Bott.

Perm/Trias aus den Eosuchia entwickelt hätten. Er deutet die Prolacertifomes als frühen Ast der Lacertilia. Olsen (1979) ordnet *Tanytrachelus* (Trias/Jura) zwar auch den Prolacertifomes zu, stellt jedoch letztere, in Einklang mit Carroll (1977), direkt zu den Eosuchia.

Was steuert nun die Hemipenismorphologie rezenter Sauria zu dieser Problematik bei? Zunächst widerlegt sie Olsens (l.c.) Aussage, daß baculumartige Verknöcherungen bei Reptilien nicht bekannt seien. Neben dem hier isoliert stehenden Gecko *Aristelliger* (Kluge 1982)

sind es vor allem die Varanidae, die durch ihre nachgewiesenen verknöcherten und als Hemibacula bezeichneten Stützelemente die primäre Hypothese von Wild (1973) wieder wahrscheinlicher werden lassen. Allerdings bedeutet dies natürlich keine Homologie der Verknöcherung selbst, aber es unterstreicht die Aussage von Wild (1973, 1978, 1980), daß das paarige Auftreten der Knochen — seien es Hemibacula oder Postcloacalknochen — in jedem Falle den Besitz paariger Begattungsorgane impliziert. Die Form der Knochen und ihre längsorientierte Ausrichtung im Skelett entsprechen meiner Ansicht nach mehr den Hemibacula, wie sie für *Aristelliger* (Kluge 1982: fig. 1 und 2) oder in den Aufhellungspräparaten von *Varanus prasinus* (diese Arbeit: Abb. 36) dargestellt sind. Da die beiden Spitzen des gabelförmigen Elementes von *Tanystropheus* craniad ausgerichtet sind, könnten sie der Verknöcherung eines sich apical aufgabelnden Retractormuskels entsprechen (vgl. Branch 1982). Die meist quer orientierten und auch relativ kleineren Postcloacalknochen der Gekkota (vgl. McDowell & Bogert 1954: fig. 16) weisen geringere strukturelle Ähnlichkeiten auf.

Das eben zitierte von Wild (1973) geäußerte und später (Wild 1980) wiederholte Argument, *Tanystropheus* sei **wegen** seiner paarigen Begattungsorgane ein Lacertilier gewesen, weicht sich durch die zwischenzeitlich von ihm selbst (Wild 1978) beim Flugsaurier *Eudimorphodon* entdeckte entsprechende Situation wieder auf. Wenn aber auch die Pterosauria paarige Begattungsorgane hatten, müße man für eine der wichtigsten Synapomorphien der Squamata eine dreimalige Entstehung annehmen, oder aber ihren apomorphen Charakter in Frage stellen. Beides hieße, daß die Monophylie der Sauria (Lacertilia) bzw. der Squamata weniger eindeutig wäre als bisher.

Phylogenetische Aspekte

Die meisten phylogenetischen Schlüsse aus meinen Befunde an den Hemipenes der Sauria habe ich bereits unter den einzelnen Familien diskutiert. Zu erörtern bleiben dabei vor allem diejenigen Fragen, die familien- bzw. gruppenübergreifende Probleme betreffen. Dies sind hauptsächlich:

1. die Frage nach der Aussagefähigkeit hemipenismorphologischer Merkmale im suprafamiliären Bereich, und
2. die Frage, warum sich bei manchen Gruppen externmorphologische Diversität genitalmorphologisch **nicht** widerspiegelt, bei anderen sich externmorphologische Einförmigkeit ebenfalls nicht widerspiegelt.

Zu 1. Ein wichtiges Ergebnis der vorangegangenen Analysen scheint mir die saubere terminologische Abgrenzung der verschiedenen Ornament-Ausformungen am Hemipenis der Echsen zu sein. Die grundlegenden drei Ornamentierungstypen des Schaft- und Truncusbereiches der Hemipenes waren die **Calyces**, wabenartige Vertiefungen, die durch erhabene Randleisten voneinander getrennt sind. Sie fanden sich bei den Iguanidae, Agamidae und Chamaeleonidae (zusammengefaßt als Infraordnung Iguania) sowie bei den Gekkonidae und Pygopodidae (Infraordnung Gekkota). Sie sind daher geeignet, die Monophylie beider Gruppen als ein einheitliches Taxon Ascalabota zu untermauern, wie Camp (1923) dies be-

reits getan hat. Der Besitz von **Plicae**, also von wulstigen Ringfalten, zeichnet die Familien Xantusiidae, Teiidae, Lacertidae, Cordylidae, Scincidae und Dibamidae aus, also jene, die allgemein als Scincomorpha zusammengefaßt werden. Ihnen schließen sich in diesem Merkmal auch einige Amphisbaenia an (Böhme, im Druck). Als abgeleitete, säumartig vorgewachsene und mit senkrechten Stützstreben versehene Wulstfalten kann man die **Paryphasmata** deuten, die die Anguidae, Anniellidae, eine der beiden Xenosauridengattungen, die Helodermatidae, Varanidae und Lanthanotidae auszeichnen, allgemein als Anguimorpha zusammengefaßt. Die von Camp (1923) vorgenommene Zusammenfassung von Scinco- und Anguimorpha zu einem eigenen Taxon Autarchoglossa, das er den Ascalabota gegenüberstellt, erscheint daher aus genitalmorphologischer Sicht bis heute gerechtfertigt.

Die Terminologie erleichtert aber auch, Transformationen der drei genannten Ornamenttypen besser zu erkennen und auch dann richtig zuzuordnen, wenn ihre Endresultate sich gegenseitig ähnlich sehen. So können z.B. die ursprünglich wabenartigen Calyces eine starke Querverbreiterung zeigen (vgl. figs. 4, 9, 11, 14 bei Klaver & Böhme 1986), so daß die begrenzenden Calyxleisten in ihrer Querverlängerung paryphasma-artig aussehen können. Auch die Plicae können sich, speziell bei Microteiiden, zu vorstehenden Säumen transformieren, die ein paryphasma-artiges Aussehen haben, verstärkt noch durch die Ausrüstung mit senkrechten Spiculae (vgl. S. 77). Umgekehrt können Paryphasmen Reduktionstendenzen zeigen, was sie im Erscheinungsbild einfachen Plicae ähnlich macht, z.B. bei *Varanus (Odatria)*-Arten (Abb. 55 und 64). Eine sekundäre Ähnlichkeit zwischen Paryphasmen und Calyces entsteht, wenn sich einerseits die senkrecht gegliederten Abschnitte eines Paryphasmas abschnüren und zipfelförmig vorwachsen, wie z.B. bei *Shinisaurus crocodilurus* (Abb. 41) und *Varanus salvadorii*; andererseits können zipflige Vorwachsungen an den Kontaktpunkten der Calyxleisten zu einem ähnlichen phänetischen Resultat führen, z.B. bei *Chamaeleo africanus* (fig. 3 bei Klaver & Böhme 1986). Entsprechend diesen Transformationen gehen auch die Termini „calyculate“, „plicate“, „lamellate“, „flounced“ im Schrifttum sehr durcheinander.

Ihre nunmehr klarere Fassung zeigt vor allem zwei wichtige Aspekte. 1. können in ihrer Stellung fragliche Gruppen wie die Xantusiidae (S. 74) sicherer klassifiziert werden, 2. kann aber auch der vielgestaltige Schlangenhemipenis (vgl. Dowling & Savage 1960) nicht ohne weiteres in genitalmorphologische Verbindung mit nur einer der verschiedenen Echsen Gruppen (z.B. Platynota: McDowell & Bogert 1954) gebracht werden. Gerade die Arbeiten über die stark von allen anderen Schlangen, sogar allen Squamaten (!), abweichenden Hemipenes der Blindschlangen (Leptotyphlopidae, Typhlopidae, Anomalepididae: Robb 1966 a, b, Myers & Trueb 1967) zeigen, daß unter phylogenetischem Aspekt auch die Hemipenismorphologie von Echsen einerseits und Schlangen andererseits neu zu diskutieren ist.

Zu 2. Wie bereits bei den Iguaniden diskutiert wurde, spiegelt die Genitalmorphologie besonders der Großleguane („iguanines“) die externmorphologische Diversität dieser Tiere nicht wider. Die Erklärung dafür wurde in der unterschiedlichen Selektionsbedingtheit bei der Merkmalsgruppen gesehen. In krassem Unterschied zu der Situation bei den Iguaninen zeigen unsere beiden anderen Schwerpunktgruppen Chamäleons und Warane schon inner-

halb einer Gattung (*Chamaeleo* bzw. *Varanus*) genitalmorphologische Divergenzen, die weit über das hinausgehen, was die verschiedenen Großleguane zwischen Gattungen zeigen! Zur Erklärung dieses Phänomens bieten sich folgende alternative Hypothesen an:

1. könnte man meinen, die Herausbildung genitalmorphologischer Unterschiede unterläge bei den Iguaninen einerseits, den Varaniden und Chamaeloniden andererseits einfach verschiedenen Parametern, die einen Vergleich beider Gruppen unzulässig machten. So wären die Großleguane eine radiierende Gruppe mit Boden-, Baum-, Wasser- und sogar Meeresbewohnern, während Chamäleons sämtlich hochspezialisierte, aber uniforme Lauerjäger, Warane dagegen generalisierte carnivore Laufjäger seien.

2. kann man annehmen, daß die beobachteten Unterschiede im Diversitätsgrad hemipenialer Strukturen bei allen Gruppen gleichermaßen ein vergleichbarer Anzeiger (phylo-)genetischer Distanz seien.

Gegen die erste Hypothese spricht, daß die mit den Leguanen näher verwandte Familie Chamaeleonidae trotz ihres hochspezialisierten Bauplanes sich externmorphologische Abweichungen in sexualdimorphen Kommunikationsmerkmalen der Männchen durchaus leistet, wie die Leguane auch, aber im Unterschied zu den Waranen.

Zugunsten der zweiten Hypothese ist anzuführen, daß einmal durch den zitierten (vgl. S. 46), Aufsehen erregenden Freilandbastard zwischen Galapagos-Landleguan und Meeresechse (Snell et al. 1984) belegt wird, daß der genetische Abstand zwischen den phänetisch und ökologisch so verschiedenen Großechsen relativ gering ist. Dies legt nahe, daß auch die anderen, hemipenismorphologisch uniformen, nur typologisch verschiedenen Großleguane als eigene Gattungen (*Iguana*, *Cyclura*, *Ctenosaura*) wahrscheinlich zu hoch bewertet sind.

Daß dies auch für andere Iguanidengattungen zutreffen könnte, demonstrieren die tropidurinen Genera *Plica*, *Uracentron* und *Uranoscodon*, die, zwar alle arboricol, dennoch verschiedene Nischen besetzen, so daß sie typologisch sehr verschieden wirken. Ihre abgeleiteten Hemipenes sind — synapomorph — fast identisch, so daß sie wohl, unter Einschluß von *Tropidurus* u.a., nicht stärker voneinander (phylo-)genetisch divergieren als etwa die madagassischen *Oplurus*-Arten (vgl. Abb. 67).

Umgekehrt erweisen sich die Chamäleons durch ihre Klassifikation in nur zwei Gattungen (*Chamaeleo* und *Brookesia*; Mertens 1966) als im Gattungsrang zu niedrig bewertet. Die genitalmorphologische Analyse unter Einbeziehung weiterer Merkmalsgruppen und zoogeographischer Zeiteichnungen (Trennung Madagaskars von Afrika) ermöglichte in diesem Falle die Reklassifikation in zwei Unterfamilien mit insgesamt sechs Genera (Klaver & Böhme l.c.).

Daß auch die dritte als genitalmorphologischer Schwerpunkt untersuchte Familie Varanidae mit nur einer einzigen Gattung zu niedrig bewertet ist, scheint augenfällig. Eine Rekonstruktion ihrer Phylogenese unter Einschluß weiterer Merkmalsgruppen und zoogeographischer Analysen wird sehr wahrscheinlich ergeben, daß einige der jetzt anerkannten Subgenera zu Gattungen aufgewertet werden müssen (s. Abb. 55).

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einem historischen Überblick zur Thematik wird im Allgemeinen Teil dieser Arbeit die Variabilität von Hemipenismerkmalen untersucht, wobei zwischen individueller, saisonaler, ontogenetischer, ökologischer und geographischer Variation unterschieden wird. Es zeigt sich, daß nur saisonale und altersbedingte Abwandlungen der Strukturen innerhalb von Arten konstatierbar sind, also bei Zugrundelegen gleich alter bzw. adulter Männchen derselben sexuellen Kondition (Paarungszeit) eine hohe Konstanz der Merkmalsausprägungen vorliegt.

Anschließend werden die funktionellen Aspekte der Genitalstrukturen diskutiert. Hierbei wird zwischen Reizfunktion, Halte- bzw. Klammerfunktion, dem Schlüssel-Schloß-Prinzip und möglicher Signalfunktion differenziert. Generell kann keiner dieser Funktionen Allgemeingültigkeit zugesprochen werden, nur in Einzelfällen sind funktionelle Erfordernisse des Festhaltens (beinlose Formen, speziell Giftschlangen) mittels Hemipenes demonstrierbar, in einem Falle auch eine optische Signalfunktion (Genitalpräsentieren).

Die Allgemeinen Schlußfolgerungen bewerten daher die Hemipenisstrukturen der Sauria aufgrund ihrer hohen Konstanz und ihrer geringen erkennbaren funktionellen Bedingtheiten als außerordentlich aussagekräftig für systematische und stammesgeschichtliche Fragen. Sie erklären die hohe innerartliche Konstanz durch hoch polygene Bedingtheit der Merkmale, ihre zwischenartliche Transformation mit dem auf Mayr (1963) zurückgehenden, von Arnold (1973) modifizierten Pleiotropiemodell. Hierzu werden zwei Beispiele pseudorthevolativer Transformationsreihen von Hemipenismerkmalen gegeben, die offenbar durch genetische Kopplung und Pleiotropie mit ökologischen Spezialisationsreihen korrelieren.

Der Spezielle Teil befaßt sich zunächst mit terminologischen Fragen und führt für die Abschnitte des Sauria-Hemipenis die lateinischen bzw. latinisierten Termini *Pedicel*, *Truncus* und *Apex* ein. Die drei hauptsächlichen Ornamentierungstypen des *Truncus* werden als *Calycles*, *Plicae* und *Paryphasmata* (letzterer Terminus neu für das englische „flounces“) bezeichnet. Schließlich wird für die bei den Varanidae entdeckten (und homolog auch bei *Lanthanotus*, analog bei dem Gekkoniden *Aristelliger* und den fossilen Prolacertifomes *Tanytropheus* und *Tanytrachelus*: Branch 1982, Kluge 1982, Wild 1973, Olsen 1979, vorhanden) internen Stützknochen im Hemipenis — in Analogie zum *Baculum* der Säugetiere — der Terminus *Hemibaculum* eingeführt. Dann folgt der durch die Abhandlung sämtlicher Echsenfamilien eingenommene Hauptteil:

Außer den gesondert bearbeiteten Hemipenes von 30 Arten der Familie Chamaeleonidae (Klaver & Böhme 1986) werden hier die ausgestülpt präparierten Hemipenes von 182 Arten (plus 5 Unterarten) aus 13 weiteren Echsenfamilien beschrieben: Iguanidae 40, Agamidae 39, Gekkonidae 11, Pygopodidae 4, Xantusiidae 1, Teiidae 23, Cordylidae 9 (1), Scincidae 17, Xenosauridae 3, Anguidae 8, Varanidae 22 (4), Lanthanotidae 1. Zusätzlich werden die übrigen Familien (nach dem System von Dowling & Duellman 1978), für die kein eigenes Material vorlag, nach Literaturunterlagen besprochen, so daß die Abhandlung auch als Übersichtsarbeit dienen kann.

Die sich aus den speziellen Familiendiskussionen ergebenden neuen Gesichtspunkte und Hypothesen eröffnen eine Vielzahl neuer Ansätze für künftige Arbeiten. Hervorzuheben sind von ihnen vor allem folgende:

1. Iguanidae

- Die Großleguane („iguanines“) *Iguana*, *Ctenosaura* und *Cyclura*, aber auch *Conolophus* und *Amblyrhynchus* werden als generisch zu hoch bewertet angesehen.
- Die Madagaskar-Leguane („oplurines“) *Oplurus* und *Chalarodon* werden als monophyletische Einheit bestätigt.
- Innerhalb der Basilisken („basiliscines“) steht *Laemactus Basiliscus* näher als *Corytophanes*.
- Unter den untersuchten „tropidurines“ erweist sich der *Liolaemus*-Verwandte *Phymaturus* als ursprünglichste Form. Eine abgeleitete Eigenlinie verkörpern die *Ophryoscoptes*-Arten, eine andere die westandinen *Tropidurus*-Arten. Die ostandinen *Tropidurus*-Arten zeigen sich dagegen mit den Gattungen *Plica*, *Uracentron* und *Uranoscodon* synapomorph verbunden, sind also als Gattung paraphyletisch.
- *Polychrus* weicht durch seinen grob bestachelten Hemipenis von sämtlichen anderen untersuchten Iguaniden völlig ab.

2. Agamidae

- Die Gattungen *Uromastix* und *Leiolepis* sind auch genitalmorphologisch als plesiomorphe Gruppierung zu kennzeichnen.
- Die Aufteilung der Gattung *Gonocephalus* durch Moody (1981) in eine östlich und eine westlich der Wallace-Linie lebende Gruppe bestätigt sich durch Hemipenism Merkmale. Die zur Westgruppe (*Gonocephalus* s. str.) gehörenden Arten wie z.B. *grandis* und *abbotti* erweisen sich trotz ihrer verschiedenen Nischenanpassungen als phylogenetisch eng verwandt.
- Als ebenfalls unnatürliche Gruppierung erweist sich *Calotes*. Die eine Fraktion (*Calotes* s. str.) mit indischem Verbreitungsschwerpunkt steht *Acanthosaura* nahe, die andere (*Bronchocela*) mit südostasiatischem Inselverbreitungsschwerpunkt zeigt Beziehungen zu den endemischen ceylonesischen Gattungen *Lyriocephalus*, *Ceratophora* und *Cophotis*.
- *Sitana*, *Otocryptis* und *Draco* stellen ein verwandtes Gattungsbündel dar.
- Aus der *Stellio*-Gruppierung fällt eine Art, *A. tuberculata*, heraus. Die übrigen Arten der Gruppe sind ihr genitalmorphologisch unähnlicher als den afrikanischen *Agama* (s. str.)-Arten.
- Die monotypische Gattung *Pseudotrapelus* (sensu Moody 1981) und die einzige untersuchte *Phrynocephalus*-Art nehmen in ihren Hemipenis-Merkmalen jeweils deutliche Sonderstellungen ein.

3. Gekkonidae

- In der afrikanischen Gekkoninae-Radiation zeigen sich zwischen *Tarentola* und *Geckonia* sowie zwischen *Pachydactylus* und *Phelsuma* jeweils recht deutliche Divergenz

- *Ptyodactylus* schließt sich den afrikanischen Gekkoninae eng an, so daß die Befunde eine Trennung Ptyodactylini versus Gekkonini nicht stützen.
- *Uroplatus* zeigt einen derartig abweichenden und aberrant ornamentierten Hemipenis, daß eine höhere Kategorie als die der Gattung angemessen erscheint. Seine genitalmorphologische Distanz von den Gekkoninae ist der von Chamäleons gegenüber Leguanen oder Agamen vergleichbar.
- Die neotropischen Gekkoninae sind alle durch deutliche Divergenzen voneinander getrennt, so daß sie wahrscheinlich aus keiner endemischen Radiation hervorgegangen sind.

4. Pygopodidae

- Die zwei verschiedenen Subfamilien zugeordneten Gattungen *Delma* und *Aprasia* zeigen außer gemeinsamer Calyxreduktion auch einen gemeinsamen Asymmetrietrend ihrer Hemipenes, so daß sie sich hier synapomorph verbunden darstellen.
- Generell erweisen sich die externmorphologisch einförmigen Pygopodidae als genitalmorphologisch sehr heterogen.

5. Xantusiidae

- Hemipenismorphologisch gruppiert sich die untersuchte Xantusiide klar zur Familiengruppe der Scinpomorpha und nicht der Gekkota.

6. Teiidae

- Die Entdeckung von mikroskopischem Stachelepithel auf den Hemipenisoberflächen macroteiid der Gattungen, das fakultative Auftreten von Spiculae bei microteiid den Gattungen und die Zwischenstellung der Gattung *Neusticurus* machen das Problem der teiid en Unterfamilien (Familien?) und ihr Verhältnis zu den Lacertidae schwieriger als vorher.
- *Cnemidophorus* erweist sich als paraphyletisch. Die nördlichen (nearktischen) Vertreter stehen *Ameiva* näher als den untersuchten neotropischen Arten derselben Gattung.
- *Cnemidophorus*, *Ameiva*, *Dicrodon*, *Kentropyx* und *Teius* lassen sich gemeinsam gegenüber *Callopistes* abgrenzen. Die Tribus Teiini und Tupinambini finden also eine genitalmorphologische Stütze.

7. Cordylidae

- Die gerrhosaurinen Genera *Gerrhosaurus*, *Zonosaurus* und *Tracheloptychus* lassen sich genitalmorphologisch synapomorph kennzeichnen.
- Auch für die Gesamtfamilie deuten sich Synapomorphien an, nur müssen erheblich mehr Cordylinen untersucht werden.

8. Scincidae

- Die relativ wenigen verfügbaren Arten geben Hinweise auf Paraphylie bei den Gattungen *Eumeces* und *Mabuya*, bei ersteren speziell zwischen neu- und altweltlichen Arten.
- Der hochspezialisierte Lygosomine *Cophoscincopus durus* ist synapomorph mit *Panaspis* verbunden.
- Die von Greer (1979) für *Leiopisma* in Australien postulierte Situation ist bei neukaledonischen Vertretern derselben Gattung nicht verwirklicht.

- *Amphiglossus* von Madagaskar und *Pamelaescincus* von den Seychellen stimmen im Bau ihrer Hemipenes überein.

9. Xenosauridae

- Die beiden einzigen dieser Familie zugeordneten Gattungen zeigen kraß verschiedene Hemipenes. *Shinisaurus* zeigt noch anguimorphe Affinitäten, *Xenosaurus* jedoch weder zu dieser noch zu einer anderen Familiengruppe.

10. Anguidae

- Die Eigenständigkeit der Diploglossinae und der ursprüngliche Charakter der Gerrhonotinae können bestätigt werden. *Anguis* setzt sich genitalmorphologisch nicht als eigene Gruppe ab.
- *Ophisaurus* erweist sich als heterogen. Die amerikanischen Arten (*Ophisaurus* s. str.), synapomorph untereinander verbunden, setzen sich deutlich von den zwei untersuchten altweltlichen Arten ab.

11. Varanidae

- Die genitalmorphologischen Befunde korrelieren besser mit karyologischen und proteinelektrophoretischen (King & King 1975, Holmes & al. 1975) als mit externmorphologischen (Mertens 1942) Befunden. Sie ergänzen die Arbeit von Branch (1982) in mehrfacher Hinsicht wesentlich.
- Nur *Varanus komodoensis*, *V. varius* und die *gouldii*-Gruppe (*V. gouldii*, *rosenbergi*, *spenceri*, *mertensi* und *giganteus*) können als *Varanus* s. str. beibehalten werden.
- *V. salvator* stellt eine hoch abgeleitete Eigenlinie dar, für die noch kein Name verfügbar ist.
- *V. indicus* erweist sich als nächster Verwandter von *V. prasinus*. Beide sind als *Euprepiosaurus* aus *Varanus* bzw. *Odatia* auszugliedern.
- *V. mitchelli* gehört zu *Odatia* und wird formal in diese Gruppe überstellt.
- *V. salvadorii* und *V. griseus* können jeweils als monotypische Gruppen *Papusaurus* respektive *Psammosaurus* bestehen bleiben.
- *V. bengalensis* hat sowohl zu *V. dumerili* und *rudicollis* als auch zu *flavescens* Beziehungen. Die Arten sollten zunächst unter dem ältesten gemeinsamen Namen *Empagusia* zusammengefaßt werden.
- Die beiden afrotropischen Arten *V. niloticus* und *V. exanthematicus* sind eng miteinander verwandt und gemeinsam unter dem Namen *Polydaedalus* zusammenzufassen.
- *Odatia* wird durch die Ausgliederung von *V. prasinus* besser als monophyletische Gruppe definierbar.
- Für *V. nebulosus*, *albigularis* und *similis* wird eigener Artstatus wahrscheinlich gemacht, für *V. rosenbergi* zusätzlich abgesichert.

In den Speziellen Schlußfolgerungen werden familienübergreifende Aspekte erörtert. An ausgewählten Beispielen wird gezeigt, was die Genitalmorphologie für die Diagnostizierung, die Tiergeographie, die Paläontologie, die Phylogenetik der Sauria zu leisten vermag.

SUMMARY

In the first, general section of this paper a historical review of hemipenis morphology is given and the individual, seasonal, ontogenetic, ecological and geographic variation of hemipenial characters is discussed. The presence of only seasonal and ontogenetic variation of hemipenial characters within species was found and demonstrated, i.e. the amount of development of hemipenial characters of males of the same age and of the same sexual condition (reproductive cycle condition) is similar and constant.

Subsequently the functional aspects of hemipenial characters are discussed and a differentiation is made between a stimulus function, a clasp function, a lock-key function and a possible signal function. None of these functions is generally valid, a clasp function of hemipenes can only occasionally be demonstrated (legless forms, especially poisonous snakes) and only once an optical signal function is recorded (genital display).

From the constancy of hemipenial characters and their supposed relative independence of function it may be inferred that hemipenial characters in Sauria can be a valuable tool to solve systematic and phylogenetic questions. The intraspecific constancy of these characters is explained by polygenic control, their interspecific differentiation by a pleiotropic model as formulated by Arnold (1973, after Mayr 1963). To illustrate this two examples of pseudo-orthoevolutionary transformation series of hemipenial characters are discussed. These series correlate with ecological specialisations by means of genetic coupling and pleiotropy.

The second, special section of this paper is first of all concerned with terminological problems. First the Latin or latinized terms **pedicel**, **truncus** and **apex** are introduced to indicate the different parts of the Saurian hemipenis. Then, the three main ornaments of the truncus are indicated by the terms **calyces**, **plicae** and **paryphasmata**, the latter term is new and substitutes the english „flounces“. Lastly, the term **hemibaculum** — analogous to the baculum of mammals — is introduced to indicate the internal supportive bones that were discovered in the hemipenes of the Varanidae. This varanid hemibaculum is homologous to that found in *Lanthanotus* and analogous to the ones found in the gekkonid *Aristelliger* and the fossil prolacertiforms *Tanystropheus* and *Tanytrachelus* (Branch 1982, Kluge 1982, Wild 1973, Olsen 1979).

Subsequently the hemipenis morphology of all lizard families is discussed. With the exception of 30 species of Chamaeleonidae (that were described elsewhere: see Klaver & Böhme 1986) the everted hemipenes of 182 (plus five subspecies) of 13 further lizard families are described: Iguanidae 40, Agamidae 39, Gekkonidae 11, Pygopodidae 4, Xantusiidae 1, Teiidae 23, Cordylidae 9 (1), Scincidae 17, Xenosauridae 3, Anguidae 8, Varanidae 22 (4), Lanthanotidae 1. Additionally the available information on those families (cf. the system of Dowling & Duellman 1978) of which no new hemipenis material was available, is also discussed thus giving this paper a review character.

The new insights and hypotheses resulting from the discussions of the various families furnish a proper framework for future studies to start from. This concerns especially:

1. Iguanidae

- The „iguanines” *Iguana*, *Ctenosaura* and *Cyclura*, but also *Conolophus* and *Amblyrhynchus* are ranked too high generically.
- The monophyly of the Malagasy iguanids („oplurines”) *Oplurus* and *Chalarodon* is confirmed.
- Within the „basiliscines” *Laemantus* is closer to *Basiliscus* than to *Corythophanes*.
- Of the „tropidurines” examined *Phymaturus* (related to *Liolaemus*) is considered the most plesiomorph form. The *Ophryoessoides* species on the one hand and the *Tropidurus* species (west of the Andes!) on the other hand constitute separate derived lineages. The *Tropidurus* species east of the Andes and the species of the genera *Plica*, *Uracentron* and *Uranoscodon* share synapomorphies which render the status of the genera involved paraphyletic.
- *Polychrus* is distinct from all other iguanids examined by its coarsely spinulate hemipenis.

2. Agamidae

- The genera *Uromastyx* and *Leiolepis* are characterized by a plesiomorph genital morphology. The differentiation within the genus *Gonocephalus* as suggested by Moody (1981) of two groups distributed west and east of the Wallace line is endorsed by hemipenial characters. Despite their different ecological adaptations the species *abbotti* and *grandis* (belonging to the western group *Gonocephalus* s.str.) prove to be phylogenetically closely related.
- *Calotes* proves to be an unnatural group. Some members with an Indian distribution (*Calotes* s.str.) are related with *Acanthosaura*, others with a distribution mainly on south-east Asian islands (*Bronchocela*) show affinities to the genera *Lyriocephalus*, *Ceratophora* and *Cophotis* that are endemic on Ceylon.
- *Sitana*, *Otocryptis* and *Draco* constitute a group of closely related genera.
- Within the *Stellio* group *Agama tuberculata* has an isolated position. The remaining species of this group show more resemblance to the African *Agama* (s.str.) species than to *tuberculata*.
- The monotypic genus *Pseudotrapelus* (sensu Moody 1981) and the only *Phrynocephalus* species examined are each characterized by autapomorphic hemipenial characters.

3. Gekkonidae

- Within the African gekkonine radiation profound differences are established between *Tarentola* and *Geckonia*, and between *Pachydactylus* and *Phelsuma*.
- *Ptyodactylus* is clearly linked by its hemipenis characters to the African Gekkoninae, consequently the differentiation between *Ptyodactylini* and *Gekkonini* is not confirmed.
- The hemipenis ornamentation of *Uroplatus* is so unique that a higher categorial rank of this group seems justified. Its genital morphological differentiation is comparable to that of chameleons as compared with iguanids or agamids.

- The hemipenis morphology of the neotropical Gekkoninae indicates that they probably did not arise from a single endemic radiation.

4. Pygopodidae

- The genera *Delma* and *Aprasia* are characterized by two synapomorphies, viz. calyx reduction and an asymmetric trend, which refutes their classification in two separate subfamilies.
- Though rather similar in outer appearance the Pygopodidae show a very heterogenous hemipenis morphology.

5. Xantusiidae

- The hemipenial morphology clearly links this family to the Scincomorpha and not to the Gekkota.

6. Teiidae

- The discovery of microscopic spiny epithelium on the hemipenis of macroteiid genera, the occasional presence of spiculae in microteiids and the intermediate position of the genus *Neusticurus* complicate the problem of the teiid subfamilies (families) and their relation to the Lacertidae.
- *Cnemidophorus* proves to be paraphyletic. The nearctic representatives are more closely related to *Ameiva* than to their neotropical congeners.
- *Cnemidophorus*, *Ameiva*, *Dicrodon*, *Kentropyx* and *Teius* can jointly be differentiated from *Callolestes*. Consequently the recognition of the tribes Teiini and Tupinambini is supported by hemipenial characters.

7. Cordylidae

- The gerrhosaurine genera *Gerrhosaurus*, *Zonosaurus* and *Tracheloptychus* can be characterized by synapomorphic hemipenial characters.
- Although more cordylines need to be examined, the whole family seems to be characterizable synapomorphically, too.

8. Scincidae

- The relatively few species available appear to indicate paraphyly of the genera *Eumeces* and *Mabuya*; in case of the former especially between American and Eurasian species.
- The highly specialized lygosomine *Cophoscincopus* shares synapomorphies with *Panaspis*.
- The hypothesis concerning the Australian *Leiopisma* (Greer 1979) does not hold for representatives of the same genus in New Caledonia.
- The hemipenis of *Amphiglossus* of Madagascar resembles that of *Pamelaescincus* of the Seychelles.

9. Xenosauridae

- The hemipenis morphology of the two genera of this family differs strongly from one another. *Shinisaurus* has anguinomorph affinities, *Xenosaurus* cannot be related to this or any other family group.

10. Anguidae

- The separate status of the Diploglossinae and the plesiomorph character of the Gerrhonotinae is confirmed. *Anguis* cannot be differentiated on this basis as a separate group.
- *Ophisaurus* is heterogenous. The American species (*Ophisaurus* s.str.), clearly defined synapomorphically, can clearly be distinguished from the two Afro-Eurasian species examined.

11. Varanidae

- The hemipenial characters correlate better with caryological and protein-electrophoretical characters (King & King 1975, Holmes et al. 1975) than with external morphological ones (Mertens 1942). The paper of Branch (1982) is amended in many respects.
- Only *Varanus komodoensis*, *V. varius* and the *gouldii* group (*V. gouldii*, *rosenbergi*, *spenceri*, *mertensi* and *giganteus*) can provisionally be retained in *Varanus* s. str.
- *V. salvator* is a highly apomorph isolated form, for which no name is available.
- *V. indicus* is closely related to *V. prasinus*. They are to be transferred from *Varanus* and *Odatia* respectively to *Euprepiosaurus*.
- *V. mitchelli* is a member of *Odatia* and is formally classified in this group.
- *V. salvadorii* and *V. griseus* can both be retained as monotypic lineages.
- *V. bengalensis* is related to *V. dumerili* and *rudicollis* as well as to *V. flavescens*. These species should be classified under the oldest available name *Empagusia*.
- The afrotropical species *V. niloticus* and *V. exanthematicus* are closely related and can be classified together under the name *Polydaedalus*.
- *Odatia* can better be defined synapomorphically when *V. prasinus* is taken out of this group.
- *V. nebulosus*, *albigularis* and *similis* are probably valid species, the validity of *V. rosenbergi* is demonstrated.

In the conclusions of the special section of this paper aspects pertaining to all family groups are discussed. With the help of some selected examples the important role of genital morphology for diagnostic problems, for the zoogeography, paleontology and the phylogeny of the Sauria is demonstrated.

LITERATUR

- Ahl, E. (1930): Beiträge zur Lurch- und Kriechtierfauna Kwangsi's. Section 5. Eidechsen.
— Sber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1929: 326-331.
- Altland, P.D. (1943): Hypertrophy of hemipenis in lizards treated with androgen during period of sexual rest. — Proc. Penn. Acad. Sci. 17: 81-83.

- Angel, F. (1942): Les lézards de Madagascar. — Mém. Acad. Malgache 36: 1-193.
- Antipchuk, J. P. (1967): Pro naprjamki ewoljucii l'jegenj u plazuniw. — Dop. Akad. Nauk Ukr. RSR 1967: 657-659.
- Arnold, E. N. (1973): Relationships of the palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 25: 291-366.
- (1983): Osteology, genitalia and the relationships of *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 44: 291-339.
- (1984): Variation in the cloacal and hemipenial muscles of lizard and its bearing on their relationships. — Symp. zool. Soc. London 52: 47-85.
- (1986): The hemipenis of lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae): structure, variation and systematic implications. — J. Nat. Hist. 20: 1221-1257.
- Auffenberg, W. (1976): First description of an adult *Varanus grayi*. — Copeia 1976: 586-588.
- , Rehmann, H., F. Iffat & Z. Perveen (1988): A study of *Varanus flavescens* (Sauria: Varanidae). — J. Bombay Nat. Hist. Soc., in press.
- Bastinck, J. (1986): Notes on the distribution and phylogenetic significance of post-cloacal sacs and bones as occurring in the Gekkota (Reptilia). — Bijdr. Dierk. 56: 214-220.
- Baumgartner, R., & R. Rübel (1948): Darstellung der Hemipenes bei Schlangen durch röntgenologische Untersuchungen — ein einfaches Mittel zur Geschlechtsbestimmung. — Verh. 26. Int. Symp. Erkr. Zootiere Brno 1984: 183-186.
- Beuchelt, H. (1936): Bau, Funktion und Entwicklung der Begattungsorgane der männlichen Ringelnatter (*Natrix natrix* L.) und Kreuzotter (*Vipera berus* L.). — Morph. Jb. 78: 445-516.
- Birkenmeier, E. (1951): Beobachtungen über das Paarungsverhalten von *Psammodromus algirus algirus* Linné (Rept.). — Zool. Anz. 147: 262-265.
- Blanc, C. (1977): Reptiles Sauriens Iguanidae. — Faune de Madagascar 45: 1-195.
- (1982 a): Biogeographical aspects of the distribution of Malagasy iguanids and their implications. — In: Iguanas of the world, their behavior, ecology and conservation, G.M. Burghardt & A. S. Rand (eds.), Noyes Publ., Parkridge/N.J., pp.38-45.
- (1982 b): Les iguanes. — La Recherche 1982: 1398-1408.
- Böhme, W. (1971): Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. — Z. zool. Syst. Evolutionsf. 9: 187-223.
- (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 360-417.
- (1981, Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Akad. Verl. Wiesbaden, I: 520 S.
- (1982): Über Schmetterlingsagamen, *Leiolepis b. belliana* (Gray, 1827) der Malayischen Halbinsel und ihre parthenogenetischen Linien (Sauria: Uromastycidae). — Zool. Jb. Syst. 109: 157-169.

- (1983): The Tucano Indians of Colombia and the iguanid lizard *Plica plica*: ethnological, herpetological and ethological implications. — *Biotropica* 15: 148-150.
- (1984, Hrsg.): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Aula, Wiesbaden, II/1: 416 S.
- (1985): Zoogeographical patterns of the lizard fauna of the African subsaharan savanna belt, with preliminary description of a new chameleon. — *Proc. Int. Symp. Afr. Vert.* Bonn: 471-478.
- (im Druck): Zur systematischen Stellung der Amphisbänen (Reptilia: Squamata). — *Z. zool. Syst. Evolutionsf.*, Hamburg.
- & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. — *Salamandra* 12: 109-119.
- & C. J. J. Klaver (1980): The systematic status of *Chamaeleo kinetensis* Schmidt, 1943 (Sauria: Chamaeleonidae) from the Imatong Mountains, Sudan, with comments on lung and hemipenial morphology within the *C. bitaeniatus*-group. — *Amphibia-Reptilia* 1: 3-17.
- J. P. Fritz & F. Schütte (1987): Neuentdeckung einer Großeichse (Sauria: *Varanus*) aus der Arabischen Republik Jemen. — *Herpetofauna* 46: 13-20.
- & B. Schneider (1987): Zur Herpetofaunistik Kameruns (III) mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae). — *Bonn. zool. Beitr.* 38: 241-263.
- Bogert, C. M. (1940): Herpetological results of the Vernay Angola expedition. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 77: 1-107.
- & R. M. Del Campo (1956): The gila monster and its allies: The relationships, habits, and behavior of the lizards of the family Helodermatidae. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 109: 1-238.
- Bouix, G., & R. M. Bourgat (1970): Cycle spermatogénétique de *Chamaeleo pardalis* CUV. de l'île de la Réunion. — *Ann. Univ. Madagascar* 7: 307-315.
- Boulenger, G. A. (1885): Catalogue of the lizards of the British Museum (Natural History). I. Geckonidae, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, Agamidae. — *Trust. Brit. Mus.*, London: 436 pp.
- (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). III. Lacertidae, Gerrhosauridae, Scincidae, Anelytropidae, Dibamidae, Chamaeleontidae. — *Trust. Brit. Mus.*, London: 575 pp.
- (1920): Monograph of the Lacertidae, I. — *Trust. Brit. Mus.*, London: 352 pp.
- Bourgat, R. M. (1969): Recherches écologiques et biologiques sur le *Chamaeleo pardalis* Cuvier, 1829 de l'île de la Réunion et de Madagascar. — *Thèse doct. Sci. Montpellier*: 211 pp.
- & E. R. Brygoo (1968): Apport de l'étude des hémipénis à la systématique du complexe *Chamaeleo verrucosus* Cuvier — *Chamaeleo oustaleti* Mocquard. — *Ann. Univ. Madagascar Sci.* 6: 418-424.
- Brady, R. H. (1985): On the independance of systematics. — *Cladistics* 1: 113-126.
- Branch, W. R. (1981): Hemipenes of the Madagascan boas *Acranthophis* and *Sanzinia*, with a review of hemipeneal morphology in the Boinae. — *J. Herpetol.* 15: 91-99.
- (1982): Hemipeneal morphology of platynotan lizards. — *J. Herpetol.* 16: 16-38.

- & E. O. Z. Wade (1976): Hemipenial morphology of British snakes. — Brit. J. Herpetol. 5: 548-553.
- Brygoo, E. R. (1971): Reptiles Sauriens Chamaeleonidae. Genre *Chamaeleo*. Faune de Madagascar 33: 1-318.
- (1978): Reptiles Sauriens Chamaeleonidae. Genre *Brookesia* et complément pour le genre *Chamaeleo*. - Faune des Madagascar 47: 1-173.
- (1985): Les Gerrhosaurines de Madagascar. Sauria (Cordylidae). — Mém. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, N:S. (A, Zool.) 134: 1-65.
- , C.P. Blanc & C. A. Domergue (1979): Notes sur les *Chamaeleo* de Madagascar. VI. *C. gastrotaenia marojezensis* n. subsp. d'un massif montagneux du nord-est. — Ann. Univ. Madagascar (Sci.) 7: 273-278.
- , — & — (1972): Notes sur les *Chamaeleo* de Madagascar. X. Deux nouveaux caméléons des hauts sommets de Madagascar: *C. capuroni* n. sp. et *C. gastrotaenia andringitraensis* n. subsp. — Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. (3: Zool.) 42: 601-613.
- , R.M. Bourgat & C. A. Domergue (1972): Notes sur les *Chamaeleo* de Madagascar. *C. tuzetae* n. sp., nouvelle espèce de sud-ouest. — Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. (3: Zool.) 21: 133-140.
- & C. A. Domergue (1971): Notes sur les *Brookesia* (Chaméléonides) de Madagascar. Description d'une espèce nouvelle, *B. antoetrae* n. sp. et des hémipénis de *B. stumpffi* et *B. ebenau*. Remarques sur la répartition de *B. stumpffi*. — Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. (2) 42: 830-838.
- & R. Roux-Estève (1983): *Feylinia*, genre de lézards africains de la famille des Scincidae, sous-famille des Feyliniinae. — Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. (4) 5: 307-341.
- Budak, A. (1976): Anadolu'da Yaşayan *Lacerta laevis*, *L. danfordi* ve *L. anatolica*'nin taksonomik durumları ve coğrafi yayılışları üzerinde araştırmalar. — Ege Üniv. Fen Fak. Ilmi Rap Ser. 214: 1-59.
- Burghardt, G., & A. S. Rand (1982, eds.): Iguanas of the world. Their behavior, ecology and conservation. — Noyes Publ., Parkridge/N.J., 472 pp.
- Burridge, B. R. (1973): Comparative ecology and behaviour of *Chamaeleo pumilus pumilus* (Gmelin) and *C. namaquensis* (A. Smith) (Sauria: Chamaeleonidae). — Ann. South Afr. Mus. Cape Town 61: 1-158.
- Burt, W. H. (1960): Bacula of North American mammals. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 113: 1-76.
- Camp, C. L. (1923): Classification of the lizards. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 48: 289-481.
- Carroll, R. L. (1977): The origin of lizards. In: Problems of Vertebrate evolution, R. S. Miles & A. D. Walker (eds.) Linn. Symp. Ser. 4: 359-396.
- Cheke, A. S. (1984): Lizards of the Seychelles. — In: Biogeography and ecology of the Seychelles, D. R. Stoddart (ed), Junk, The Hague: 331-360.
- Coe, W. R., & B. W. Kunkel (1906): Studies on the California limbless lizard *Anniella*. - Trans. Conn. Acad. 12: 1-55.
- Cogger, H. G. (1983): Reptiles and amphibians of Australia. — Curtis, Sanibel/Fla. (3rd ed.): 660 pp.

- , E.E. Cameron & H. M. Cogger (1983): Amphibia and Reptilia. — Zool. Catal. Austral. 1: 1-313.
- & H. Heatwole (1981): The Australian reptiles: origins, biogeography, distribution patterns and island evolution. — In: Ecological biogeography of Australia. A. Keast (ed.), Junk, The Hague: 1333-1371.
- Cope, E. D. (1895): The classification of the Ophidia. — Trans. Amer. Philos. Soc. (n.s.) 28: 186-219.
- (1896): On the hemipenis of the Sauria. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 48: 461-467.
- (1900): The crocodilians, lizards and snakes of North America. — Rep. U.S. Natl. Mus. 1898: 153-1294.
- Crews, D. (1978): Integration of internal and external stimuli in the regulation of lizard reproduction. In: Behavior and Neurology of lizards, N. Greenberg & P. D. Maclean (eds.), Natl. Inst. Mental Health, Maryland: 149-171.
- Cuellar, O. (1966): Oviducal anatomy and sperm storage structures in lizards. — J. Morphol. 119: 7-20.
- Darewskij, I. S. (1967): Skalnyje jashcericy Kawkaza. — Nauka, Leningrad, 212 pp.
- (1972): Zur Verbreitung einiger Felseidechsen des Subgenus *Archaeolacerta* in der Türkei. — Bonn zool. Beitr. 23: 347-451.
- & Nguyen Wan Shang (1983): Nowyje i maloizwestnyje widy jashceric iz Wjetnama. — Zool. Z. 62: 1827-1837.
- Denburgh, J. van (1913): The Galapagos lizards of the genus *Tropidurus*; with notes on the iguanas of the genera *Conolophus* and *Amblyrhynchus*. - Calif. Acad. Sci. 2: 133-202.
- De Smet, W. H. O. (1981): Description of the orcein stained karyotypes of 36 lizard species (Lacertilia, Reptilia) belonging to the families Teiidae, Scincidae, Lacertidae, Cordylidae and Varanidae (Autarchoglossa). — Acta Zool. Pathol. Antverp. 76: 73-118.
- Dijk, E. D. van (1955): The „tail” of *Ascapheus*: a historical résumé and new histological-anatomical details. — Ann. Univ. Stellenbosch 31: 1-71.
- Dirsh, V. M. (1973): Genital organs in Acridomorpha (Insecta) as taxonomic characters. — Z. zool. Syst. Evolutionsf. 11: 133-154.
- Dixon, J. R. (1974): Systematic review of the microteiid genus *Iphisa*. — Herpetologica 30: 133-139.
- & W. W. Lamar (1981): A new species of microteiid lizard (Genus *Neusticurus*) from Colombia. — J. Herpetol. 15: 309-314.
- & J. W. Wright (1975): A review of the iguanid genus *Tropidurus* in Peru. — Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Contr. Sci. 271: 1-39.
- Domergue, C. A. (1963): Observations sur les hémipénis des ophidiens de Madagascar. — Bull. Acad. malgache 1963: 21-23.
- Dowling, H. G. (1975, ed.): Yearbook of Herpetology 1974, Herp. Inf. Search Syst. New York: 256 pp.
- & W. E. Duellman (1978): Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. — Hiss Publ. New York: unpagin.

- , T.C. Majupuria & F. W. Gibson (1971 a): Hemipenial morphology of the tree lizard, *Plica plica* (Linnaeus). — Herp. Review 3: 91-92.
- , — & — (1971 b) The hemipenis of the onion-tail gecko *Thecadactylus rapicaudus* (Houttuyn). — Herp. Review 3: 110.
- & J. M. Savage (1960): A guide to the snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics. — Zoologica 45: 17-28.
- Dubois, A. (1981): Quelques réflexions sur la notion du genre en Zoologie. — Bull. Soc. zool. France 106: 503-513.
- Duellman, W. E., & L. Trueb (1986): Biology of Amphibians. — McGraw Hill, New York: 670 pp.
- Dunger, G. T. (1973): The snakes and lizards of Nigeria, part 7: The skinks of Nigeria (continued and completed). — Niger. Field 38: 54-80.
- Dunn, E. R. (1928): A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. — Bull. Antivenin Inst. Amer. 2: 18-24.
- Eberhard, W. G. (1985): Sexual selection and animal genitalia. — Harvard Univ. Press, Cambridge: 244 pp.
- Engelmann, W.-E., & H. Schöffner (1981): Serologisch-immunologische Untersuchungen zu einigen taxonomischen Problemen innerhalb der Sammelgattung *Lacerta* (Sauria, Lacertidae). — Zool. Jb. Syst. 108: 139-161.
- Estes, R. (1983): Sauria terrestria, Amphisbaenia. — In: Handbuch der Paläoherpetologie, P. Wellnhofer ed., Fischer, Stuttgart, New York 10 A: 1-249.
- & L. Price (1973): Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. — Science 180: 748-751.
- Etheridge, R. (1959): The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. — PhD thesis, Univ. Ann Arbor/Michigan.
- (1964): The skeletal morphology and relationships of sceloporine lizards. — Copeia 1964: 610-631.
- (1965): The abdominal skeleton in lizards of the family Iguanidae. — Herpetologica 28: 161-168.
- (1966): The systematic relationships of West Indian and South American lizards referred to the iguanid genus *Leiocephalus*. — Copeia 1966: 79-91.
- (1970): A review of the South American iguanid lizard genus *Plica*. — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 19: 237-256.
- (1982): Checklist of the iguanine and the Malagasy iguanid lizards. — In: Iguanas of the world: Their behavior, ecology and conservation, G. M. Burghardt & A. S. Rand (eds.), Noyes Publ., Parkridge/ N.J.: pp. 7-37.
- Fritts, T., & H. M. Smith (1969): A new teiid lizard genus from Western Ecuador. — Trans. Kansas Akad. Sci. 72: 54-59.
- Furieri, P. (1962): Osservazioni su alcuni particolari istocitologici degli emipeni di *Lacerta sicula campestris*. — Boll. Zool. 24: 323-335.
- (1964): Morfologia i ciclo stagionale degli emipeni di *Lacerta sicula campestris* de Betta. — Monit. Zool. Ital. 72: 142-171.

- Gadow, H. (1887): Remarks on the cloaca and the copulatory organs of the Amniota. — Phil. Trans. Roy. Soc. (B) 178: 12-37.
- Gans, C. (1974): Biomechanics. An approach to vertebrate biology. — Lippincott, Philadelphia: 261 pp.
- (1978): The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. — Trans. zool. Soc. London 34: 347-416.
- Gasc, J. P., & S. Renous (1979): La région pelvi-cloacale de *Dibamus* (Squamata, Reptilia). Nouvelle contribution à sa position systématique. — Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. (4) 1: 659-684.
- Gerecke, H. (1932): Das Kopulationsorgan von *Testudo graeca*. — Jena. Z. Naturw. 66: 119-160.
- Goin, C., & O. B. Goin (1962): Introduction to herpetology. — Freeman, San Francisco: 341 S.
- , — & G. R. Zug (1978): Introduction to herpetology, 3rd ed., — Freeman, San Francisco: 378 S.
- Gorman, G. C., A. C. Wilson & M. Nakanishi (1971): A biochemical approach towards the study of reptilian phylogeny: evolution of serum albumin and lactic dehydrogenase. — Syst. Zool. 20: 167-185.
- Gray, J. E. (1870): On the claspers of male lizards. — Ann. Mag. Nat. Hist. 7: 283-286.
- Greene, H. W. (1977): Lizards of the genus *Uracentron* (Iguanidae) in east-central Colombia. — Herpetologica 33: 256-260.
- Greer, A. E. (1970 a): A subfamilial classification of scincid lizards. — Bull. Mus. comp. Zool. 139: 151-184.
- (1970 b): The systematics and evolution of the Subsaharan Africa, Seychelles, and Mauritius scincine scincid lizards. — Bull. Mus. comp. Zool. 140: 1-24.
- (1974): The generic relationships of the scincid lizard genus *Leiolopisma* and its relatives. — Aust. J. Zool. (Suppl.) 31: 1-67.
- (1977): The systematics and evolutionary relationships of the scincid genus *Lygosoma*. — J. nat. Hist. 11: 515-540.
- (1979): A phylogenetic subdivision of Australian skinks. — Rec. Aust. Mus. 32: 339-371.
- (1985 a): Facial tongue-wiping in xantusiid lizards: its systematic implications. — J. Herpetol. 19: 174-175.
- (1985 b): The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. — J. Herpetol. 19: 116-156.
- (1986): Lygosomine (Scincidae) monophyly: a third, corroborating character and a reply to critics. — J. Herpetol. 20: 123-126.
- Grimpe, G. (1930): Über den Penis von *Struthio camelus* L. — Zool. Gart. NF 2: 184-193.
- Guillaume, C. P. & B. Lanza (1982): Comparaison électrophorétique de quelques espèces de Lacertidés Méditerranéens, genera *Podarcis* et „*Archaeolacerta*”. — Amphibia-Reptilia 3: 361-375.

- Harris, D. M. (1985): Infralingual plicae: support for Boulenger's Teiidae (Sauria). — *Copeia* 1985: 560-565.
- Hauschild, A. (1986): Bemerkungen zur Haltung und Zucht der Langschwanzzeichse *Takydromus sexlineatus ocellatus* Cuvier, 1829. — *Herpetofauna* 44: 11-15.
- Heatwole, H., S. A. Minton, R. Taylor & V. Taylor (1978): Underwater observations on sea snake behavior. — *Rec. Aust. Mus.* 31: 737-761.
- Hecht, M. K., & J. L. Edwards (1987): The methodology of phylogenetic inference above the species level. — In: Hecht, M. K., Goody, P. C. & B. M. Hecht (eds.): Major patterns in vertebrate evolution. — New York (Plenum Press), pp. 3-51.
- Henke, J. (1975): Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Magen-Darmtrakt der Agamidae und Iguanidae (Reptilia: Lacertilia). — *Zool. Jb. Anat.* 94: 505-569.
- Hillenius, D. (1959): The differentiation within the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768. — *Beaufortia* 8: 1-92.
- (1963): Notes on chameleons I. Comparative cytology: aid and new complications in chameleon taxonomy. — *Beaufortia* 9: 201-218.
- (1986): The relationships of *Brookesia*, *Rhampholeon* and *Chamaeleo* (Chamaeleonidae, Reptilia). — *Bijdr. Dierk.* 56: 29-38.
- Holmes, R. S., M. King & D. King (1975): Phenetic relationships among varanid lizards based upon comparative electrophoretic data and karyotypic analyses. — *Biochem. Syst. Ecol.* 3: 257-262.
- Hoogmoed, M. S. (1973): Notes on the herpetofauna of Surinam IV: The lizards and amphisbaenians of Surinam. — *Junk, The Hague* 419 S.
- Inger, R. F. (1983): Morphological and ecological variation in the flying lizards (genus *Draco*) — *Fieldiana Zool. N.S.* 18: 1-35.
- & H. Marx (1962): Variation of hemipenis and cloaca in the colubrid snake *Calamaria lumbricoidea*. — *Syst. Zool.* 11: 32-38.
- Joger, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — *Zool. Jb. Anat.* 112: 137-256.
- (1985): The African gekkonine radiation — preliminary phylogenetic results, based on quantitative immunological comparisons of serum albumins. — *Proc. Int. Symp. Afr. Vert. Bonn*: 479-494.
- King, A. S., & J. McLelland (1981, eds.): Form and function in birds. Vol. 2. — *Acad. Press, London*: 107-147.
- King, M., & D. King (1975): Chromosomal evolution in the lizard genus *Varanus* (Reptilia). — *Aust. J. Biol. Sci.* 28: 89-108.
- Kitzler, G. (1940): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. — *Z. Tierpsychol.* 4: 353-402.
- Klaver, C. J. J. (1977): Comparative lung-morphology in the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. — *Beaufortia* 25: 167-199.
- (1979): A revision of *Brookesia* systematics with special reference to lung morphology (Reptilia: Sauria: Chamaeleonidae). — *Bonn zool. Beitr.* 30: 162-175.

- (1981 a): Chamaeleonidae. *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) — Gemeines oder Gewöhnliches Chamäleon. In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Hrsg. W. Böhme, I: 217-238.
- (1981 b): Lung morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. zool. Syst. Evolutionsf. 19: 36-58.
- & W. Böhme (1986): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. — Bonn. zool. Monogr. 22: 1-64.
- Klembara, J. (1979): Neue Funde der Gattungen *Ophisaurus* und *Anguis* (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiozän Westböhmens (CSSR). — Vest. Ust. ustav. geol. 54: 163-169.
- Klemmer, K. (1957): Untersuchungen zur Osteologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen. — Abh. senck. naturf. Ges. 496: 1-56.
- (1971): Die Echten Eidechsen. — In: Grzimek's Tierleben, München, Zürich, 6: 285-307.
- Kluge, A. G. (1967): Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 135: 1-59.
- (1976): Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: an evaluation of theory, methods and data. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 152: 1-72.
- (1982): Cloacal bones and sacs as evidence of gekkonoid lizards relationships. — Herpetologica 38: 348-355.
- (1983): Cladistic relationships among gekkonid lizards. — Copeia 1983: 465-475.
- Köster, F., & W. Böhme (1975): Die mythologische Bedeutung des Baumleguans *Plica plica* bei den Tucano-Indiandern aus ethno-zoologischer Sicht. — Salamandra 11: 99-104.
- Kosswig, C. (1959): Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet. — Zool. Anz. 162: 208-221.
- Kraus, O. (1968): Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. — Zool. Anz. 181: 22-38.
- Lanza, B., J. M. Cei & E. G. Crespo (1977): Immunological investigations on the taxonomic status of some Mediterranean lizards (Reptilia: Lacertidae). — Monit. zool. Ital., N.S. 11: 211-221.
- Laurent, R. F., & E. M. Teran (1981): Lista de los anfibios y reptiles de la provincia de Tucuman. — Misc. Min. Cult. Educ. Fund. M. Lillo 71: 1-15.
- Leviton, A. E., R. McDiarmid, S. Moody, M. Nickerson, J. Rosado, O. Sokol & H. Voris (1980): Museum acronyms — second edition. — Herp. Review 11: 93-102.
- Leydig, F. (1857): Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. — v. Meidinger, Frankfurt/Main, 551 S.
- (1872): Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. — Laupp, Tübingen, 262 S.
- Liang, Y.-S., & C.-S. Wang (1976): Review of the genus *Japalura* (Lacertilia: Agamidae) found from Taiwan. — Quart. J. Taiwan Mus. 29: 153-189.
- Lidicker, W. Z. (1968): A phylogeny of New Guinea rodent genera based on phallic morphology. — J. Mammal. 49: 609-643.

- Liebe, W. (1914): Das männliche Begattungsorgan der Hausente. — Jen. Z. Naturw. 51.
- Lin, J., & C. E. Nelson (1981): Comparative reproductive biology of two sympatric tropical lizards *Chamaeleo jacksonii* Boulenger and *Chamaeleo hoehnelii* Steindachner (Sauria: Chamaeleonidae). — Amphibia-Reptilia 1: 287-311.
- Loveridge, A. (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool. 98: 1-469.
- (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa. III. Reptiles from Nyassaland and Tete. — Bull. Mus. comp. Zool. 110: 141-322.
- Lutz, D., & W. Mayer (1984): Albumin-immunologische und proteinelektrophoretische Untersuchungen zur systematischen Stellung von *Lacerta lepida* Daudin und *Lacerta princeps* Blanford (Sauria, Lacertidae). — Zool. Anz. 212: 95-104.
- Majupuria, T. C. (1969): The muscles, blood vessels and nerves of the cloaca and copulatory organs of *Uromastix hardwickii*; together with the mode of eversion of the hemipenis, the copulation and the sexual dimorphism. — Zool. Anz. 184: 48-60.
- Maclean, W. P. (1974): Feeding and locomotor mechanism of teiid lizards: functional morphology and evolution. — Pap. Avuls. Zool. S. Paulo 27: 179-213.
- Mayer, W., & F. Tiedemann (1982): Chemotaxonomical investigations in the collective genus *Lacerta* (Lacertidae, Sauria) by means of protein electrophoresis. — Amphibia Reptilia 2: 349-355.
- McCann, C. (1949): The hemipenis in reptiles. — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 46: 347-368.
- McDowell, S. B., & C. M. Bogert (1954): The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorphans lizards. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 105: 1-142.
- Mertens, R. (1942): Die Familie der Warane (Varanidae). — Abh. senck. naturf. Ges. 462: 1-116, 465: 117-234, 466: 235-391.
- (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. — Abh. senck. naturf. Ges. 471: 1-108.
- (1956): Zur Kenntnis der Iguaniden-Gattung *Tropidurus* in Peru. — Senck. biol. 37: 101-136.
- (1958): Bemerkungen über die Warane Australiens. — Senck. biol. 39: 229-264.
- (1959 a): Der Schädel des indischen Gelbwarans, *Varanus flavescens*. — Senck. biol. 40: 113-115.
- (1959 b): Liste der Warane Asiens und der Indo-australischen Inselwelt mit systematischen Bemerkungen. — Senck. biol. 40: 221-240.
- (1962): *Papusaurus*, eine neue Untergattung von *Varanus*. — Senck. biol. 43: 331-333.
- (1963): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Helodermatidae, Varanidae, Lanthanotidae. — Das Tierreich 79: 1-26.
- (1966): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Chamaeleonidae. — Das Tierreich 83: 1-37.
- Mittleman, M. B. (1952): A generic synopsis of the lizards of the subfamily Lygosominae. — Smiths. Misc. Coll. 4: 1-35.

- Moffat, L. A. (1973): The concept of primitiveness and its bearing on the phylogenetic classification of the Gekkota. — Proc. Linn. Soc. New South Wales 97: 275-301.
- Moody, S. M. (1981): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). — PhD thesis Univ. Michigan: 373 S.
- Mortensen, C. (1887): Die Begattung der *Lacerta vivipara*. — Zool. Anz. 10: 461.
- Müller, J. (1838): Über zwei verschiedene Typen in dem Bau der erectilen männlichen Geschlechtsorgane bei den straußenartigen Vögeln und über Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbelthieren überhaupt. — Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1838 (1836): 165-172.
- Musters, C. J. M. (1983): Taxonomy of the genus *Draco* L. (Agamidae, Lacertilia, Reptilia). — Zool. Verh. Leiden 199: 1-120.
- Myers, C. W., & L. Trueb (1967): The hemipenis of an anomalepidid snake. — Herpetologica 23: 235-238.
- Niethammer, J., & F. Krapp (1978, Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Akad. Verlagsges. Wiesbaden, I: 476 S.
- Noble, G. K. (1931): The biology of the Amphibia. — McGraw-Hill, New York, London: 577 S.
- & H. T. Bradley (1933): The mating behavior of lizards; its bearing on the theory of sexual selection. — Ann. N. Y. Acad. Sci. 35: 25-100.
- Ognev, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt. — Akademie-Verlag, Berlin: 362 S.
- Olmo, E., & G. Odierna (1980): Chromosomal evolution and DNA of cordylid lizards. — Herpetologica 36: 311-316.
- Olsen, P. E. (1979): A new aquatic eosuchian from the Newark supergroup (Late Triassic-Early Jurassic) of North Carolina and Virginia. — Postilla 176: 1-14.
- Ortenburger, A. I. (1923): A method of preparing reptile penes. — Copeia 1923: 71-73.
- Ota, H. (1988): Re-evaluation of the status of *Japalura mitsukurii* Stejneger 1898 (Agamidae: Reptilia). — Amphibia-Reptilia, in press.
- Patterson, C. (1982): Morphological characters and homology. — In: Joysey, K. A., & A. E. Friday (eds.): Problems of phylogenetic reconstruction. — London, New York (Academic Press), pp. 21-74.
- Peters, G. (1971): Die intragenerischen Gruppen und die Phylogenese der Schmetterlingsagamen (Agamidae: *Leiolepis*). — Zool. Jb. Syst. 98: 11-130.
- Peters, J. A. (1974): Dictionary of herpetology. — Hafner, New York and London: 392 S.
- Petzold, H.-G. (1971): Blindschleiche und Scheltopusik. Die Familie Anguidae. — Ziemsen, Wittenberg: 102 S.
- , H.-A. Pederzani & H. Szidat (1970): Einige Beobachtungen zur Biologie des kubanischen Rollschwanzleguans, *Leiocephalus carinatus* (Gray). — Zool. Gart. N. F. 39: 304-322.
- Pope, C. H. (1935): The reptiles of China. Turtles, crocodilians, snakes, lizards. — Nat. Hist. Centr. Asia 10: 1-604.

- Pregill, G. K., J. A. Gauthier & H. W. Greene (1986): The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea. — Trans. San Diego Soc. nat. Hist. 21: 167-202.
- Presch, W. (1974): Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (family Teiidae, subfamily Teiinae). — Bull. South Calif. Acad. Sci. 73: 23-32.
- (1976): The evolution of limb reduction in the teiid lizard *Bachia*. — Bull. South. Calif. Acad. Sci. 75: 113-121.
- (1978): Description of the hemipenial morphology in eight species of microteiid lizards (family Teiidae, subfamily Gymnophthalminae). — Herpetologica 34: 108-112.
- (1980): Evolutionary history of the South American microteiid lizards (Teiidae: Gymnophthalminae). — Copeia 1980: 36-56.
- (1983): The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? — Zool. J. Linn. Soc. 77: 189-197.
- Ramanantsoa, G. (1978): Contribution à la connaissance des Chamaeleonidae malgaches (Reptiles, Squamata). II. Données nouvelles sur *Chamaeleo minor* A. Günther, 1879. Statut de *C. willsii petteri* E. R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1966, Etude des hémipénis et de la répartition géographique du groupe *bifidus*. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. (3) 510 (zool. 351): 91-103.
- Raw, L. R. G. (1976): A survey of the dwarf chameleons of Natal, South Africa, with description of three new species. — Durban Mus. Novit. 11: 139-161.
- Reinig, W. (1938): Elimination und Selektion. — Fischer, Jena: 146 S.
- Renous, S. (1978). Confrontation entre certaines données morphologiques et la répartition géographique des formes actuelles de Sauriens: interprétation phylogénétique et hypothèse paléobiogéographique. — Bull. Soc. zool. France 103: 219-224.
- Rheinwald, G. (1984, Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. — Bonn. zool. Monogr. 19: 1-239.
- Rieppel, O. (1976): On the presence and function of post-cloacal bones in the Lacertilia. — Monit. zool. Ital., N.S. 10: 7-13.
- (1980 a): The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). — Zool. J. Linn. Soc. 69: 1-29.
- (1980 b): The phylogeny of anguinomorph lizards. — Denkschr. Schweiz. naturf. Ges. 94: 1-86.
- (1987): The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on some aspects of cladistic analysis. — Zool. J. Linn. Soc. London 89: 41-62.
- Robb, J. (1966 a): The generic status of the Australasian typhlopids (Reptilia: Squamata). — Ann. Mag. nat. Hist. 1966: 675-679.
- (1966 b): The structure and possible function of the cloacal pouches of male Australian typhlopids. — Aust. J. Zool. 14: 27-30.
- Romer, A. S. (1956): Osteology of the reptiles. — Univ. Chicago Press, Chicago: 772 S.
- Rossman, D. A. & W. G. Eberle (1977): Partition of the genus *Natrix*, with preliminary observations on evolutionary trends in natricine snakes. — Herpetologica 33: 34-43.

- Russell, A. P. (1976): Some comments concerning interrelationships amongst gekkonine geckos. — Linn. Soc. Symp. Ser. 3: 217-244.
- Sadlier, R. A. (1986): A review of the scincid lizards of New Caledonia. — Rec. Austral. Mus. 39: 1-66.
- Salvador, A. (1982): A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). — Bonn. zool. Monogr. 16: 1-67.
- Savage, J. M. (1958): The iguanid lizard genera *Urosaurus* and *Uta* with remarks on related genera. — Zoologica 43: 41-54.
- (1963): Studies on the lizard family Xantusiidae: IV. The genera. — Contr. Sci. 71: 1-38.
- Schmida, G. (1986): The cold-blooded Australians. — Doubleday, Sydney: 208 S.
- Schmidt, P. (1852): Beiträge zur ferneren Kenntnis der Meerschlangen. — Abh. Naturw. Ver. Hamburg 2: 70-86.
- Shea, G. M., & G. L. Reddacliff (1986): Ossifications in the hemipenes of varanids. — J. Herpetol. 20: 566-568.
- Smith, M. A. (1935): The fauna of British India including Ceylon and Burma and adjacent islands. Reptilia and Amphibia. vol. 2. Sauria. — Taylor & Francis, London: 440 S.
- (1943): The fauna of British India including Ceylon and Burma and adjacent islands. Reptilia and Amphibia, vol. 3. Serpentes. — Taylor & Francis, London: 583 S.
- Snell, H. L., H. M. Snell & C. R. Tracy (1984): Variation among populations of Galapagos land iguanas (*Conolophus*): contrasts of phylogeny and ecology. — Biol. J. Linn. Soc. 21: 185-207.
- Stammer, H. J. (1959): Trends in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. — Zool. Anz. 162: 187-208.
- Steffan, A. W. (1961): Vergleichend mikromorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera). — Zool. Jb. Syst. 88: 255-354.
- Steindachner, F. (1878): Über zwei neue Eidechsen-Arten aus Südamerika und Borneo. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien 38: 93-96.
- Storr, G. M. (1980): The monitor lizards (genus *Varanus* Merrem, 1820) of Western Australia. — Rec. West. Aust. Mus. 8: 237-293.
- Swammerdam (1752): Biblia Naturae. Amsterdam (zit. n. Beuchelt. 1936).
- Theobald, W. (1868): Catalogue of the reptiles of British Birma, embracing the provinces of Pegu, Martaban and Tenasserim; with descriptions of new or little-known species. — J. Linn. Soc. Zool. 10: 4-67.
- Tonutti, E. (1931): Beitrag zur Kenntnis der Gymnophionen. XV. Das Genitalsystem. — Morph. Jb. 68: 151-292.
- (1934): Einheitliche Ableitung der Wirbeltierkopulationsorgane. — Anat. Anz. Erg.-H. 78.
- Underwood, G. L. (1954): On the classification and evolution of geckos. — Proc. zool. Soc. London 124: 469-492.
- (1957): On the lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. — J. Morphol. 100: 207-268.

- Unterhössl, P. (1902): Kloake und Phallus der Eidechsen und Schlangen. — *Morph. Jb.* 30: 541.
- Uzzell, T. M. (1965): Teiid lizards of the genus *Echinosaura*. — *Copeia* 1965: 82-89.
- (1966): Teiid lizards of the genus *Neusticurus* (Reptilia, Sauria). — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 132: 277-327.
- (1969 a): A new genus and species of teiid lizard from Bolivia. — *Postilla* 129: 1-15.
- (1969 b): The status of the genera *Ecleopus*, *Arthroseps* and *Aspidolaemus* (Sauria, Teiidae). — *Postilla* 135: 1-23.
- (1970): Teiid lizards of the genus *Proctoporus* from Bolivia and Peru. — *Postilla* 142: 1-39.
- (1973): A revision of lizards of the genus *Prionodactylus*, with a new genus for *P. leucostictus* and notes on the genus *Euspondylus* (Sauria, Teiidae). — *Postilla* 159: 1-67.
- & J. C. Barry (1971): *Leposoma percarinatum*, a unisexual species related to *L. guianense*; and *Leposoma ioanna*, a new species from Pacific coastal Colombia (Sauria, Teiidae). — *Postilla* 154: 1-39.
- Villwock, W. (1966): Isolationsmechanismen und Artbildung bei Fischen, unter besonderer Berücksichtigung geographischer Isolationsfaktoren. — *Zool. Anz.* 177: 84-104.
- Visser, G. J. (1985): Notizen zur Brutbiologie des Gelbwarans *Varanus (Empagusia) flavescens* (Hardwicke & Gray, 1827) im Zoo Rotterdam (Sauria: Varanidae). — *Salamandra* 212: 161-168.
- Wake, M. H. (1972): Evolutionary morphology of the caecilian urogenital system. IV. The cloaca. — *J. Morphol.* 136: 353-365.
- Wermuth, H. (1958): Reptilia Helodermatidae. — *Das Tierreich* 72: 1-16.
- (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. — *Das Tierreich* 80: 1-246.
- (1967): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Agamidae. — *Das Tierreich* 86: 1-127.
- (1968): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Cordylidae (Cordylinae; Gerrhosaurinae). — *Das Tierreich* 87: 1-30.
- (1969): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Anguidae, Anniellidae, Xenosauridae. — *Das Tierreich* 90: 1-41.
- Werner, F. (1911): Chamaeleontidae. — *Das Tierreich* 27: 1-52.
- (1912): Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae. — *Das Tierreich* 33: 1-33.
- Wild, R. (1973): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). — *Schweiz. Paläontol. Abh.* 95: 1-162.
- (1978): Die Flugsaurier der Oberen Trias von Cene. — *Boll. Soc. paleontol. ital.* 17: 176-256.
- (1980): Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). — *Schweiz. Paläontol. Abh.* 102: 1-31.
- Willmann, R. (1981): Das Exoskelett der männlichen Genitalien der Mecoptera (Insecta): — *Z. zool. Syst. Evolutionsf.* 19: 96-150, 153-174.
- Witte, G. F. de (1965): Les caméléons de l'Afrique Centrale. — *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.* (8) 142: 1-215.

- Wöpke, K. (1930): Die Kloake und die Begattungsorgane der männlichen Zauneidechse (*Lacerta agilis* L.). — Jen. Z. Naturw. 66: 275-318.
- Zhang, F. (1986): Studies on morphological characters of hemipenes of the Chinese lizards. — Acta Herpetol. Sin., 5: 254-259 (chinesisch).
- Zug, G. R. (1966): The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 647: 1-24.

Anschrift des Verfassers:

PD Dr. Wolfgang Böhme, Adenaueralle 150-164, D-5300 Bonn 1

In der Serie BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN sind erschienen:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera), 1971, 190 S., DM 35,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. Ulrich, H.: Das Hypogygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Columbia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Rath, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Faltafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus rutilus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (*Psittaci*). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidae: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 167 S., DM 30,—

18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 48,—
20. Nilson, G., & C. Andrén: The Mountain Vipers of the Middle East — the *Vipera xanthina* complex (Reptilia, Viperidae). 1986, 90 S., DM 18,—
21. Kumerloewe, H.: Bibliographie der Säugetiere und Vögel der Türkei. 1986, 132 S., DM 30,—
22. Klaver, C., & W. Böhme, Phylogeny and Classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with Special Reference to Hemipenis Morphology. 1986, 64 S., DM 16,—
23. Bublitz, J.: Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898 — unter Verwendung craniometrischer Methoden. 1987, 96 S., DM 22,—
24. Arratia, G.: Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. 1987, 120 S., DM 24,—
25. Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. 1987, 322 S., DM 64,—
26. Löhrl, H.: Etho-ökologische Untersuchungen an verschiedenen Kleiberarten (Sittidae) — eine vergleichende Zusammenstellung. 1988, 208 S., DM 38,—
27. Böhme, W., Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. 1988, 175 S., DM, 33,—

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können. Der Bezugspreis muß mit Beginn des laufenden Jahres erhöht werden und beträgt jetzt 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandkosten). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150-164, D-5300 Bonn 1.